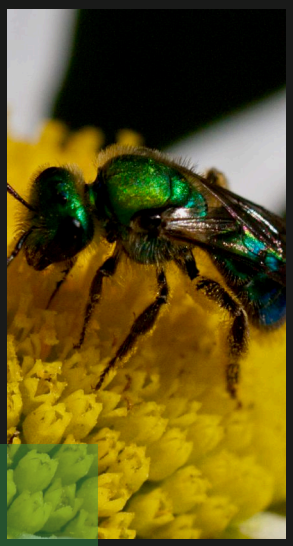
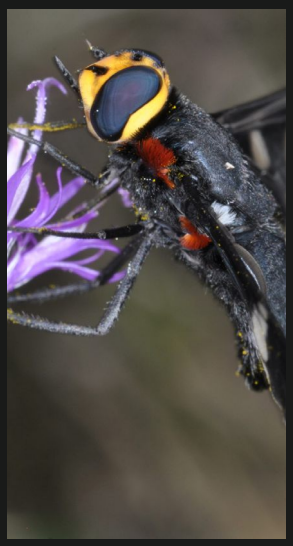
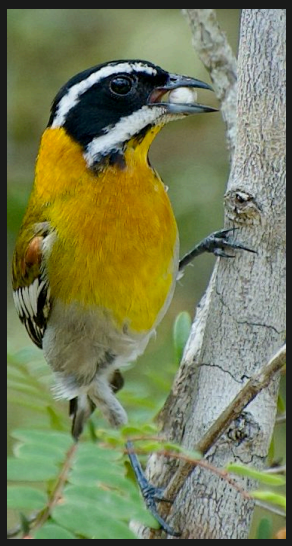
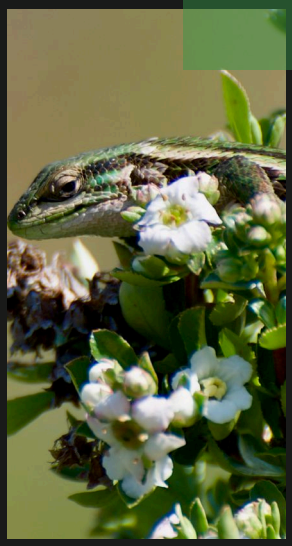
Más allá de la pérdida de especies

Interacciones ecológicas en el Antropoceno

Rodrigo Medel
Anna Traveset
Luis Navarro
(Editores)

Ediciones Fremen

Más allá de la perdida de especies:
Interacciones ecológicas en el Antropoceno

Primera edición, 2024

Editores:

Rodrigo Medel Contreras

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile. Email: rmedel@uchile.cl

Anna Traveset Vilaginés

Laboratorio de Ecología Terrestre, Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, CSIC-Universidad de Islas Baleares. C/ Miquel Marqués 21 07190-Esporles, Mallorca, España. Email: atraveset@csic.es

Luis Navarro Echeverría

Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Vigo. 36200-Vigo, España. Email: lnavarro@uvigo.es

La gestión editorial estuvo a cargo de Ediciones Fremen con el siguiente equipo de especialistas:

Coordinación y edición técnica: Marisol Flores Prado

Diseño y diagramación: Sebastián Alvear Chahuán

Corrección de estilo: Víctor Navas Flores

Fotografías incluidas en la portada, de izquierda a derecha:

Callistochlora prothysteres (crédito: Rodrigo Medel), *Hyperalonia morio* en *Chrysolaena lithospermifolia* (crédito: Andrea Cocucci), *Spindalis zena* (crédito Rodrigo Medel) y *Liolaemus chiliensis* (crédito: Rodrigo Medel).

ISBN: 978-956-6191-13-1

Ediciones Fremen SpA.

La Capitanía 70, of. 226, Las Condes, Santiago de Chile.

©2024

Todos los derechos reservados.

Más allá de la pérdida de especies

Interacciones ecológicas en el Antropoceno

Rodrigo Medel, Anna Traveset, Luis Navarro (Editores)

Ediciones Fremen

PROGRAMA IBEROAMERICANO
CYTED
CIENCIA Y TECNOLOGÍA PARA EL DESARROLLO

El desarrollo y la edición de este libro fueron financiados en su totalidad por la Red Temática CYTED (Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo), código 418RT0555, «Interacciones Ecológicas como Indicadoras de Gestión en Áreas Naturales Protegidas».

ÍNDICE

6 **INTRODUCCIÓN**

14 **Sección I. Conceptos**

16 **Capítulo 1. La biodiversidad de las interacciones ecológicas** (Pedro Jordano)

50 **Capítulo 2. Aplicaciones del análisis de redes ecológicas al estudio de especies clave. Aproximaciones mono y multicapa** (Julio M. Alcántara, José L. Garrido y Pedro J. Rey)

80 **Capítulo 3. Modelo para la pérdida de interacciones y de funciones ecosistémicas** (Andrea Cocucci, José María Gómez Reyes y Julio Alcántara)

100 **Capítulo 4. La importancia de considerar la fuerza de las interacciones ecológicas** (José María Gómez)

126 **Sección II. Aplicaciones y efectos**

128 **Capítulo 5. Biodiversidad y funciones ecosistémicas en las interacciones mutualistas planta-animal** (Daniel García, Teresa Morán-López y Marcos Miñarro)

154 **Capítulo 6. Las plantas parásitas promueven nuevas reglas de ensamblaje en las redes ecológicas** (Regino Zamora, Francisco E. Fontúrbel, Alba Lázaro-González, Ana Mellado y Rodrigo Medel)

178 **Capítulo 7. La pérdida de interacciones positivas precede a la pérdida del patrimonio biocultural** (Alfonso Valiente-Banuet y Miguel Verdú)

194 **Capítulo 8. Impacto del cambio global en las interacciones entre especies** (José Ramón Obeso, Isabel Donoso y Anna Traveset)

226 **Capítulo 9. Visitantes florales y polinizadores en siete comunidades tropicales** (Nelson Ramírez, Yeni Barrios y Oriana Manrique)

256 Sección III. Desafíos para la conservación

258 **Capítulo 10. La recuperación de interacciones planta-animal como herramienta para restaurar funciones ecológicas perdidas** (Luisa Genes, Mauro Galetti y Alexandra S. Pires)

276 **Capítulo 11. Importancia de las interacciones planta-animal en las invasiones biológicas** (Anna Traveset, Marina P. Arbetman, Sandra Hervías-Parejo, Carolina L. Morales, Raquel Muñoz-Gallego, Agustín Sáez y Marcelo A. Aizen)

298 **Capítulo 12. Efectos complejos del establecimiento de una especie exótica: reconsiderando el paradigma de efectos negativos** (Rodrigo Medel, Catalina González-Browne, Milton Ortuño, Consuelo Sáez-Cordovez y Francisco Fontúrbel)

316 **Capítulo 13. Interacciones biológicas en ambientes raros: plantas rupícolas** (María Begoña García, Héctor Miranda, María Jarne, Sergio Albacete, Lidia del Arco, Francisco Martín, Ane Múgica, Adela González y Jens Olesen)

336 **Capítulo 14. La comunicación efectiva de la ciencia en la solución de desafíos ambientales: involucrando a los científicos en el proceso** (Luis Navarro)

364 REFERENCIAS

INTRODUCCIÓN

La crisis de la biodiversidad es el resultado de diversos agentes causales interrelacionados que socavan, muchas veces de manera irreversible, el mantenimiento de procesos que ocurren a distintos niveles de organización biológica. La complejidad de la crisis se manifiesta en una degradación creciente de los ecosistemas como resultado de la acción humana y, a su vez, en una dificultad para proponer soluciones efectivas ante problemas inherentemente complejos. Los científicos naturalistas nos esforzamos por proponer desarrollos teóricos innovadores, nuevas interpretaciones a fenómenos previamente descritos y, sobretodo, intentamos identificar los componentes más sensibles de los ecosistemas locales mediante el conocimiento de primera mano de la historia natural de los sistemas amenazados. El presente volumen es el resultado de un esfuerzo mancomunado de diversos equipos de investigación en ecología de interacciones planta-animal de Iberoamérica, agrupados gracias a una serie de iniciativas propiciadas por el Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED), que han facilitado conectar los intereses individuales bajo una filosofía más amplia basada en comprender y eventualmente contribuir a reducir la actual crisis de biodiversidad. Con este fin, además de ejecutar nuestras propias investigaciones, nos motiva acercar la ciencia a la ciudadanía y contribuir a formar nuevas generaciones de científicos de habla hispana. Nuestra expectativa en este volumen es transmitir el estado del arte en ecología de interacciones, con un foco hacia las interacciones ecológicas planta-animal; un componente crítico de los ecosistemas sobre el cual descansa gran parte de la organización de la biodiversidad del planeta.

El volumen se estructura considerando las siguientes secciones y capítulos:

Sección I: Conceptos

Consta de cuatro contribuciones donde se exploran aspectos conceptuales recientemente desarrollados que otorgan un marco desde el cual entender las interacciones entre plantas y animales y su relación con la biodiversidad. Más específicamente, en esta sección se presentan los avances más recientes en teoría de redes, se desarrolla un modelo destinado a comprender las variables

que inciden en la pérdida de interacciones, y al mismo tiempo se clarifican las distintas acepciones del concepto de fuerza de interacción, poniendo atención a los descriptores más informativos para el mantenimiento de la biodiversidad.

Capítulo 1. Unos de los avances más significativos de las últimas décadas es la aplicación de la teoría de redes complejas a la ecología. La mayor parte de los estudios efectuados hasta esta fecha consisten en la representación de redes bipartitas donde las relaciones entre dos conjuntos de especies son caracterizadas mediante una amplia variedad de índices. En este capítulo, Jordano describe el estado del arte de esta aproximación mediante una revisión actualizada de los factores que determinan la arquitectura y topología de las redes, incluyendo los más recientes avances relacionados con la interacción «motifs» y con las redes multicapa, los cuales se encuentran en pleno desarrollo conceptual y metodológico.

Capítulo 2. En línea con el primer capítulo, Alcántara et al. discuten el crucial concepto de especie clave en un contexto de redes complejas multicapa. Para ello, mediante una serie de clarificadores pasos, ilustran los elementos topológicos más importantes de las redes monocapa. Posteriormente, analizan los avances asociados al desarrollo de las redes de interacción multicapa, ejemplificando la identificación de especies clave en modelos acoplados de redes de reclutamiento y planta-polinizador y redes de reclutamiento y planta-micorrizas.

Capítulo 3. La observación de que la pérdida de interacciones antecede a la pérdida de especies en los ecosistemas es una idea propuesta por primera vez el año 2014 por los autores que participan en este volumen. En este capítulo, Cocucci et al. desarrollan en detalle los pasos lógicos que dan soporte formal al concepto, e identifican los puntos críticos donde ocurre la pérdida de interacciones y el deterioro funcional de los ecosistemas.

Capítulo 4. En este capítulo, Gómez efectúa una detallada revisión de las distintas aproximaciones usadas en el estudio de la fuerza de las interacciones entre conjuntos de especies y se focaliza en distintos niveles de organización ecológica. Ilustra los conceptos más frecuentemente usados en estudios de interacciones mutualistas, tales como la frecuencia, eficiencia y efectividad, diferenciando entre los componentes cualitativos y cuantitativos de la efectividad, a partir de los cuales es posible representar paisajes de efectividad de tales interacciones.

Sección II:
Aplicaciones y efectos

Esta sección consta de cinco capítulos, cada uno de los cuales se sitúa en ambientes y sistemas ecológicos diferentes. Todos ellos tienen como denominador común la vinculación entre la diversidad de las interacciones planta-animal y la estabilidad de funciones y servicios ecosistémicos, lo cual incluye bucles de retroalimentación positiva que facilitan el mantenimiento de la biodiversidad de diversas y complejas maneras.

Capítulo 5. En esta contribución, García et al. revisan la literatura de interacciones planta-animal con el propósito de conectar explícitamente tales interacciones con funciones ecosistémicas. Los autores analizan posibles efectos reguladores en términos de cambios de biomasa entre las especies interactuantes, que pueden incidir en la persistencia de las poblaciones de especies. Sugieren que las interacciones planta-animal deberían ser conceptualizadas con mayor sentido ecosistémico, para poder interpretar los cambios en las dinámicas consumidor-recurso como cambios en funcionalidad ecosistémica.

Capítulo 6. En este capítulo, Zamora et al. destacan el potencial de las plantas parásitas para desencadenar bucles de retroalimentación positiva que mantienen las funciones clave de los ecosistemas. A pesar de haber recibido relativamente poca atención en comparación con otros organismos, los parásitos son responsables de una proporción sustancial de la biomasa y la productividad de algunos ambientes y, por tanto, es importante evaluar el papel que juegan en la regulación de los flujos de energía, la dinámica de las redes tróficas y el mantenimiento de los ecosistemas. Dado el papel relevante que cumplen tales organismos, cualquier alteración en las interacciones en que participan puede tener importantes efectos en cascada sobre las comunidades y ecosistemas.

Capítulo 7. En este trabajo, Valiente-Banuet y Verdú usan un ilustrativo caso de estudio, situado en el sistema desértico Tehuacán-Cuicatlán de México, para señalar que la complejidad inherente a los sistemas ecológicos, sumada a la acción combinada de los factores determinantes de las interacciones ecológicas y sus servicios ecosistémicos, hacen difícil e incluso imposible

predecir las interacciones capaces de prevalecer en los ambientes. En particular, el uso y abuso en la explotación de leña y de agaves origina la pérdida de interacciones, lo que contribuye al colapso ecosistémico y genera deudas de extinción del patrimonio biocultural de México. Este resultado es un claro ejemplo de que la extinción de las interacciones ecológicas, aun cuando las especies que interaccionan permanecen en la comunidad, puede tener consecuencias devastadoras debido a los efectos en cascada entre los conjuntos de especies.

Capítulo 8. Uno de los mayores desafíos en estudios del cambio global es lograr certeza sobre los efectos de un fenómeno que es inédito en la historia de la humanidad. Obeso et al. señalan que, a menos que consideremos las interacciones entre especies, no podremos hacer predicciones realistas de los efectos del cambio global sobre los ecosistemas, ni tampoco desarrollar políticas apropiadas para mitigar dichos efectos. La variación espacio-temporal de los posibles efectos y, por tanto, su contexto-dependencia debe considerarse como una característica intrínseca de los sistemas ecológicos y, por ello, su incorporación en los modelos predictivos constituye un reto a abordar. El capítulo ilustra estas sugerencias a través de la identificación de los impactos que distintos motores del cambio global ocasionan sobre los ecosistemas, así como los principales mecanismos que determinan tales impactos.

Capítulo 9. En esta contribución, Ramírez et al. nos alertan sobre la importancia de distinguir las redes legítimas de polinización de las redes de visitantes florales. Es sabido que no todos los visitantes florales muestran adaptaciones para la polinización de las flores visitadas y que su desempeño puede variar de ser un polinizador efectivo a un visitante destructivo. Los autores proveen resultados del comportamiento de los visitantes florales y de las cargas de polen que transportan en sus cuerpos en siete comunidades vegetales de Venezuela. El comportamiento de forrajeo de los visitantes florales indica que la interacción entre polinizadores y plantas puede variar a lo largo del espectro mutualismo-antagonismo dependiendo del contexto y de las especies de plantas visitadas, lo cual confirma la naturaleza funcionalmente variable de los conjuntos de visitantes florales.

Sección III:
Desafíos para la conservación

Esta sección consta de cinco capítulos que exploran aspectos contingentes en ecología de la conservación desde el ángulo de las interacciones planta-animal. Siempre en relación con la intervención humana, se examinan la restauración de funciones ecológicas perdidas y la pertinencia de entender las invasiones biológicas desde la perspectiva de las interacciones planta-animal, en contextos variables y de ambientes raros. La sección cierra con estrategias de comunicación de la ciencia a la sociedad con el propósito de facilitar su compromiso activo e informado en la solución de los problemas ecológicos contemporáneos.

Capítulo 10. En este capítulo, Genes et al. documentan los resultados de una investigación relacionada con la restauración de interacciones y funciones ecológicas perdidas como consecuencia de la extinción local de especies. El equipo de investigación ilustra cómo las translocaciones de especies contribuyen al restablecimiento de procesos clave tales como la regeneración natural de las plantas, el ciclo de nutrientes y el secuestro de carbono, subrayando la importancia de considerar la filogenia y el tiempo de extinción de las especies. La restauración de funciones mediadas por especies extintas durante períodos prolongados de tiempo conlleva riesgos evidentes que deben ser cautelados. No obstante, el «recableo trófico» emerge como una herramienta valiosa para la restauración efectiva de funciones ecológicas en el actual escenario de cambio global.

Capítulo 11. En esta contribución, Traveset et al. examinan cómo las interacciones planta-animal, tanto positivas como negativas, desempeñan un papel fundamental en facilitar o limitar la expansión de especies no-nativas introducidas y cómo estas interacciones modulan los impactos resultantes sobre la biota nativa. Mediante una acuciosa revisión, los autores exploran la evolución de las teorías sobre invasiones biológicas, destacando el tránsito histórico desde hipótesis originalmente basadas en efectos negativos hacia el reconocimiento de la facilitación como un factor clave en la colonización y expansión de especies no-nativas. Adicionalmente, se examina cómo las especies invasoras pueden alterar las interacciones entre especies nativas, con impactos a menudo potenciados por la perturbación del hábitat y otros factores asociados al cambio global.

Capítulo 12. En este capítulo, Medel et al. examinan el impacto de una especie de polinizador exótico, *Bombus terrestris*, sobre distintos componentes de las comunidades planta-polinizador en Chile. Aunque la literatura suele destacar predominantemente los efectos negativos de las especies no-nativas sobre los ecosistemas invadidos, los autores señalan que la complejidad de los sistemas naturales no permite reducir tales efectos a esquemas binarios positivo/negativo sino más bien efectos de naturaleza más compleja. Mediante tres ejemplos seleccionados, los autores desafían la dicotomía de efectos, subrayando la necesidad de ampliar las categorías de análisis para comprender mejor el impacto real de las especies exóticas en los ambientes invadidos y así contribuir a su mejor entendimiento y control.

Capítulo 13. En el capítulo 13, García et al. dirigen nuestra atención a un grupo de organismos, las plantas rupícolas, que habitan en roquedos y paredones calizos de la cordillera pirenaica, caracterizados por su rareza debido a su distribución restringida, alta especialización ecológica y pequeño tamaño poblacional. Los autores subrayan la importancia de modelos demográficos para comprender la importancia de las interacciones sobre la tasa de crecimiento poblacional de las especies raras, demostrando que el peso de las interacciones ligadas a la reproducción y al reclutamiento se reduce en función de la longevidad de las plantas. Estas aproximaciones cuantitativas ofrecen una visión detallada del papel de las plantas raras en las comunidades locales y la importancia de las interacciones para la persistencia de dichas poblaciones en un escenario de cambio global.

Capítulo 14. En esta contribución, Navarro aborda la crucial necesidad de que los científicos desempeñen un papel activo en la comunicación social de la ciencia, reconociendo que las historias científicas, inherentemente complejas y formuladas en un lenguaje técnico, a menudo resultan inaccesibles para un público más amplio. Se destaca la importancia de superar esta brecha comunicativa, especialmente en un contexto donde la comunicación con la sociedad se vuelve cada vez más esencial. El capítulo explora diversas herramientas y metodologías que permiten la traducción de publicaciones científicas complejas en narrativas accesibles para un público general, al tiempo que se examinan estrategias efectivas de divulgación científica que buscan facilitar la participación activa de la ciudadanía en la resolución de problemas concretos de conservación, en un escenario de crisis de biodiversidad.

La comunidad de científicos que ha participado en este libro representa sin duda solo una fracción del creciente número de investigadores en el área de las interacciones planta-animal en Iberoamérica. La actividad al interior de este campo de indagación es actualmente bullente de ideas, hipótesis y teorías que aumentan cada día en profundidad y cobertura. Esta inédita actividad no es casual, sino consecuencia de al menos dos factores. Por una parte, el que gran parte de la teoría contemporánea en ecología y evolución se haya desarrollado al alero de estas interacciones ha significado que las relaciones planta-animal sean un sistema ideal para proponer y contrastar nuevas hipótesis y teorías. Por otra parte, la intervención humana en los ambientes naturales usualmente deja una marcada huella en las interacciones planta-animal, lo que nos informa sobre la magnitud de los problemas en biodiversidad que nos aquejan, allanando de este modo el camino hacia formas creativas de prevención, compensación y solución de los impactos. No obstante, además de estos dos factores, hay uno más elemental que se relaciona con la belleza de las interacciones. Y es allí, en la observación extasiada de las interacciones en la naturaleza, donde reside la historia natural, sin la cual el avance de nuestro conocimiento sería imposible.

Con este libro no solo buscamos llenar vacíos académicos, sino también inspirar a las nuevas generaciones de científicos comprometidos con la comprensión y preservación de las interacciones ecológicas en este período crítico para la vida en el planeta. Esta contribución es una invitación a explorar, aprender y actuar en pro de la conservación de nuestra invaluable biodiversidad desde la acción informada, dejando en claro que comprender y comunicar a la sociedad el entramado de las interacciones ecológicas es el primer paso hacia un futuro sostenible. Por ende, la publicación de este libro representa un acto de compromiso con la comprensión de nuestro papel en la red y diversidad de la vida, así como con la responsabilidad que conlleva su preservación.

Los editores

Junio 2024





Sección I

Conceptos

CAPÍTULO

1



1



2



3

LA BIODIVERSIDAD DE LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS

Pedro Jordano[1,2]

Las imágenes muestran interacciones mutualistas entre especies. 1) Dispersión de semillas de *Euterpe edulis* por *Ramphastos vitellinus ariel*; 2) polinización de flores de *Echium wildpretii* por *Anthophora alluaudi*; 3) defensa de plantas (*Inga* sp.) por hormigas (*Ectatoma tuberculatum*).
Crédito fotografías 1 y 2: P. Jordano; crédito fotografía 3: Alex Wild.

[1] Integrative Ecology Group, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Avda. Américo Vespucio, 26, Isla de La Cartuja, E-41092 Sevilla, España.
[2] Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
E-mail: jordano@ebd.csic.es

Resumen

Los sistemas complejos se caracterizan no solo por sus múltiples componentes, sino también por las interacciones entre estos. Los ecosistemas y las comunidades naturales, formadas por megaconjuntos de especies, a menudo crean complejas redes de interacción. Este capítulo aborda las formas de análisis de estas redes complejas, sus beneficios y cómo se pueden utilizar para obtener una mejor comprensión de estos sistemas. Al proporcionar una visión general de un sistema, es posible desvelar patrones e identificar relaciones entre diferentes variables que escaparían a nuestro análisis si estuviese basado en una aproximación reduccionista.

Los recientes avances en los estudios ecológicos destinados a cuantificar la biodiversidad han enfatizado la estimación del número de especies integradas en el sistema Tierra. Sin embargo, no ha habido ningún intento previo de estimar el tamaño del interactoma de la Tierra, es decir, el número de interacciones que se espera que existan entre esas especies. El interactoma de la biodiversidad es todo el conjunto de interacciones ecológicas entre especies que apoyan la Red de la Vida al proporcionar vínculos funcionales clave entre las especies. Cuantificar estas interacciones es central en la biología de la conservación, ya que definen la funcionalidad de los servicios ecosistémicos y los roles funcionales de las especies.

Cuantificar estas interacciones es de relevancia central en la biología de la conservación, ya que definen la funcionalidad de los servicios ecosistémicos y los roles funcionales de las especies. En esta revisión analizamos los elementos clave y compartidos de las interacciones ecológicas, así como los principales métodos para abordar el muestreo y análisis de las redes de interacciones ecológicas. Esto es útil para estimar la diversidad de maneras en que las especies interaccionan y el número de interacciones entre ellas. Revisamos los análisis a diferentes escalas, desde individuos, a especies y al análisis conjunto de diferentes formas de interacción. Revisamos los desarrollos más recientes para la caracterización y cuantificación de las funciones ecológicas dentro de redes de interacción complejas y multicapa, centrándonos en los mutualismos planta-animal y los antagonismos como casos de estudio (dispersión de semillas, polinización, herbívoros), con énfasis en las interpretaciones ecológicas de las posibilidades de análisis y sus resultados. Más allá de evaluar el tamaño y la topología de este interactoma (¿cuántas interacciones? ¿cómo se asignan las distintas funciones ecológicas a redes de interacción complejas?), revisamos las bases conceptuales para el estudio de las interacciones ecológicas de una forma unificada.

Introducción

La atención a los efectos de la actual crisis de biodiversidad se ha centrado en gran medida en la pérdida de especies; sin embargo, un componente de la pérdida de biodiversidad que a menudo acompaña o incluso precede a la desaparición de especies es la extinción de las interacciones ecológicas (Valiente-Banuet et al., 2014). Las interacciones ecológicas apoyan la Red de la Vida al proporcionar vínculos funcionales clave entre las especies (que determinan dependencias recíprocas de diferente grado) y al definir la «arquitectura» de la biodiversidad (Thompson, 1994; Bronstein, 2001). Sin embargo, debido a su complejidad, estamos lejos de comprender plenamente el conjunto mínimo de interacciones funcionales que se necesitan para apoyar y restaurar los ecosistemas dañados. Este capítulo aborda el análisis de la biodiversidad centrándose explícitamente en el componente biodiversidad que incluye a las interacciones entre especies: la diversidad de interacciones ecológicas, la arquitectura de sus servicios funcionales y la integración de múltiples formas de interacción. El objetivo es proporcionar una base conceptual unificada para el estudio de las interacciones ecológicas entre especies reuniendo muestreos de biodiversidad, teoría de redes complejas, herramientas de historia natural y análisis de efectividad de las interacciones para evaluar el tamaño y las principales características funcionales del interactoma de la biodiversidad: el conjunto de interacciones ecológicas entre especies que apoya el sistema de la Tierra (Stumpf et al., 2006).

El planteamiento de este capítulo es el de proporcionar una base conceptual al análisis de las interacciones ecológicas como componente de la biodiversidad, más allá de las especies *per se*, ampliando y actualizando una revisión anterior (Jordano et al., 2009). En el capítulo explicaremos la «anatomía» de una interacción ecológica (dependencia recíproca, asimetrías, probabilidades de encuentro interespecífico (PIEs), motivos de interacción o *interaction motifs*) y catalogaremos las familias de consecuencias que se derivan de las interacciones analizando redes multicapa que combinan múltiples tipos. Es decir, pretendemos ofrecer una revisión conceptual, unificadora y actualizada para el estudio de las interacciones ecológicas.

Los mutualismos y los antagonismos, centrales en la Red de la Vida, están presentes en el sistema Tierra en una amplia variedad de biomas. Son interacciones que entrañan, como consecuencias inmediatas o aplazadas, beneficios mutuos o resultados no beneficiosos, respectivamente (Thompson, 1982). Realmente, estos resultados de las interacciones se ubican a lo largo de gradientes cuyos extremos son situaciones de mutualismo y antagonismo (Gómez et al., 2023).

En matorrales mediterráneos y en selvas tropicales, por ejemplo, >60% y hasta el 92%, respectivamente, de la flora leñosa depende de animales mutualistas para la polinización y regeneración a través de la dispersión de semillas (Jordano, 2014). Es difícil imaginar cómo funcionaría un bosque tropical o un matorral mediterráneo si careciese de las interacciones mutualistas de las que dependen la polinización y la dispersión de las semillas de la mayor parte de sus especies de plantas leñosas. Sin embargo, menos de un tercio de la literatura ecológica reciente que trata sobre las interacciones de especies se ha centrado en este tipo de interacciones no antagónicas (Morales-Castilla et al., 2015). Existe multitud de formas interacciones y se han hecho esfuerzos para categorizarlas a partir del resultado neto para las especies, aunque otros factores, como el modo de vida de las especies (libre/íntimo), también influyen. Sin embargo, no existe una visión unificada de los tipos de interacciones.

Aunque tradicionalmente lo más estudiado para comprender la diversidad de especies es la competencia (p. ej., Boucher, 1985; Simha et al., 2022), muchas otras interacciones, tanto mutualistas como antagonistas, son abundantes y nos pueden explicar la diversidad de especies (Thompson, 1982; Guimarães et al., 2007). Una cuestión persistente en el análisis de redes complejas es interpretar las interacciones entre las especies en términos del resultado de la interacción, inmediato o aplazado, que determina su correspondiente funcionalidad ecológica. La mayoría de los estudios sobre redes de interacción planta-animal se han centrado en la frecuencia de la interacción para mapear los patrones de interacción y estimar la fuerza de la interacción. Este enfoque «frecuentista», sin embargo, puede pasar por alto aspectos importantes cuando los resultados de una interacción se miden en relación con un servicio ecológico específico (Bascompte & Jordano, 2014; Schleuning et al., 2015).

Esfuerzos recientes también se han centrado en definir variables esenciales de biodiversidad (*essential biodiversity variables*, EBV) (Pereira et al., 2013) que se pueden muestrear y medir repetidamente para complementar las estimaciones de biodiversidad. Las EBV representan un conjunto mínimo de observaciones fundamentales necesarias para apoyar las necesidades de información sobre biodiversidad multipropósito y a largo plazo a varias escalas. Sin embargo, el muestreo de especies o EBV específicos de diferentes taxa solo sondea un único componente de la biodiversidad; las interacciones entre especies son otro componente fundamental, uno que apoya la existencia de especies, pero en algunos casos también su extinción. Como expone vívidamente Daniel H. Janzen, «*Lo que escapa al ojo... es un tipo de extinción mucho más insidiosa: la extinción de las interacciones ecológicas*» (Janzen, 1974). La pérdida de interacciones ecológicas clave puede preceder a la extinción local de especies asociadas que dependen de los servicios ecológicos prestados.

Por ejemplo, una miríada de especies de vertebrados ha experimentado disminuciones de la población y eventuales extinciones que coinciden con la expansión humana, es decir, la «defaunación del Antropoceno» (Dirzo et al., 2014). Entender los efectos de la pérdida de estas interacciones es crucial para diagnosticar la salud de los ecosistemas e identificar las acciones de conservación que han de ser prioritarias. Además, la mayoría de los análisis exploran un solo tipo de interacción, ignorando el hecho de que la mayor parte de las redes ecológicas en la naturaleza contienen múltiples formas de interacción (Pilosof et al., 2017), generalmente con efectos aditivos de la interacción secuencial, por ejemplo, a lo largo de los ciclos demográficos de las especies (Wang & Smith, 2002) y la realidad de que en la naturaleza no interaccionan especies, sino individuos de esas especies (Nakazawa, 2016). Nos centraremos en cuatro aspectos diferentes de los resultados de interacción en mutualismos planta-polinizador y planta-frugívoros, y antagonismos planta-herbívoros para identificar y mapear servicios ecológicos clave al interior de redes complejas de interacción: (1) Los elementos comunes (compartidos) en las interacciones ecológicas. (2) El muestreo de las interacciones ecológicas. (3) La arquitectura y topología de las redes ecológicas. (4) El análisis combinado de múltiples formas de interacción en redes multicapa.

La vida en la Tierra está respaldada por billones de interacciones entre especies. Sin embargo, carecemos de estimaciones sólidas del número total de especies que viven en la Tierra (May, 2011; Mora et al., 2011), y aún más, nos enfrentamos al gran problema de evaluar la diversidad de sus interacciones; ambos son los principales elementos que apoyan la Red de la Vida. Una comprensión completa de estos sistemas exige que una gran fracción de estas interacciones se analicen experimental o computacionalmente (Koch, 2012). Esto es muy difícil, pero necesitamos urgentemente identificar la cantidad mínima de complejidad que hay que restaurar para garantizar la persistencia del ecosistema. Para ello, es preciso contar con un conocimiento integrado y robusto de la diversidad, número y función de las interacciones ecológicas.

1. ¿Qué es una interacción ecológica?

Las interacciones ecológicas son encuentros, que ocurren en la naturaleza, entre individuos de diferentes especies. Dejamos a un lado, obviamente, las interacciones intraespecíficas. Tales encuentros obviamente difieren en 1) frecuencia, 2) duración, 3) grado de intimidad de los organismos que interaccionan, 4) resultado inmediato y 5) consecuencias aplazadas de tal resultado (Fig. 1A). Incluso con la enorme diversidad de interacciones que ocurren en la naturaleza (Thompson, 1982; Bronstein, 2001), estos cinco elementos aparecen como los pilares de cualquier tipo de interacción que podamos registrar bien sea para especies de vida libre, bien para especies endoparásitas o endosimbiontes o con mayor grado de intimidad de interacción. No obstante, no existe por el momento ninguna teoría integrada sobre las interacciones ecológicas de la cual se puedan derivar predicciones acerca de cómo cada cual de estos elementos ha influido en su evolución y coevolución (Vázquez et al., 2009).

La variabilidad de la frecuencia con que pares de especies interaccionan es muy alta. En las interacciones entre organismos de vida libre, por ejemplo, interacciones de plantas y sus polinizadores, en general la frecuencia de encuentros entre individuos que interactúan (*partners*) se asocia con la abundancia local (Vázquez & Aizen, 2003), de tal forma que las abundancias relativas de las especies que interaccionan son determinantes, en mayor o menor grado, de las probabilidades de encuentro interespecífico (PIE) (Bascompte & Jordano, 2014). Ello es bien conocido en análisis de diversidad, en el cual PIE guarda relación con la equitabilidad de las distribuciones de abundancia entre especies en una comunidad (Hurlbert, 1971). Independientemente de su frecuencia, la duración de las interacciones puede ser enormemente variable, guardando una estrecha relación con el grado de intimidad de la interacción. En especies de vida libre, por ejemplo, las interacciones depredador-presa, pueden tener una muy corta duración (Fig. 1A); por el contrario, muchos ecto y endoparásitos tienen interacciones muy prolongadas con sus hospedadores, las cuales a menudo abarcan toda la vida de este. De ahí que el grado de intimidad pueda abarcar desde encuentros muy esporádicos entre especies de vida libre, en las que un mismo individuo puede interaccionar con diferentes *partners*, a interacciones endosimbióticas muy estrechas en las que los dos organismos interactuantes se mantienen unidos toda su vida.

Todas las interacciones generan un resultado para los organismos interactuantes, el cual puede variar en sus consecuencias para ambos (Fig. 1B). Esta variabilidad es característica y puede ser muy amplia (Song et al., 2020b). Es lo que se conoce como dependencia de contexto de las interacciones: su resultado puede variar dependiendo de factores ecológicos externos a la propia interacción (Chamberlain et al., 2014; Song et al., 2020a). Los resultados de las interacciones son por tanto condicionales, siempre sujetos a cómo cambian, de forma predecible, sus costes y beneficios en función de las condiciones ecológicas (Bronstein, 1994). Tal dependencia de contexto es extrema cuando estudiamos redes de interacción basadas en individuos. Aunque las representaciones más frecuentes de redes complejas en ecología muestran los nodos de la red como especies y los enlaces entre ellos como sus interacciones (redes *sp-sp*), en sentido estricto las especies no interaccionan en la naturaleza (Jordano, 2016b; Nakazawa, 2020). Realmente muestreamos interacciones de individuos, aunque se analizan los datos agregados a nivel de especie (Bascompte & Jordano, 2014) siendo los nodos de sus redes los dos individuos que registramos interaccionando (redes *ind–ind*).

Más frecuentemente se aborda el estudio de redes de interacciones *ind-sp*, en las cuales se documentan los patrones de interacción de diferentes individuos de una población; por ejemplo, plantas con sus diferentes especies de dispersores de semillas o polinizadores (Miguel et al., 2018; Arroyo-Correa et al., 2021; Quintero et al., 2022b). A pesar de que un modo (generalmente los animales) de la red bipartita es colapsado a escala de especie, examinar redes *ind-sp* ilustra bien los patrones de «uso» de las especies interactuantes, de forma análoga a los estudios de variación de nicho (Bolnick et al., 2002, 2003). Realmente las redes *ind-ind* han sido exploradas muy raramente, posiblemente por limitaciones logísticas para el seguimiento de animales individualmente junto con el seguimiento de plantas individuales (p. ej., Dupont et al., 2011). Pero son estas las que verdaderamente reflejan el modo en que las interacciones ecológicas ocurren en la naturaleza.

Sea cual sea la escala biológica de representación de las interacciones, la red compleja resultante solo tiene dos componentes esenciales: nodos y enlaces entre ellos. Qué definimos como nodos de la red y qué definimos en los enlaces es esencial para llegar a cualquier interpretación biológica de lo que representa la red compleja.

En general, gran parte de las interacciones ecológicas comportan la obtención de recursos (Ollerton, 2006), aunque no necesariamente recursos tróficos. Y existen también interacciones en las que no se intercambian recursos, como por ejemplo aquellas de tipo comportamental o algunas de protección o facilitación. Pero al menos los elementos de frecuencia de encuentro, intimidad, resultado, y consecuencias parecen ser compartidos por todas las interacciones ecológicas. En cualquier caso, gran parte de la efectividad (o su falta) derivada de la interacción puede estimarse a partir de sus componentes cuantitativos y cualitativos dentro del marco conceptual de la efectividad de las interacciones ecológicas (Schupp et al., 2017). La efectividad se deriva de la combinación multiplicativa de los dos componentes fundamentales de cualquier interacción ecológica: 1) la frecuencia de encuentro; y 2) el resultado *per cápita* del encuentro. Ambos componentes definen ejes independientes que pueden usarse para explorar los «paisajes de efectividad» *(effectiveness landscapes)* Jordano & Rodríguez-Sánchez (2017).

La efectividad de las interacciones ecológicas depende de los efectos netos que se derivan de ellas, al existir un valor de reciprocidad que es característico en cualquier interacción por pares (Fig. 1B). Ello implica que toda interacción deviene en efectividades recíprocas que se derivan de la misma (Schupp et al., 2017; Quintero et al., 2022b): cada especie interactuante obtiene un resultado, del tipo que sea (p. ej., un recurso alimenticio, protección, una función metabólica, transporte). No obstante, para las interacciones planta-animal, solo recientemente se ha abordado explícitamente el análisis de efectividad en las dos vertientes de la interacción (Fig. 1B): la efectividad del animal en la provisión del servicio ecológico a la planta y la efectividad de provisión de recursos por parte de la planta para el animal (Quintero et al., 2022b). Ello no es trivial, pues solo de esta forma podemos desvelar formas de simetría y reciprocidad de las interacciones ecológicas. De las interacciones, por tanto, se pueden evidenciar grados de dependencia recíproca e intensidad de interacción que pueden ser muy variables (Fig. 1B) (Jordano, 1987), de lo cual se derivan propiedades importantes como asimetrías de dependencia, interacciones débiles, reciprocidad variable, etc.

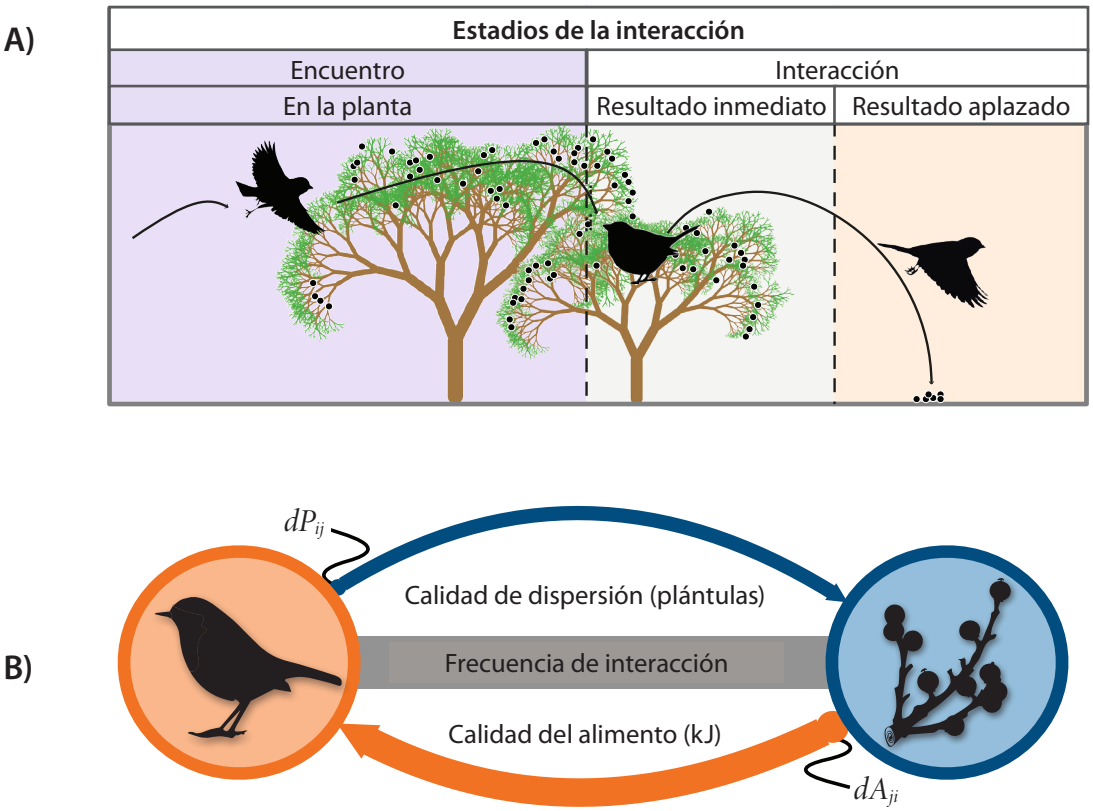


Figura 1. A) Anatomía de una interacción ecológica. Las interacciones ecológicas son encuentros entre individuos de diferentes especies. Los encuentros se producen con frecuencia variable y su duración es muy variable también, asociada al grado de «intimidad» de la interacción. Todas las interacciones tienen un resultado, que puede ser inmediato, ocurriendo durante la misma interacción (p. ej., daño a la flor por robo de néctar; caída al suelo de la semilla por fallo en la manipulación del fruto). Tales resultados tienen consecuencias tanto para las plantas como para los animales. Estas componentes de las interacciones son registrables, medibles y cuantificables para los dos agentes interactuantes. B) Elementos de dependencia recíproca en una interacción ecológica entre un ave frugívora y una planta con frutos carnosos. Los enlaces entre nodos (barra gris) indican la intensidad de interacción, a menudo expresada en términos de frecuencia de interacción. La red de interacción frecuentista, basada en la frecuencia de interacción entre plantas y taxa animales, se estima como una red ponderada basada en el efecto por visita en un servicio ecológico específico; es decir, por ejemplo, la probabilidad de contribuir a eventos de dispersión de semillas a larga distancia o la probabilidad de contribuir polinizaciones xenógamas. Para cada enlace de la red se puede estimar la dependencia mutua entre interactuantes; en este caso, de cada interacción única se puede obtener la dependencia de la planta *i* del animal *j*, dP_{ij}, y la dependencia del animal *i* de la planta *j*, dA_{ji}. La interacción es bidireccional, con dos tipos de servicios asociados; en el caso de la planta, una dependencia en la dispersión de semillas dP_{ij} y, en el caso del animal, una dependencia en la provisión de alimento dA_{ji} (Quintero et al., 2022b).

2. El muestreo de las interacciones ecológicas

Reformulando la declaración de Robert May (May, 2011), ¿por qué deberíamos preocuparnos por cuántas formas de interacción ecológica y cuántas interacciones entre especies ocurren en la Tierra hoy en día, y cuántas de ellas conocemos? Reconocemos cada vez más que dicho conocimiento es importante para la plena comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos que crearon y mantienen la biodiversidad. Dicha biodiversidad sustenta servicios ecosistémicos cruciales de los que depende la humanidad, aunque no se cuantifican en el PIB convencional. Por tanto, la catalogación y caracterización de la biodiversidad de las interacciones ecológicas es una tarea urgente (Jordano, 2016a).

Cuando analizamos las interacciones ecológicas en una comunidad, procedemos de forma similar a cuando muestreamos especies para caracterizar la diversidad (Jordano, 2016b). Esto es, acumulamos observaciones que, por ejemplo, nos permiten registrar las especies animales con las que interactúa cada especie de planta y viceversa (Magurran, 1988). Idealmente obtenemos una representación, enumeración o catálogo de las interacciones que podemos observar en una comunidad determinada. El muestreo de interacciones ecológicas está, por tanto, sujeto a limitaciones y deficiencias metodológicas similares, especialmente el submuestreo (Colwell & Coddington, 1994; Vázquez et al., 2009; Dorado et al., 2011; Chacoff et al., 2012). Cuando estudiamos redes de interacciones entre especies, nuestro objetivo es inventariar interacciones por pares de especies. En lugar de muestrear a los individuos que agregan especies a nuestro inventario —como hacemos en muestreos clásicos de biodiversidad—, observamos y registramos los eventos de alimentación, las visitas, la ocupación, la presencia en cargas de polen o en muestras fecales, etc., para acumular interacciones por pares, es decir, listas de pares de especies asociadas.

Al igual que en los muestreos canónicos de diversidad de especies, también para las interacciones ecológicas resulta fundamental determinar la robustez del muestreo efectuado. Para ello. las curvas de acumulación de interacciones (IAC), análogas a las curvas de acumulación de especies (SAC), evalúan la robustez del muestreo de interacciones para los conjuntos de datos de las comunidades de organismos estudiadas (Jordano, 1987, 2016b; Chacoff et al., 2012) (Fig. 2). Por ejemplo, se puede utilizar una función de acumulador aleatorio: el paquete vegan en R (Oksanen et al., 2020; R-Development-Core-Team, 2014) encuentra el IAC medio y su desviación estándar de las permutaciones aleatorias de los datos, o submuestreo sin reemplazamiento (Gotelli and Colwell, 2001) para estimar el número esperado de interacciones por pares. Comenzamos vectorizando la matriz de interacción para generar

una simple lista (Jordano, 2016b) (Fig. 2A) que representa las interacciones por pares (filas) registradas durante un número acumulado de censos o períodos de muestreo (columnas), de una manera análoga a una matriz de muestreo de biodiversidad con especies como filas y unidades de muestreo (por ejemplo, cuadrantes) como columnas. Este procedimiento traza la curva de acumulación para el número esperado de interacciones por pares registradas con el aumento del esfuerzo de muestreo (Fig. 2C).

A)

Interacción	Muestreo							
	1	2	3	4	5	6	7	8
F1-P1	0	1	0	0	1	0	1	1
F1-P2	1	1	0	1	0	0	0	0
F1-P3	0	0	1	0	0	0	1	0
F1-P4	1	0	1	0	0	0	0	0
F1-P5	0	0	0	0	0	0	1	0
F1-P6	0	0	0	0	0	0	0	0
F1-P7	0	0	0	0	1	0	0	0
F2-P1	1	0	0	0	0	0	0	0
F2-P2	1	0	0	0	0	0	0	0
F2-P3	0	0	0	0	0	0	0	0
F2-P4	1	0	0	0	0	0	0	0
F2-P5	1	0	0	0	0	0	1	0
F2-P6	0	0	0	1	0	0	0	1
F2-P7	0	0	0	0	0	0	0	0
F3-P1	0	0	1	1	0	0	1	0
F3-P2	0	0	0	0	1	0	1	0
F3-P3	0	1	0	0	1	0	1	0
F3-P4	0	0	0	0	0	0	0	0
F3-P5	0	0	0	0	0	0	0	0
F3-P6	0	0	0	0	0	0	0	0
F3-P7	0	0	0	0	0	0	0	0
F4-P1	0	0	0	0	0	0	0	0
F4-P2	0	1	0	0	0	1	0	0
F4-P3	0	0	1	0	0	0	0	0
F4-P4	0	0	0	0	0	0	0	0
F4-P5	0	0	0	0	0	0	0	0
F4-P6	0	0	0	0	0	0	0	0
F4-P7	0	0	0	0	0	0	0	0

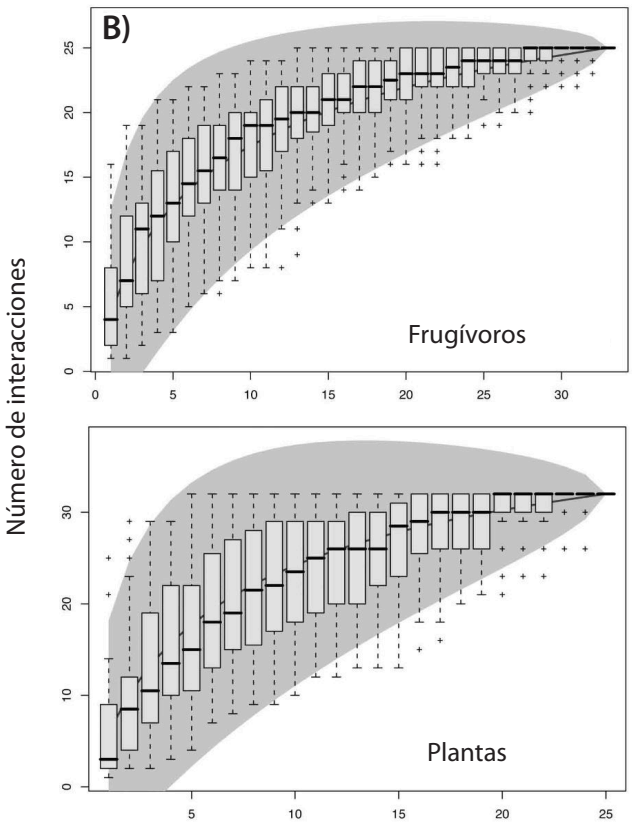


Figura 2. Matriz de interacciones y su representación vectorial para un análisis del esfuerzo de muestreo. Una matriz de tamaño $S = P * A$, donde P es el número de especies de plantas y A es el número de especies de animales, da lugar a una representación vectorizada de la misma que tiene $P * A$ filas (A), en este caso, 4 especies de animales frugívoros (*F1-F4*) y 7 especies de plantas (*P1-P7*). Este vector ilustra todas las interacciones que podemos registrar entre cada par de especies. En una tabla de datos podemos incluir sucesivas columnas que indiquen días de muestreo, horas de observación, muestras examinadas, etc., de forma que podemos obtener una curva acumulada de interacciones registradas en función del incremento en esfuerzo de muestreo. Cada columna (1-8) reseña si la interacción fue registrada (1) o no (0) en cada muestreo. B) Curvas acumuladas de interacciones registradas en función de incrementos en esfuerzo de muestreo (número de días de observación muestreados) para las especies de frugívoros y de plantas con fruto carnoso en Nava de las Correhuelas (Sierra de Cazorla, Jaén, SE de España). El área sombreada ilustra el intervalo de confianza para el número de interacciones registradas tras una intensidad de muestreo determinado y los boxplots indican la media, desviación típica y rango para los conjuntos de plantas y animales.

A menudo, las matrices de adyacencia que se utilizan para caracterizar redes complejas suelen ser poco densas (*sparse matrices*), es decir, están densamente pobladas con ceros. Difícilmente podemos registrar todos los enlaces que realmente ocurren en las redes de interacción. Estos ceros representan interacciones entre pares de especies no observadas durante el muestreo y pertenecen a dos categorías. Por un lado, esos ceros pueden ser interacciones que, a pesar de ser no detectadas en el muestreo, ocurren realmente, y se requiera de un mayor esfuerzo o una diversificación de los tipos de muestreo. La combinación de métodos de muestreo normalmente rinde interacciones adicionales, no registradas previamente, y da lugar a muestreos más exhaustivos y completos de la diversidad de interacciones (Bosch et al., 2009; Quintero et al., 2022a).

Las interacciones prohibidas, por otro lado, surgen debido a restricciones biológicas que limitan el establecimiento de interacciones y siguen siendo de naturaleza inobservable, independientemente del esfuerzo de muestreo (Jordano et al., 2003; Olesen et al., 2011). Las interacciones prohibidas son ausencias de interacciones por pares (elementos de la matriz de adyacencia $aij = 0$) que pueden explicarse por restricciones biológicas, como el desacoplamiento espacio-temporal, el desajuste de tamaño o la recompensa, las restricciones de forrajeo (por ejemplo, accesibilidad) y las restricciones fisiológicas-bioquímicas (Jordano, 1987; Olesen et al., 2011). Es más, teniendo en cuenta la variabilidad interindividual, podríamos afirmar que tendemos a sobreestimar la frecuencia de estas interacciones prohibidas (González-Varo & Traveset, 2016). El desacoplamiento temporal, por ejemplo, tiene lugar cuando las fenofases de especies potencialmente interactuantes no se superponen (por ejemplo, Fabina et al., 2010) o lo hacen mínimamente, de modo que las PIEs son virtualmente cero. Por lo tanto, las interacciones prohibidas se pueden definir como ceros estructurales en la matriz de adyacencia que describe una red compleja.

De este modo, las interacciones potenciales que realmente se pueden observar en una matriz de interacción entre especies animales y vegetales A y P están muy por debajo del tamaño total de la matriz, AP. Esto subraya el punto crucial de evaluar qué tan robusto es el muestreo de las interacciones. Lo relevante aquí en relación con el muestreo es que, contrariamente a las interpretaciones recientes (Dorado et al., 2011), muchos ceros en las matrices de interacción no siempre deben considerarse artefactos de un muestreo incompleto o muestreo pasivo afectados por las variaciones de abundancia de las especies componentes. Esto es especialmente evidente en los conjuntos de datos muestreados robustamente, en los que se espera una alta fracción de ceros estructurales a pesar del muestreo intensivo. Analizar la robustez de un muestreo de interacciones es clave para entender qué tan bien nuestro

muestreo ha sido capaz de representar las interacciones que se están dando en la naturaleza. Este aspecto es crucial desde la perspectiva de análisis de redes complejas, en que precisamos de estimaciones robustas de los parámetros estructurales y topológicos básicos; es decir, que esfuerzos de muestreo adicionales no resulten variaciones sustanciales de dichas estimaciones.

3. Tipos de estudio y formas de análisis

Las aproximaciones metodológicas al estudio de las redes complejas de interacciones ecológicas son muy variables, pero pueden influir de forma determinante en las interpretaciones conceptuales que de ellas se deriven. Por ejemplo, una aproximación clásica al estudio de los mutualismos planta-animal consiste en seleccionar plantas focales sobre las que se realizan muestreos de los animales que interaccionan. Es lo que llamaríamos una aproximación fitocéntrica. La inversa, una aproximación zoocéntrica, consistiría en muestrear los animales y registrar qué especies de plantas han utilizado; por ejemplo, muestreando colibríes con redes de neblina y registrando las especies de flores visitadas por identificación de los granos de polen depositados en pico y plumas. En estudios fitocéntricos es muy probable que lo completa que sea la red de interacciones resultante dependa de qué tan completa sea la selección de especies focales que se estudian; pero es esperable que, con suficiente esfuerzo de muestreo, se caractericen bien los conjuntos completos de especies animales que interaccionan con ellas. A la inversa, en un estudio zoocéntrico, obtendríamos conjuntos razonablemente completos de las plantas usadas por los animales. El resultado que cabría esperar es que las matrices de adyacencia resultantes de ambas aproximaciones varíen. Es decir, que resulten en matrices de adyacencia rectangulares (no cuadradas) de diferente forma o aspecto. Es esperable que, cuando nos centramos en plantas focales, obtengamos un registro más completo de las especies de animales interactuantes que cuando abordamos el estudio con seguimiento de cada especie de animal. Igualmente, en un estudio zoocéntrico es de esperar que obtengamos un registro más completo de las especies de plantas interactuantes. Una combinación de métodos capaces de abordar ambas perspectivas sería ideal por resultar, tras su combinación, en matrices de adyacencia más completas (Bosch et al., 2009; Quintero et al., 2022a). Por ejemplo, una combinación de análisis de muestras fecales en animales frugívoros (p. ej., Timóteo et al., 2018; Vizentin-Bugoni et al., 2019), con uso de DNA-*barcoding* (González-Varo et al., 2014), junto con muestreos de plantas focales con observación directa y/o fototrampeo (Quintero et al., 2022a).

4. La arquitectura y topología de las redes ecológicas

Una vez que tenemos una representación adecuada y robusta de la complejidad de una red ecológica, podemos analizar su estructura. La arquitectura de una red está definida tanto por su topología como por su estructura propiamente dicha y se refiere a la distribución de sus dos elementos: nodos y enlaces entre estos. En general, representamos redes complejas de interacción entre especies (nodos) por medio de enlaces (interacciones ecológicas de cualquier tipo) entre estas. Técnicamente, en teoría de grafos, un grafo bipartito (o bigrafo) es aquel cuyos nodos se encuentran en dos conjuntos disjuntos e independientes U y V, es decir, cada enlace conecta un nodo en U a uno en V. Los conjuntos de nodos U y V suelen llamarse las partes o modos del grafo o red bipartita, unidos por E enlaces, $G = (U, V, E)$. La topología tiene que ver con la distribución de los enlaces entre nodos, o sea, con la distribución de la frecuencia de interacciones por especies. La estructura viene conformada por distribuciones no aleatorias de las interacciones entre especies (nodos); es decir, tendencias a que ciertas especies interaccionen más entre sí que con otras especies o tendencias a que las especies interaccionen de forma diferente.

Para redes bipartitas, el número posible de configuraciones conectadas crece muy rápidamente al aumentar el número de nodos de la red (Hanlon, 1979), en una secuencia cuasiexponencial: para $n = 1, 2, 3...n$ nodos, el número posible de grafos bipartitos conectados con n nodos es de 1, 1, 1, 3, 5, 17, 44, 182, 730, 4032, 25598, 212780, 2241730, 31193324... (Sloane, 2003). Ello indica la enorme complejidad y diversidad de estructuras que es posible generar.

5. Topología

La topología de la red queda descrita por la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, esto es, la distribución del grado, k, o del número de interactuantes (*partners*) por especie. Muchos estudios recientes de redes complejas han mostrado que la distribución de grado en redes reales difiere mucho de la que cabría esperar si las redes se hubiesen generado por procesos aleatorios, es decir, difieren significativamente de redes aleatorias y muestran pautas invariantes de conectividad (p. ej., Clauset et al., 2000). El aspecto clave es la conectancia de la red, que limita las formas posibles de distribución de grado para los nodos (Poisot & Gravel, 2014). Por otro lado, estas propiedades guardan relación con aspectos de su dinámica, tales como cuán sensibles son las redes a la pérdida de nodos o cómo se enlazan los nuevos nodos que entran a formar parte de la red (Bascompte & Jordano, 2014).

Una red construida de acuerdo con un procedimiento aleatorio muestra un número de enlaces/nodo característico: no hay demasiados nodos poco conectados y no existen nodos hiperconectados, de manera que la mayor parte de los nodos tienen un número característico de conexiones, esto es, la red tiene una escala característica que viene dada por el número medio de conexiones/nodo, $<\bar{k}>$, con una distribución normal de frecuencias de k, caracterizada por $\bar{k}$ y su desviación típica, σ_k. Sin embargo, la distribución de conectividad, o grado en redes complejas reales, difiere marcadamente de este patrón (Barabasi & Albert, 1999; Stumpf et al., 2005; Clauset et al., 2000), y las redes ecológicas no son excepción (Montoya et al., 2006). Encontramos una alta frecuencia de nodos con muy pocos enlaces, pero también nodos superenlazados, los *hubs*, que no existen en las redes aleatorias. La distribución de frecuencias de k resultante es libre de escala o es de escala amplia (*broad-scale*) porque no hay una escala característica que las defina, como ocurre en las redes aleatorias. Así, en redes de interacciones planta-animal encontramos también un patrón fuertemente leptocúrtico en la distribución de frecuencias de k (Fig. 3), con numerosas especies que tienen pocas interacciones y muy pocas que tienen muchas. Se trata de un patrón que se repite en diferentes comunidades en diferentes ambientes y tanto para redes de polinización como de dispersión de semillas sigue pautas similares, caracterizadas por distribuciones de frecuencias que se aproximan a una ley de potencia (*power-law*) o a distribuciones de escala amplia (Jordano et al., 2003).

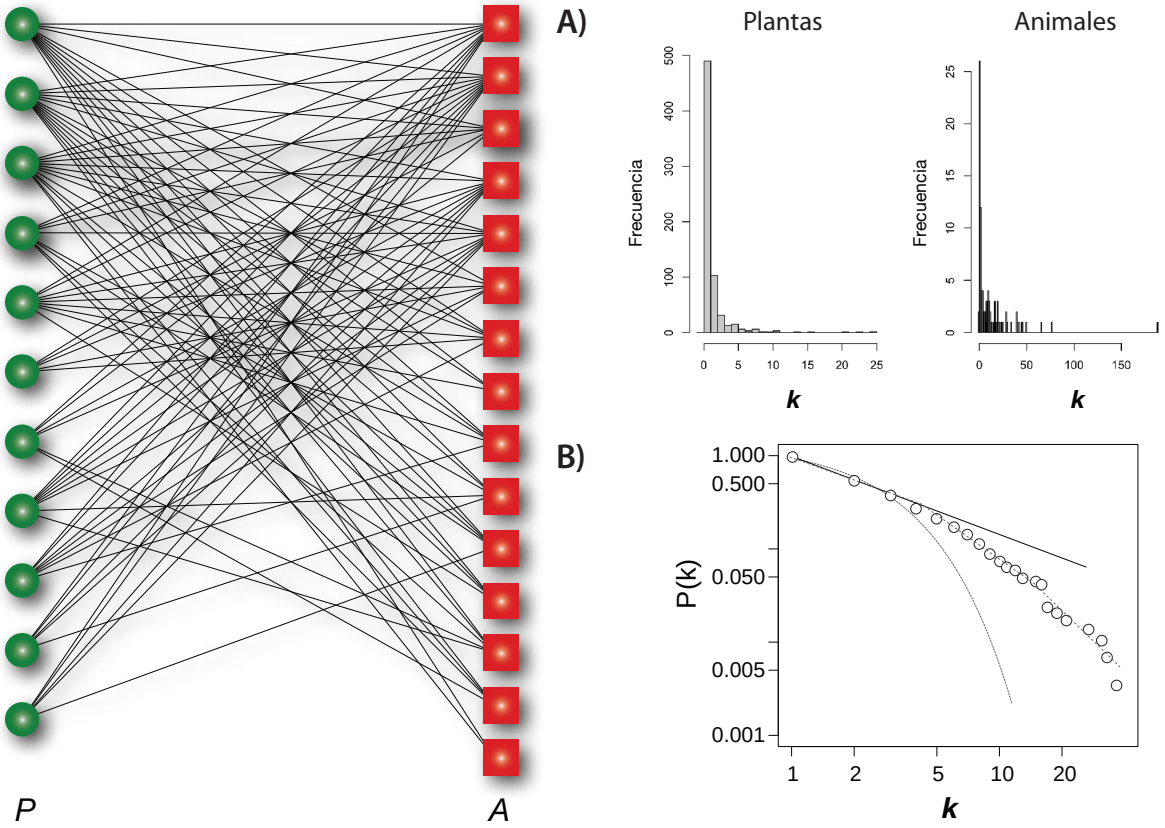


Figura 3. Red bipartita que ilustra las interacciones entre un conjunto de especies de plantas (*P*) y sus polinizadores *(A)* (véase Inoue et al., 1990) con las especies ordenadas a lo largo de los dos ejes verticales en función del número decreciente de interacciones. A) Distribución de frecuencia del número de interacciones por especie o «grado» (*k)* para los conjuntos de plantas y polinizadores. Nótese el sesgo de la distribución, con numerosas especies con muy pocas interacciones y muy pocas especies altamente conectadas. B) Distribución de probabilidad cumulativa *P (k)* de nodos (especies) con *k* interacciones, correspondiente al panel A (plantas). Nótese la escala log en los ejes. Las líneas representan los ajustes a diferentes tipos de distribuciones teóricas: línea continua, ley de potencia (*power-law*) $P(k) \propto k^{-\gamma}$; segmentada, ley de potencia truncada $P(k) \propto k^{-\gamma} e^{-k/k_c}$; punteada, exponencial $P(k) \propto k^{-k}$.

Los patrones de conectividad de acuerdo con pautas libres de escala (*scale-free*) o de escala amplia (*broad-scale*) tienen consecuencias muy importantes para la estabilidad de la red de interacciones. Cualquier red compleja que muestre invarianza de escala en la distribución de *k* será probablemente un pequeño mundo (*small-world*) (Amaral et al., 2000). Ello significa que, independientemente de su tamaño, complejidad o densidad de interacciones, dos nodos cualesquiera de la red estarán distanciados por un número muy reducido de nodos interconectados. Por ejemplo, las redes tróficas muestran generalmente que entre dos especies seleccionadas al azar en la red encontramos solo 2 o 3 enlaces a través de especies intermedias entre ellas (Williams et al., 2002). Es decir, si las redes ecológicas tienen un comportamiento de «pequeño mundo», puede que sean muy susceptibles a efectos en cascada tras la pérdida de nodos (extinción local de especies). El hecho que muchas redes de interacción planta-animal compartan estas propiedades (Olesen et al., 2006) sugiere que pueden ser especialmente frágiles a la pérdida de especies clave, es decir, a aquellas especies que contribuyen desproporcionadamente a la estructura de la red al ser supergeneralistas. No obstante, la mayor parte de las redes de interacción examinadas hasta ahora muestran distribuciones de k de escala amplia, que las hacen más robustas a la pérdida de especies clave (Jordano et al., 2003). El que la distribución de k se trunque hace que la red no muestre unas pocas especies supergeneralistas e hiperconectadas, sino un conjunto más amplio de especies moderadamente generalistas. Es decir, se trata de una estructura de interacción reveladora de cierta redundancia funcional (p. ej., García & Martínez, 2012), en la cual los efectos en cascada originados por la pérdida de una especie clave hiperconectada se verían amortiguados.

Una de las consecuencias más importantes de esta topología de redes complejas es la marcada disasortatividad de las interacciones (Johnson et al., 2010; Barabási, 2016), que da lugar a patrones de estructura muy interesantes, como encajamiento (*nestedness*). Las redes disasortativas se caracterizan por una correlación negativa entre los grados de los nodos que interaccionan (Fig. 4); esto es, *degree-correlations* que son negativas: nodos con bajo grado (con interacciones de alta especificidad) tienden a interaccionar con nodos supergeneralistas, de grado alto. Entre las consecuencias más importantes de este patrón, se encuentra la generalizada asimetría de especialización que se ha documentado en redes empíricas de interacciones planta-animal (Vázquez & Aizen, 2004).

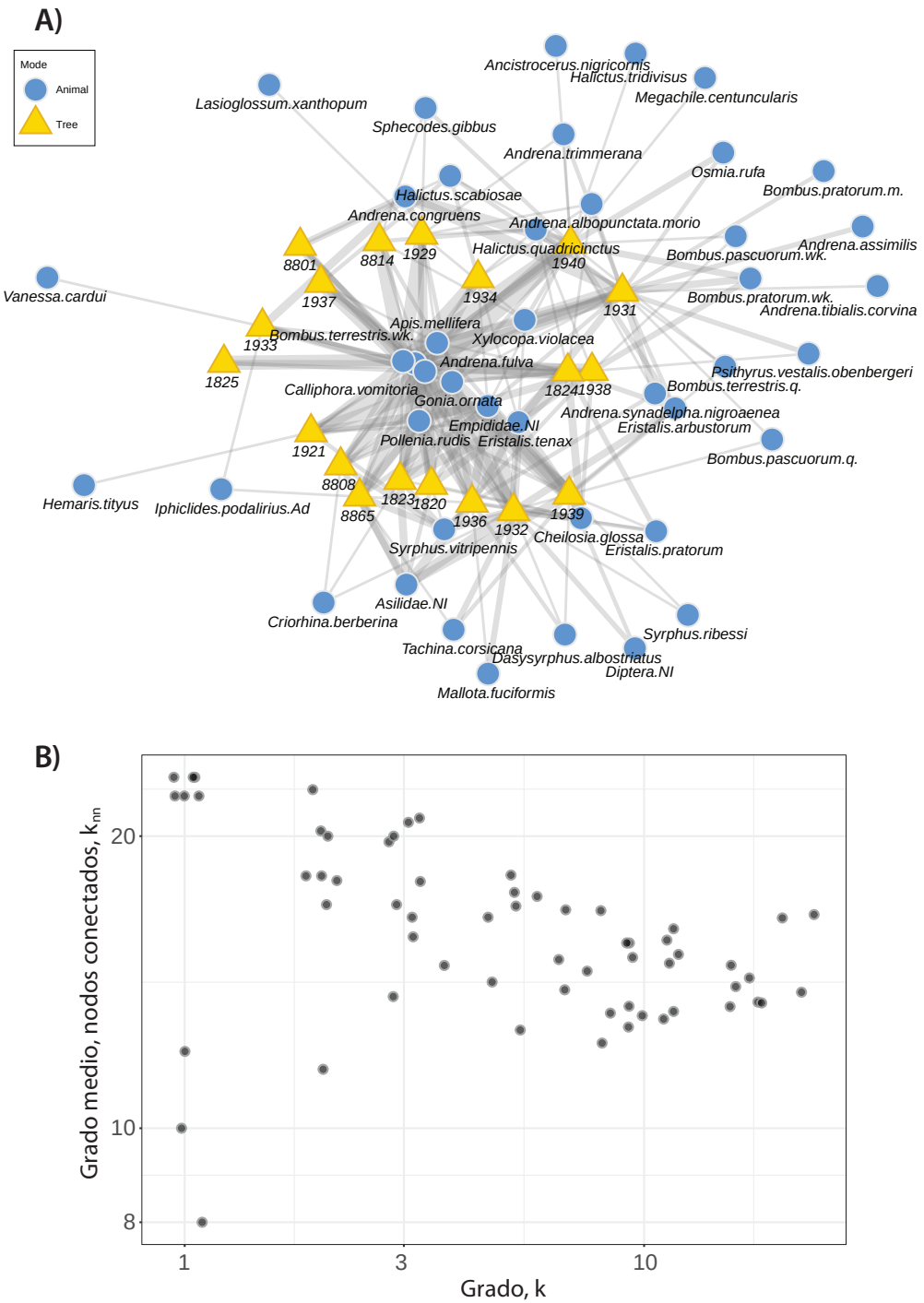


Figura 4. A) Interacciones de diferentes árboles de *Prunus mahaleb* (triángulos, con código numérico) con especies de polinizadores (círculos) en una población del SE de España (Jordano, 1993). El grosor de los enlaces es proporcional a la frecuencia de visitas registrada. B) Asortatividad de la red A, medida como la correlación de grado (k) entre cada nodo y el grado medio de los nodos a los que está conectado (knn). La relación negativa indica una fuerte disasortatividad de las interacciones en esta red (d = -0.4327).

6. Estructura

Además de las propiedades topológicas ya discutidas, las redes complejas cuentan con propiedades estructurales que les confieren robustez y resiliencia. Se trata de patrones estructurales medibles, incluidas interacciones fuertemente asimétricas, encajamiento (*nestedness*), modularidad y organización jerárquica. La organización jerárquica y el patrón encajado y/o en módulos son propiedades muy interesantes, ya que correlacionan positivamente con la biodiversidad y la resiliencia de la red (Valverde et al., 2017), lo que sugiere posibles procesos de selección que favorecen estas estructuras observadas. La estructura jerárquica se ha discutido ampliamente (Clauset et al., 2008; Olesen et al., 2010; Felix et al., 2022) y está causada por la presencia de patrones autosemejantes (cuasifractales) en su estructura; y las redes ecológicas no son excepción. Por ejemplo, con estructuras modulares en que cada módulo muestra internamente un alto encajamiento (Olesen et al., 2010).

El encajamiento y la modularidad tienen que ver con la estructura secundaria de la red, relacionada con la identidad de los nodos que interaccionan. En las redes ecológicas, un encajamiento revela que las interacciones de las especies con mayor especificidad (las menos conectadas) tienden a ser subconjuntos propios (ya incluidos) de las interacciones de especies de mayor generalización (las altamente conectadas) (Bascompte et al., 2003; Felix et al., 2022). Más aún, ello causa que exista un núcleo o *core* de la red formado por las especies de interacción supergeneralizada que siempre interaccionan, e incluso estructuras más complejas de tipo fractal (Hagen et al., 2012; Felix et al., 2022). Es decir, la organización anidada está caracterizada por subconjuntos inclusivos de especies (nodos) que interaccionan con conectividad decreciente. Tal tipo de estructura encajada o anidada es observable también en redes ponderadas (Galeano et al., 2009; Britton et al., 2015). Si la presencia de interacciones y su intimidad son cortas y débiles, la red tomaría mayor encajamiento y modularidad, como en la polinización y las redes de frugivoría-dispersión de semillas; pero si es prolongada y estrecha, el encajamiento puede perderse aunque la modularidad podría mantenerse, como en las redes de hospedadores-parasitoides y plantas-hormigas (formación de domacios).

Evidencias recientes muestran que las estructuras de red más encajadas pueden ampliar el rango de condiciones ambientales compatibles con la coexistencia de especies en sistemas mutualistas (Song et al., 2017), lo que se conoce también como estabilidad estructural. Es decir, el encajamiento resulta en mayor amplitud del rango de condiciones ambientales que favorecen la estabilidad en redes complejas (Rohr et al., 2014; Saavedra et al., 2014). A pesar de un gran número de investigaciones sobre encajamiento

en redes complejas, no está claro aún cuál es el origen biológico primero de este patrón tan generalizado. Los patrones anidados o encajados son más prevalentes en redes bipartitas que ilustran interacciones entre organismos de vida libre (Fig. 3A). Técnicamente el patrón encajado surge en conjuntos de especies que mantienen distribuciones de grado independientes, pero más o menos relacionadas con sus abundancias locales. Es decir, es muy probable que el patrón provenga de efectos aditivos simples, relacionados con las distribuciones de abundancia de las especies que interaccionan; o sea, un resultado multiplicativo a partir de las probabilidades de encuentro interespecífico (PIEs) de las especies que interaccionan y que determinan las distribuciones de grado (Jordano, 1987). No obstante, la abundancia *per se* no bastaría para explicar la omnipresencia de tales patrones en la naturaleza (Stang et al., 2009; Bascompte & Jordano, 2014; Vázquez et al., 2009; Corominas-Murtra et al., 2013). Por ejemplo, Corominas-Murtra et al. (2013) han mostrado que tanto las redes ecológicas (redes tróficas) como las de regulación génica se muestran diferenciadas en orden topológico y estructural de otros tipos de redes complejas, posiblemente como resultado de restricciones funcionales.

En el contexto de las redes de interacción mutualista planta-animal, la modularidad se refiere al grado en que la red se puede dividir en subgrupos de plantas y animales que tienen un alto número de interacciones en el subgrupo (módulo) y relativamente pocas interacciones entre subgrupos. Esta estructura puede ayudar a identificar grupos de especies que participan en tipos específicos de relaciones mutualistas y proporcionar información sobre la estabilidad y el funcionamiento de la red en general (Olesen et al., 2007; Fortunato, 2010; Dormann & Strauss, 2014). Contrariamente a lo que cabría suponer, las estructuras modulares coexisten con las encajadas, aunque frecuentemente muestran una relación inversa entre ambos parámetros (Fortuna et al., 2010). A bajas conectividades, las redes que están altamente encajadas también tienden a ser altamente modulares; lo contrario ocurre a altas conectividades.

7. El análisis de múltiples formas de interacción

Existe una incertidumbre significativa en las estimas de la probabilidad de la mayoría de las interacciones entre especies (Cirtwill et al., 2019). Sin embargo, esta incertidumbre puede verse limitada por la información previa. Puede ser difícil distinguir entre un verdadero negativo (en que dos especies nunca interaccionan) de un falso negativo (en que dos especies no se han observado interaccionando a pesar de que realmente lo hacen) (Strydom et al., 2021). Además, múltiples factores más allá de la simple coocurrencia limitan la

presencia de interacciones (Donoso et al., 2017a). Se han esbozado marcos teóricos para cuantificar la incertidumbre en torno a cada interacción, por ejemplo, mediante la combinación de datos sobre las coocurrencias observadas con el conocimiento previo o bien con el uso de herramientas de modelización basadas en redes neuronales (Strydom et al., 2021) (véase también Dallas et al., 2017; Bartomeus et al., 2016). No obstante, la evaluación de las interacciones posibles entre un conjunto de especies es tarea bastante más compleja, ya que la simple coocurrencia de especies no es evidencia de que la interacción se presente (Freilich et al., 2018; Blanchet et al., 2020). Sin embargo, el número de dimensiones necesarias para explicar completamente todas las interacciones en una red ecológica es pequeño (<10), con una selección de modelos que favorece menos de cinco dimensiones (Eklöf et al., 2013). Es decir, si se tienen en cuenta solo unas pocas características o rasgos fenotípicos de las especies que interaccionan (≈5), mejora drásticamente nuestra comprensión de la estructura de las redes ecológicas. El reto de esfuerzo de muestreo que plantea la documentación del conjunto y diversidad real de interacciones en un ensamblaje de especies (Jordano, 2016b) podría verse aliviado con estimas de interacciones existentes pero no observadas; y este reto es análogo al que se plantea en el estudio de otras redes complejas tanto de sistemas biológicos (p. ej., redes de interacciones entre proteínas, Grigoriev, 2003) como de redes complejas abióticas (Clauset et al., 2008; Ghasemian et al., 2020).

Más allá de estas limitaciones para la comprensión de la topología y estructura de una red compleja de interacciones está el hecho de que es difícil analizar conjuntamente múltiples formas de interacción. Por ejemplo, varias formas de interacción ecológica pueden ser concurrentes en dos organismos que interaccionan. Así, un polinizador que visita una flor de una planta puede estar parasitado o no parasitado, o bien al tiempo que forrajea en la flor en busca de polen y/o néctar, puede interaccionar con otro polinizador que visite la flor al mismo tiempo, o con un depredador florícola que ocupe la flor. Es decir, un reto adicional que se plantea es cómo analizar redes complejas que combinan diferentes tipos de interacciones ecológicas.

8. Una tipología de interacciones ecológicas

Una de las principales dificultades para caracterizar la diversidad de interacciones ecológicas radica en que estas son fuertemente dependientes de contexto, dando lugar a una enorme variedad de situaciones derivadas de la interacción. La Tabla 1 resume una jerarquía de niveles para abordar una caracterización de las interacciones ecológicas, partiendo de unas categorías

que definen formas generales de relación entre especies. Estos grandes grupos de interacciones son usados frecuentemente en tratamientos de las interacciones ecológicas (p. ej., Thompson, 1982; Bronstein, 2001).

Podemos definir tal jerarquía funcional para las interacciones, a partir de los tipos de interacción más inclusivos y amplios, normalmente definidos en textos generales de ecología (Tabla 1). Tales tipos de interacción, *sensu lato* (p. ej., competencia, protección, facilitación), pueden mostrar diferentes modos, resultantes de las variaciones funcionales. Las interacciones de protección pueden conformar una protección asociativa (como la protección mediada por anémonas) o una simbiosis defensiva (por ejemplo, la protección por bioluminiscencia). Sin embargo, los modos de interacción amplios pueden tener diferentes formas de interacción e incluso variantes de interacción y dependencia de contexto, a escala más fina. En la Tabla 1 podemos ver una progresión de escala: las endomicorrizas arbusculares constituyen un contexto de interacción de las simbiosis microrrícicas (asociaciones entre plantas y micorrizas). Estas simbiosis microrrícicas son una forma de simbiosis nutricional, más general, que ilustra un modo de interacción por medio de simbiosis metabólica, la cual es una forma de interacciones ecológicas muy diversas basadas en la nutrición.

Jerarquía de interacción	Casos	Tipos
Tipo	Nutrición	Interacciones basadas en intercambio de nutrientes.
Modo	Simbiosis metabólica	Asistencia metabólica de tipo simbiótico.
Forma	Simbiosis nutricional	Intercambio de nutrientes de tipo simbiótico.
Variante	Simbiosis microrrícica	Asociaciones planta-micorrizas.
Contexto	Endomicorrizas arbusculares	Endomicorrización.

Tabla 1. Una jerarquía funcional para las interacciones ecológicas entre especies (columna izquierda, en orden descendente de inclusividad). Los tipos de interacción generales (por ejemplo, competencia, protección, facilitación) pueden mostrar diferentes modos, resultantes de variaciones funcionales. Por ejemplo, las interacciones de protección pueden conformar una protección asociativa (como la protección mediada por anémonas) o una simbiosis defensiva (como la protección por bioluminiscencia). Sin embargo, los modos de interacción amplios pueden tener diferentes formas de interacción e, incluso, variantes de interacción y dependencia de contexto, de escala más fina. Todos estos son niveles diferentes que organizan los resultados funcionales de las interacciones.

Todas estas son diferentes escalas que organizan los resultados funcionales de las interacciones. Así, por ejemplo, las interacciones ecológicas de transporte incluyen un modo de dispersión para muchas plantas superiores que consiste en dispersión pasiva por agentes bióticos (especies animales que se alimentan de frutos), una de cuyas formas de interacción es la endozoocoria. Esta tiene diversas variantes, una de las cuales es la endozoocoria por animales cuando resulta de la ingestión directa de frutos, generalmente carnosos (Jordano, 2014); otra de sus variantes sería aquella endozoocoria que resulta mediada por interacciones de herbivoría (Janzen, 1984), en la cual especies animales pueden dispersar semillas de frutos no carnosos (p. ej., gramíneas).

La Tabla 1 ilustra cómo podemos ordenar y agrupar tal diversidad de situaciones de interacción ecológica entre especies a lo largo de una escala jerárquica, desde Tipo→Modo→ Forma→Variante→Contexto, ordenada de mayor a menor inclusividad de tipologías de interacción. En su forma más básica, las interacciones ecológicas en la naturaleza —dejando a un lado las interacciones intraespecíficas— se dan entre pares de individuos (Fig. 1A), a veces entre tres individuos, de diferentes especies. Tales redes basadas en individuos constituyen quizás la representación más fidedigna de lo que podemos observar en la naturaleza y están siendo objeto de un interés creciente en ecología (véase p. ej., Arroyo-Correa et al., 2021; Isla et al., 2022, y referencias ahí citadas). La razón es que los modelos de red se basan típicamente en estimadores promediados para la especie, ignorando la variabilidad entre los individuos en sus patrones de interacción (Dupont et al., 2014; Melián et al., 2014). Al promediar, ignoramos la importancia del contexto biótico y abiótico individual en el establecimiento de las interacciones (Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Thompson, 1988; Valverde et al., 2016). Este enfoque tiene consecuencias generalizadas para las inferencias y la interpretación de los resultados. Por ejemplo, los datos agregados de muchos individuos sujetos a variación espacio-temporal se utilizan para producir promedios a nivel de especie, que marginan la escala relevante (nivel de proceso) (Clark et al., 2011).

Un reto persistente en teoría de redes ecológicas es comprender cómo los patrones de interacción más elementales, al ir agregándose, conforman redes altamente complejas. Es decir, si consideramos diferentes a organismos (redes de interacciones basadas en individuos) o especies (redes de interacciones especie-especie), ¿qué formas de interacción más simples son las que van agregándose para construir una red compleja? Por otro lado, si estas formas de interacción simples o básicas incluyen interacciones de diferente tipo, ¿cómo resultan agregadas en redes complejas que combinan diferentes tipos de interacción? Estos problemas se han abordado por medio del estudio de «motivos» de interacción (*interaction motifs*) (Milo et al., 2002; Solé et al., 2006) y redes multicapa (Pilosof et al., 2017; Hutchinson et al., 2019).

9. Motivos de interacción

Los motivos de interacción son patrones de interacciones entre un pequeño número de nodos en una red compleja (Milo et al., 2002). Técnicamente se trata de subgrafos simples (Stouffer et al., 2007) cuya agregación no aleatoria da lugar a estructuras de red compleja. Los motivos de interacción proporcionan un marco conceptual y analítico que permite reducir la escala para comprender cuáles y cómo son las «piezas» que conforman las redes de interacción complejas, qué procesos las generan y qué mecanismos las mantienen. Son la forma de ver la estructura de micronivel (mesoescala), que queda oculta a niveles más altos de estructura frecuentemente estudiados (encajamiento, modularidad).

Hay varios tipos diferentes de motivos de interacción que se han estudiado más intensivamente en redes tróficas (redes unipartitas) (Bascompte & Melián, 2005; Stouffer et al., 2007), incluyendo bucles (*feed-forward loops*), motivos *bi-fan* y tríadas. Los bucles *feed-forward* son secuencias de conexiones dirigidas en las que la información fluye de un nodo a otro a través de una serie de nodos intermedios, creando una cascada de actividad. Los motivos *bi-fan* son pares de nodos conectados por dos enlaces dirigidos paralelos, que pueden participar en procesos de regulación o transducción de señales. Las tríadas son grupos de tres nodos, en los cuales dos nodos están conectados a un tercer nodo, y las conexiones entre los tres nodos forman un bucle cerrado.

Los motivos de interacción son importantes porque pueden proporcionar información sobre los roles funcionales de los nodos en una red y los mecanismos que rigen sus interacciones. Por ejemplo, la presencia de bucles *feed-forward* puede indicar que la información (o energía) fluye a través de la red de manera controlada y organizada, mientras que la presencia de tríadas puede sugerir que la red es robusta y resistente a errores y fallos. Además, la frecuencia de los motivos de interacción en una red puede cambiar con el tiempo en respuesta a factores ambientales o cambios en la estructura de la red, y estos cambios pueden tener un impacto significativo en la función y estabilidad de la red. Por lo tanto, el estudio de los motivos de interacción puede proporcionar información importante sobre la evolución de las redes complejas y los mecanismos que impulsan esta evolución.

Sin embargo, los motivos de interacción no se han explorado fehacientemente en redes bipartitas (pero véase Vázquez et al., 2015; Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Simmons et al., 2019a). El énfasis en su estudio se ha situado en abordar la intensidad de interacción entre especies o bien en evidenciar efectos indirectos derivados de interacciones por pares de especies. En redes bipartitas la estructura

más simple de formas de interacción involucra únicamente a 4 especies (Fig. 5), considerando, por ejemplo, 2 especies de animales y 2 especies de plantas. Ello da lugar a 16 posibles patrones que, al haber varias formas isomórficas, se reducen a 8 patrones básicos con valores de grado, *k* entre 0 (motivo *null*) y 4 (motivo *biclique*). Hasta el momento no se ha realizado ninguna interpretación biológica de tales motivos de interacción, aunque estudios recientes (Simmons et al., 2019b) han evaluado motivos para interacciones entre 6 especies, totalizando 44 motivos con 148 posiciones únicas.

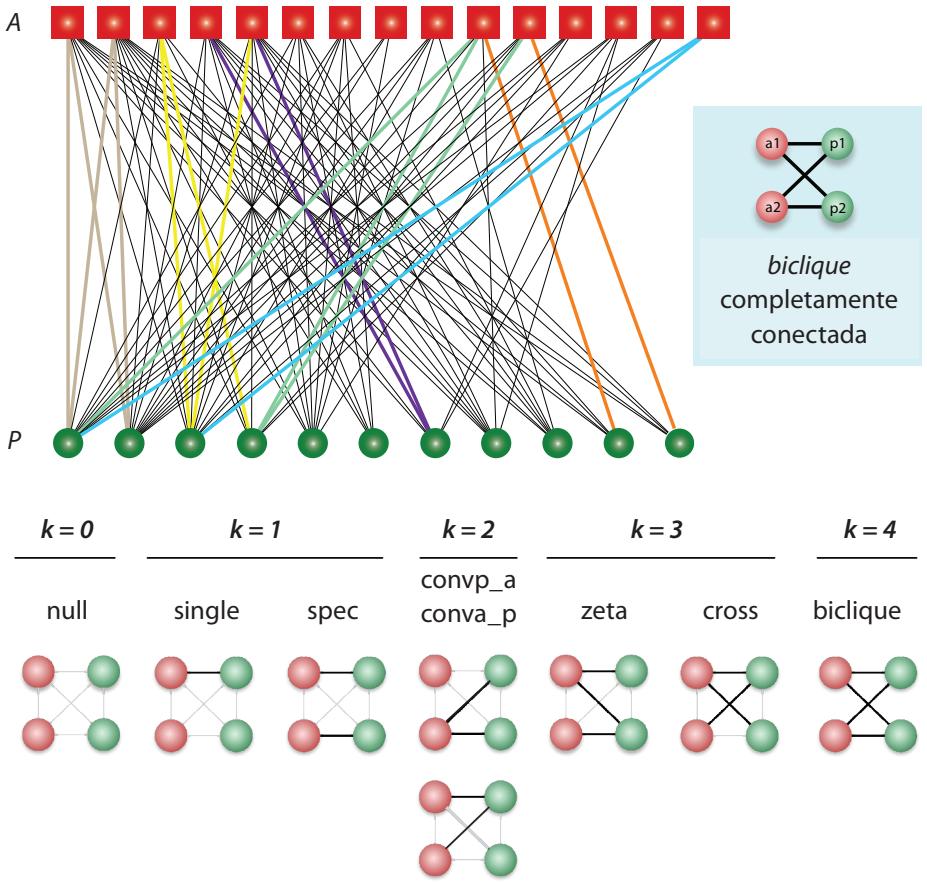


Figura 5. Todos los motivos de interacción bipartitos posibles entre cuatro especies de dos modos diferentes (p. ej., dos especies de polinizadores, en rojo, y dos especies de plantas, en verde). Como se muestra en el *biclique*, conjunto completamente conectado, que puede contener cuatro interacciones entre las especies animales *a*1, *a*2 y las especies de plantas *p*1 y *p*2. Hay varias homologías que, una vez reducidas, dejan el número de motivos diferentes en 8: *null*, ausencia de interacciones; *single* (naranja, en los enlaces en la red arriba); interacción especializada; *spec*, interacciones especializadas de dos especies; *convp_a* (azul), convergencia de dos especies de plantas en una misma especie de animal (generalización en la especie animal); *convp_a* (violeta), convergencia de dos especies de animales en una misma especie de planta (generalización en la especie de planta); *zeta* (verde), combinación de una especie generalista y otra especialista; *cross* (amarillo), combinación de dos especies generalistas de ambos modos; *biclique* (siena), todas las interacciones posibles ocurren, generalización entre especies.

Un algoritmo de conteo de motivos examina qué enlaces muestran los diferentes subconjuntos de 4 nodos en la red (2+2), asignándolo a cada tipo de motivo. Los motivos *single* y *spec*, de $k = 1$ indican interacciones de especificidad. Los motivos con $k = 2$, *convpa* y *convap*, indican convergencia de plantas y animales en una sola especie de *partner*. Los dos motivos con $k = 3$, *zeta* y *cross*, indican combinaciones de generalización y especificidad en las dos especies de cada modo. Por último, el *biclique* indica mayor generalización, esperable con mayor frecuencia en las interacciones entre las especies con menor especificidad de intercacción (en el *core* de la red). La base biológica de estos motivos de interacción no está muy explorada en ecología, pero se piensa que estos pueden ser generados por diversos procesos como, por ejemplo, los efectos indirectos que se derivan de interacciones por pares (Guimarães Jr. et al., 2011; Simmons et al., 2019a), o bien la tendencia a disasortatividad de las interacciones o la propia estructura fractal de características ambientales que inciden en el contexto de la interacción, como la estructura del hábitat en paisajes complejos (Olesen et al., 2010).

Los algoritmos de conteo de motivos de interacción (Bascompte y Melián, 2005; Simmons et al., 2019b) revelan aquellos motivos que muestran mayor representación en la red que la que cabría esperar si las interacciones se organizasen de forma aleatoria. No obstante, hay evidencias de que desviaciones respecto a lo esperado al azar no necesariamente revelan motivos que hayan estado específicamente sujetos a selección dentro de una forma de interacción determinada (Solé et al., 2006; Konagurthu & Lesk, 2008). Cabría esperar, por ejemplo, encontrar mayor frecuencia de motivos de tipo *biclique* (Fig. 5) en el núcleo (*core*) de una red encajada, donde los supergeneralistas interaccionan cohesivamente con otros generalistas (Bascompte et al., 2003). Del mismo modo, cabría esperar que los motivos del tipo *single* y *spec* muestren altas frecuencias en redes de interacciones de mayor especificidad y/o intimidad, tales como interacciones de parásitos y sus hospedadores. El análisis de motivos de interacción es especialmente útil cuando queremos testear hipótesis sobre los efectos de los patrones de interacción en *fitness* de diferentes individuos en una población dependiendo de variaciones de sus modos de interacción (véase, por ejemplo, Rodríguez-Rodríguez et al., 2017). Así, combinan por ejemplo diferentes intensidades de interacción de plantas individuales con grupos funcionales mutualistas y antagonistas, generando motivos *strong-strong*, *strong-weak*, *weak-weak*, etc., cuya frecuencia puede cuantificarse y relacionarse con variación en *fitness* (véase Rodríguez-Rodríguez et al., 2017).

10. Redes multicapa

La alta complejidad de las interacciones ecológicas, junto con la falta de herramientas analíticas adecuadas, ha promovido que los análisis de redes ecológicas se basen en redes que consideran una única forma de interacción, de una sola capa (redes monocapa). Cuando se han tratado diferentes formas de interacción se suelen colapsar los diferentes tipos de interacciones, momentos temporales, etc., (Melián et al., 2009; Fontaine et al., 2011; Sauve et al., 2013; Mello et al., 2019) en formas agregadas (Bianconi, 2021). Sin embargo, ahora podemos abordar esta complejidad gracias a la estructura de redes multicapa, que se fundamenta en la teoría de hipergrafos, capaz de incorporar estas dimensiones en la representación y el análisis de la realidad de las interacciones ecológicas en la naturaleza.

Las redes multicapa contienen dos o más «capas» (*layers*), que pueden representar diferentes tipos de interacciones, de comunidades de especies, de puntos en el tiempo, etc. (De Domenico, 2022). Cada capa describe una red compleja específica, compuesta por una serie de nodos interactuantes unidos por interacciones con los nodos dentro de su capa; pero a su vez, estos nodos (o una fracción de ellos) están conectados también a nodos de otras capas (por medio de enlaces entre capas o *interlayer links*). Estos enlaces entre capas son los que sostienen la cohesión y la estructura multicapa de este tipo de redes y describen relaciones de dependencia ecológica a través de las capas (Pilosof et al., 2017). Por ejemplo, las redes ecológicas en las que representamos múltiples interacciones que acontecen a plantas de una población se conocen como redes multiplex (Fig. 6). De este modo, podríamos develar subconjuntos de especies animales que combinen polinizadores, dispersores de semillas y herbívoros para establecer qué subconjunto de mutualistas/antagonistas entre capas tiene un mayor efecto global en la estructura de toda la red, por ejemplo, a través de efectos aditivos. Las estimas de centralidad, modularidad, etc., entonces hacen referencia al papel de cada nodo en la estructura combinada de múltiples tipos de interacción, lo cual representa un claro valor añadido de esta herramienta de análisis.

Una red multicapa (De Domenico et al., 2014; De Domenico, 2022) (Fig. 6) consiste en (i) un conjunto de «nodos físicos» que representan entidades (por ejemplo, especies o plantas individuales de una especie determinada); (ii) un conjunto de capas, con múltiples tipos de relaciones, tales como la polinización, la herbivoría floral, la frugivoría y la depredación postdispersiva de las semillas, que pueden incluir cada una múltiples aspectos de la estratificación (p. ej. múltiples fases temporales o diferentes tipos de hábitat en un paisaje complejo); iii) un conjunto de nodos de estado, cada cual correspondiente a

la manifestación de un nodo físico determinado (p. ej., una planta individual) en una capa específica; y iv) un conjunto de enlaces (multienlaces) (*links*, ponderados o no ponderados) que conectan los nodos físicos a través de las capas (p. ej., por efectos secuenciales sobre *fitness*); o bien, enlaces dentro de capas, que conectan nodos físicos y nodos de estado específicos de esa capa. Así, en Fig. 6, la capa L2, por ejemplo, muestra las interacciones entre plantas (nodos físicos, presentes en diferentes capas) y sus polinizadores (nodos de estado, solo presentes en L2, que es la capa que contiene las interacciones de polinización). La red en la Fig. 6B es una red multiplex, o multiplexada, por el hecho de contener nodos que se repiten en múltiples capas y es quizás el tipo de red multicapa más simple (Bianconi, 2021).

Técnicamente, una «red multicapa» es un cuádruple $M = (AM, EM, V, L)$ (De Domenico et al., 2014; Kivelä et al., 2014; Boccaletti et al., 2014; De Domenico, 2022), donde AM, EM y L son los nodos, enlaces (interacciones) y capas respectivamente, de la red M, de tal modo que (V, EM) es un grafo y $V \subset A \times L$. Las redes multicapa son hipergrafos, que contienen múltiples grafos (en nuestro caso, redes) enlazados entre sí por enlaces intercapas. Actualmente se usa la notación tensorial para representar tales estructuras multicapa: $\tau_{j\beta}^{i\alpha} = M_{j\beta}^{i\alpha}$, $i, j \in 1,2,...,N$ y $\alpha, \beta \in 1, 2, 3$ para $L = 1, 2, \ldots, M$ capas.

Las redes multicapa pueden tener varios «aspectos» en cada capa (De Domenico, 2022), y una «capa elemental» es un solo elemento en un aspecto de la estratificación. Por ejemplo, en la Fig. 6, cada capa es una «foto fija» de interacciones que realmente ocurren a lo largo de períodos de tiempo variables. Las interacciones de polinización se dan a lo largo de toda la fenofase y podríamos imaginar diferentes variantes de la capa L_2 correspondientes a diferentes meses durante la floración, y considerar estudios de la dinámica temporal de redes de interacciones (Olesen et al., 2008; véase también Carnicer et al., 2009). Así, cada aspecto de la red podría contener las interacciones observadas en un determinado intervalo temporal. Tales relaciones se incluyen utilizando secuencias $L = L_a d_a = 1$ de conjuntos L_a de capas elementales, donde a indexa los diferentes aspectos d. Hemos de tomar en cuenta que $d = 0$ para una red monocapa; $d = 1$ cuando hay un solo tipo de capa; y $d = 2$ cuando hay dos tipos de capas. Pueden existir diferentes tipos de redes multicapa dependiendo de si existen enlaces entre capas y cómo estos se disponen (véase De Domenico, 2022): multiplexadas o multiplex, coloreadas, generales, etc. Estas configuraciones son muy útiles en ecología, donde cabe representar variaciones de redes de interacción en el tiempo o en el espacio (Pilosof et al., 2017; Hutchinson et al., 2019).

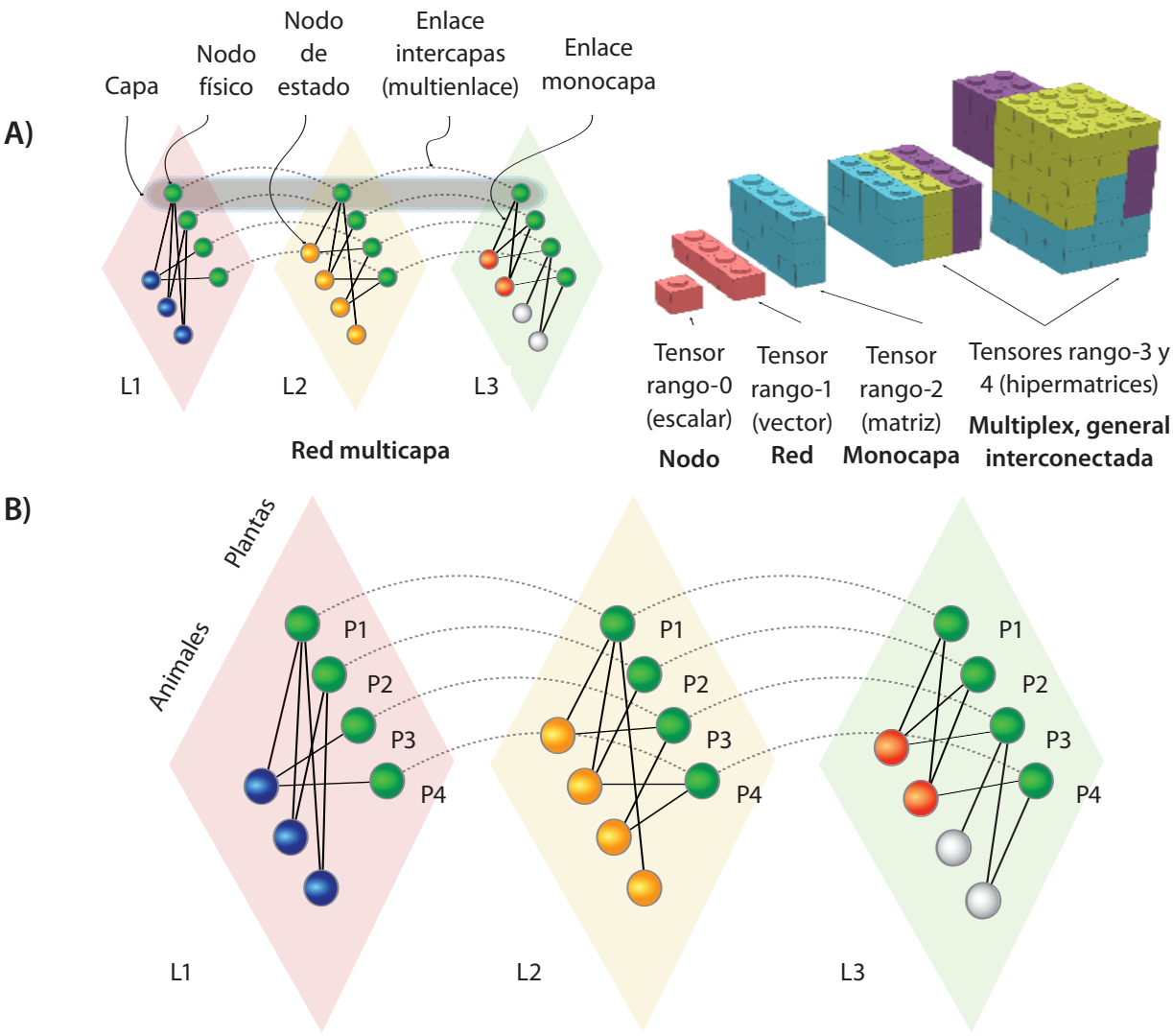


Figura 6. Estructura de las redes multicapa. A) Izquierda: tres redes bipartitas «clásicas», monocapa, integradas en tres capas *L1*, *L2* y *L3*, describen interacciones entre nodos físicos, que se encuentran en todas las capas (nodos verdes; el sombreado conecta el mismo nodo presente en las tres capas). A) Derecha: esquema de cómo diferentes tensores (escalar, vector, matriz e hipermatrices) de rango creciente pueden contener información sobre la complejidad creciente de interacciones desde un nodo a una red monocapa (azul), una multicapa de tres capas (diferentes colores) y multicapas más complejas que pueden contener varios aspectos (capa violeta) (modificado de De Domenico, 2022). B) Se representan cuatro tipos de interacciones para diferentes plantas individuales (nodos verdes) con especies animales herbívoras florales y de follaje (nodos azules), polinizadores (naranja), dispersores de semillas (rojo), y depredadores posdispersivos de las semillas (blanco). Cada uno de estos tipos de interacción se representa en una capa, *L1* a *L3*, que podría corresponder con diferentes etapas del ciclo demográfico de regeneración natural de la población. Los nodos de plantas (*P1* - *P4*) se repiten en cada capa: son los nodos físicos, que representan las interacciones de cada individuo *Pi* en la red bipartita de cada capa (los nodos de frugívoros y depredadores post-dispersivos de las semillas se han fusionado en *L3*). Los enlaces entre capa (multienlaces, en líneas punteadas) unen los nodos de cada planta *Pi* y pueden representar, por ejemplo, los efectos acumulados de cada tipo de interacción sobre *fitness*.

La Fig. 6 considera un tipo especial de red multicapa (red multiplexada, o multiplex) donde los nodos vegetales están presentes de forma recurrente en todas las capas; estas a su vez representan interacciones con herbívoros (en partes vegetativas), polinizadores, frugívoros y depredación de semillas posdispersiva, todos ellos ocurriendo secuencialmente. La red multiplex, $\vec{G}$, obviamente contiene múltiples redes en varias capas, M, con N nodos ($\vec{G} = G^{[1]}, G^{[2]}, G^{[3]}, ..., G^{[M]}$), de forma que cada capa $\alpha = 1, 2, 3...M$ contiene una red $G^{\alpha} = V, E^{\alpha}$, con sus nodos V y su conjunto de enlaces E^{α}.

Por lo tanto, tendremos redes distintas (plantas por animales) para cada tipo de interacción en cada capa, y las redes con diferentes tipos de interacción estarán conectadas a través de las plantas compartidas. O sea, una representación $A = a^{[1]}, a^{[2]}, a^{[3]}, ..., a^{[M]}$ de diferentes matrices de adyacencia que contienen las interacciones en cada capa, $a^{[\alpha]}$ (Bianconi, 2021). Las capas están «acopladas diagonalmente», por lo que los enlaces entre capas ocurren solo entre plantas compartidas (Fig. 6), lo que representa los efectos sucesivos de los mutualistas y antagonistas en la *fitness* individual de las plantas. Los «aspectos» referidos anteriormente representarían, por ejemplo, distintas redes correspondientes a diferentes intervalos temporales, como las estaciones, de cada uno de los tipos de interacción: tal es el caso de cuatro aspectos para L_1 correspondientes a interacciones de herbivoría en cada una de las cuatro estaciones del año. En la Fig. 6 solo se ha representado un aspecto para cada tipo de interacción, que se ilustra con una red en cada capa. El análisis de redes multicapa explota, por ejemplo, las correlaciones de grado intercapas que existen entre los grados (*degree*, *k*) de cada nodo en las diferentes capas (De Domenico et al., 2015; Bianconi, 2021). El grado multiplex no es un escalar (como en una red monocapa), sino que es un vector: ($k_i = k^{[1]}, k^{[2]}, ..., k^{[M]}$), cuyos elementos k^{α} son los valores de grado en cada capa. Pero en las redes multiplex los nodos pueden estar también conectados a través de las capas (Fig. 6) por medio de los enlaces intercapas. Por ejemplo, en la Fig. 6 las plantas individuales están conectadas a través de enlaces que representan los efectos en *fitness* derivados de las interacciones en cada capa. Estos enlaces entre capas se denominan multienlaces (*multilinks*): $\vec{m} = m^{[1]}, m^{[2]}, ..., m^{[M]}$, donde los elementos $m^{[\alpha]} \in 0,1$. De esta forma, dado un par de nodos (i, j) en una red multiplex, podemos decir que se encuentran conectados por el multienlace, $\vec{m}_{ij} = a_{ij}^{[1]}, a_{ij}^{[2]}, ... a_{ij}^{[\alpha]}, ...a_{ij}^{[M]}$, esto es, si se encuentran conectados en cada capa α en la que $m_{ij}^{[\alpha]} = 1$. Por ello, las redes multicapa se caracterizan por contener cuatro elementos (y no solo dos, como las monocapa): nodos, enlaces, multienlaces y capas. Además, los nodos se dividen en dos grupos, aquellos que solo se conectan con otros nodos de su capa y aquellos que tienen multienlaces con nodos de otras capas (por ejemplo, nótese que solo los nodos de árboles individuales en la Fig. 6 tienen multienlaces).

No existen aún soluciones multicapa disponibles para el análisis de redes bipartitas, con lo cual la mayor parte de los análisis efectuados hasta ahora se refieren a proyecciones de la supramatriz que representa todas las interacciones en todas las capas, esto es, en forma de matrices de adyacencia agregadas (véase Frydman et al. 2023). La notación matemática actual que permite mayor precisión en el análisis de redes multicapa se puede encontrar en Bollobás (1998), De Domenico et al. (2014) y De Domenico (2022). Se basa en el uso de tensores de orden sucesivo, que permiten indexar la compleja estructura multidimensional de las redes multicapa. Escalares (a), vectores (a_i) y matrices (A_{ij}) pueden reconocerse por sus simples tensores de rango 0, 1, y 2 respectivamente. Así, una matriz de adyacencia para una red clásica, monocapa, tendría un tensor de rango 2 (dos dimensiones), $\tau_{ij\alpha} = a_{ij}^{[\alpha]}$, mientras que una multicapa tendría tensor multicapa de adyacencia de rango 3, $\tau_{i\beta}^{i\alpha} = M_{i\beta}^{i\alpha}$, $i, j \in 1,2, ..., N$ y $\alpha, \beta \in 1,2,3$ para $L = 3$ capas, y una multicapa con aspectos, un tensor de rango 4.

La clasificación más simple de los sistemas multicapa contiene dos categorías en función de la ausencia o presencia de enlaces entre capas (De Domenico et al., 2015; De Domenico, 2022):

- **Redes no interconectadas**. A menudo llamadas también multigrafos de color. Consisten en múltiples capas, cada una de las cuales codifica una relación específica entre nodos. Los nodos conservan su identidad a través de las capas, pero sus estados no están interconectados. Los nodos de estado existen en al menos una capa y sus relaciones en diferentes capas se pueden codificar con diferentes colores, que ilustran diferentes formas de interacción.
- **Redes interconectadas**. Consisten en múltiples capas, cada una de las cuales codifica interacciones específicas entre los nodos. Los nodos pueden preservar su identidad a través de las capas y sus estados pueden estar interconectados, como vimos en las redes multiplexadas (Fig. 6).
- **Redes multiplex interconectadas**. Solo se permiten enlaces entre capas, entre estados de los mismos nodos físicos (véase Fig. 6). En la práctica, esto corresponde al caso de un multigrafo de color con capas interconectadas.
- **Redes interdependientes**. Solo se permiten enlaces entre capas entre estados de diferentes nodos físicos.
- **Red interconectada general**. No se imponen restricciones a las condiciones de enlace entre capas.

En ecología, el análisis de redes multicapa es aún reciente (Hutchinson et al., 2019) y persisten todavía dificultades para los análisis específicos de redes bipartitas. Como resultado, no siempre se definen bien las diferentes capas de estas redes, qué tipo de estructura multicapa muestran, o no se precisa cómo se estiman las interacciones entre capas. Además, no siempre se analizan estas redes con herramientas de análisis específicas para redes multicapa. Como consecuencia, la aplicación de las redes multicapa al estudio de interacciones ecológicas está aún en sus primeras etapas de desarrollo.

Hay un buen número de posibles aplicaciones de las redes multicapa en ecología (Hutchinson et al., 2019) que solo recientemente han comenzado a desarrollarse. Por ejemplo, para el estudio de la estructura espacial de redes tróficas (Kéfi et al., 2015) o de redes de interacciones en paisajes complejos, con diferentes tipos de hábitat (Timóteo et al., 2018). El marco teórico y analítico puede adaptarse fácilmente a la naturaleza real de interacciones planta-animal, como el establecido entre plantas individuales focales y las diferentes especies de animales que interaccionan con ellas. Estos ensamblajes pueden categorizarse en función del tipo de interacción, por ejemplo: 1) herbívoros de follaje; 2) polinizadores; 3) dispersores de semillas; y 4) depredadores posdispersivos de semillas. Por lo tanto, la representación resultante será una red de 4 capas (con 1 aspecto por capa) (Fig. 1) conectada en una red multiplexada, dado que los nodos de árbol están presentes, por definición, en las cuatro capas. Son nodos individuales (nodos de estado) que se repiten en cada capa. Los nodos que representan a los árboles están conectados a través de los efectos secuenciales y acumulativos en la *fitness* de las interacciones que ocurren en cada capa. Debido a que la estabilidad y función de las redes ecológicas pueden depender de la forma en que se combinan los diferentes tipos de interacción en las comunidades, considerar solo un solo tipo de interacción puede dar una imagen incompleta de las propiedades del sistema.

Las redes multicapa ofrecen, por tanto, una gran variedad de oportunidades para analizar múltiples formas de interacción entre especies. A los dos elementos fundamentales que componen las redes clásicas (nodos y enlaces) se añaden dos componentes más, las capas y los enlaces intercapas. Como hemos visto, todos estos elementos pueden tener interpretaciones ecológicas inmediatas a fin de testear diferentes hipótesis sobre la estructura de las redes de interacciones entre especies.

Consideraciones finales

El inventario, documentación y análisis de las interacciones bióticas que dan soporte a la biodiversidad en el sistema Tierra representan sin duda uno de los retos y fronteras actuales del conocimiento científico. Los sistemas ecológicos son extremadamente complejos y tienen propiedades emergentes que no se pueden explicar, o incluso predecir, estudiando sus partes individuales de forma aislada. El enfoque reduccionista, aunque valioso en muchos aspectos, subestima esta complejidad. Al igual que no conocemos cuál es el número de especies que viven en nuestro planeta (May, 2011), desconocemos cuál es la diversidad de tipos de interacciones ecológicas que se pueden dar entre cualquier par de especies. La teoría de redes complejas tiene tres aplicaciones fundamentales en ecología (Poisot et al., 2016): visualizar la complejidad —no podemos entender los sistemas complejos si carecemos de una representación de los mismos, ya que no podríamos describirlos—; 2) analizar la complejidad —podemos cuantificar los detalles de topología y estructura que caracterizan a las redes complejas y compararlos, por ejemplo, en función de grados de alteración, estadio sucesional o cualquier otra variante ambiental de interés—; y 3) estimar modelos predictivos que informen de las condiciones de degradación y pérdida de estructura de las redes complejas. A medida que crece la cantidad de datos disponibles, será cada vez más importante analizar e integrar estos grandes conjuntos de datos. Los nuevos enfoques y nuevas técnicas en el campo de la teoría de grafos para el manejo y procesamiento de grandes conjuntos de datos multitipo (Kiani et al., 2021) aportan soluciones al problema del *Big Data* en ecología para afrontar el enorme reto de conservar sistemas ecológicos complejos, de muy alta diversidad, de especies conectadas en una «red de redes».

Agradecimientos

Estoy en deuda de gratitud con José M. Gómez, Jens M. Olesen, Jordi Bascompte, Carlos Melián, John N. Thompson y Paulo R. Guimarães Jr. por sus sugerencias y discusiones útiles y reflexivas en diferentes etapas de este artículo. También, con los miembros del Integrative Ecology Group: Blanca Arroyo, Elena Quintero y Jorge Isla, quienes contribuyeron con ideas y sugerencias a diseñar este escrito y aportaron una valiosa revisión del texto.

El trabajo fue financiado por: el proyecto PID2022-136812NB-I00 de la Agencia Estatal de Investigación, España; el proyecto LifeWatch ERIC-SUMHAL (LIFEWATCH-2019-09-CSIC-13) con financiación FEDER-EU; y fondos del VI y VII Plan Propio de Investigación de la Universidad de Sevilla (2021/00000826) y del programa CYTED (Red Temática P417RT0228).

CAPÍTULO

2



APLICACIONES DEL ANÁLISIS DE REDES ECOLÓGICAS AL ESTUDIO DE ESPECIES CLAVE. APROXIMACIONES MONO Y MULTICAPA

Julio M. Alcántara[1, 2 *]
José L. Garrido[3]
Pedro J. Rey[1,2]

La imagen ilustra la posible interacción entre pájaros carpinteros (el agujero de la parte superior del tronco es un nido de *Dendrocopos major*) y hongos descomponedores de la madera (en la parte inferior del tronco hay un ejemplar de *Fomitopsis pinicola*). El árbol es un *Pinus halepensis*.

[1] Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. España.
[2] Instituto Interuniversitario de Investigación del Sistema Tierra en Andalucía. Universidad de Jaén. España.
[3] Departamento de Microbiología del Suelo y Sistemas Simbióticos. Estación Experimental del Zaidín (EEZ), CSIC. Granada, España.
*Autor de correspondencia. E-mail: jmalcan@ujaen.es

Resumen

El concepto de especie clave se aplica a aquellas que pueden tener una influencia desproporcionada sobre la persistencia de muchas otras, sobre la estructura espacial y abundancia relativa de las especies que conforman una comunidad o sobre los procesos y funciones de un ecosistema. Para evaluar el papel clave de una especie, es necesario tener en cuenta su participación en más de un tipo de interacción (competidores, depredadores, mutualistas) o en más de una función ecosistémica. Por tanto, la aproximación al análisis de especies clave a través del estudio de redes ecológicas debe incorporar múltiples tipos de interacciones, en lo que se denomina una aproximación «multicapa». En este capítulo utilizamos como ejemplos principales tres tipos de redes: redes de reclutamiento entre plantas, redes planta-polinizadores y redes planta-hongo micorrícico. Estas redes permiten explorar distintas formas de identificar posibles especies clave, tanto dentro de una capa como entre capas. Comenzamos revisando los descriptores básicos de una red ecológica y cómo se pueden emplear en la identificación de especies clave en redes «monocapa» para, finalmente, plantear distintas posibilidades que permitan extender la identificación de especies clave al contexto de las redes «multicapa», un contexto que nos permitirá considerar de forma más explícita la naturaleza compleja de los ecosistemas.

Introducción

La conservación de las especies y sus hábitats son los objetivos fundamentales de la Biología de la Conservación. Hasta hace poco tiempo, los trabajos en este campo se han abordado desde el análisis autoecológico de especies concretas y sus hábitats (p. ej.: cómo gestionar un hábitat para asegurar la reintroducción, recuperación o persistencia de una especie amenazada). Sin embargo, este enfoque no basta para poner remedio a la acuciante pérdida de diversidad que están experimentando los ecosistemas naturales de todo el mundo. Para abordar este problema, es necesario incorporar la ecología de conservación, enfoques que sean capaces de incorporar la complejidad de los ecosistemas, teniendo en cuenta explícitamente cómo coexisten las múltiples especies que dan sentido a un hábitat. La ecología de comunidades ha reflejado claramente que, para garantizar tales objetivos, es necesario tener en cuenta las interacciones entre especies y cómo estas se organizan formando redes ecológicas (p. ej. redes tróficas, redes mutualistas), ya que existe una estrecha relación entre la estructura de estas redes y la dinámica y estabilidad de las comunidades que representan (Pascual & Dunne, 2006; Bascompte & Jordano, 2013; Poisot et al., 2016).

Se ha avanzado mucho en el estudio de redes ecológicas desde sus inicios a mediados del siglo XX. El análisis topológico de estas redes (i.e. la descripción de la estructura básica de la red y sus elementos) se ha convertido en algo cotidiano en ecología de comunidades gracias a su implementación en distintos tipos de software científico. Este análisis topológico se basa en la matriz de adyacencia de las redes ecológicas (la matriz que describe «quién interactúa con quién»). La importancia de esta matriz va mucho más allá del mero cálculo de índices que describen su estructura, puesto que la matriz de adyacencia tiene la misma estructura que la matriz de interacciones que se emplea en modelos matemáticos que describen la dinámica de la comunidad (Alcántara & Rey, 2012; Jacquet et al., 2016). Todo ello confiere al análisis de redes un enorme potencial para abordar tanto cuestiones teóricas (Stoufer & Bascompte, 2011; Allesina & Tang, 2012; Alcántara et al., 2017) como cuestiones aplicadas a casos reales: si incorporamos datos de redes reales a modelos teóricos de dinámica de comunidades, podemos explorar la resistencia o respuesta de comunidades reales frente a distintos tipos de perturbaciones (Boit et al., 2012; Alcántara et al., 2015; Traveset et al., 2017). El mejor ejemplo de esto es el uso de redes tróficas acoplado a modelos de dinámica de flujos de biomasa en ecosistemas para el análisis de pesquerías (Christensen & Walters, 2004; Longo et al., 2015). No obstante, estudios teóricos como los mencionados anteriormente han puesto de manifiesto que existen importantes aspectos cualitativos de la dinámica y estabilidad de los sistemas descritos por las redes ecológicas que pueden inferirse mediante el análisis de su estructura, sin necesidad de parametrizar modelos teóricos. Por tanto, y por brevedad, en este capítulo nos centraremos exclusivamente en cuestiones que se pueden abordar mediante el análisis topológico de redes ecológicas.

Los estudios sobre la estructura de las redes ecológicas, sus variaciones entre tipos de interacción y su implicación en la estabilidad de la comunidad y la persistencia de especies han permitido avanzar desde estos aspectos generales hacia cuestiones más concretas. Es el caso de los estudios que abordan la identificación de especies clave (*keystone species*) en la comunidad. El concepto de especie clave, introducido originalmente por Paine (1966, 1969) en el estudio de redes alimentarias en ecosistemas marinos, es un clásico de larga tradición en ecología por sus importantes connotaciones para la organización y estabilidad de comunidades, y por su potencial importancia aplicada a la conservación. El término hace referencia a que ciertas especies (clave) pueden tener una influencia desproporcionada sobre la persistencia de muchas otras, sobre la estructura espacial y abundancia relativa de las especies que conforman una comunidad o sobre los procesos y funciones de un ecosistema. La idea de especie clave tiene importantes implicaciones para

la conservación y restauración de ecosistemas (Mills et al., 1993; Simberloff, 1998; Power et al., 1996; Menge et al., 2013). Sin embargo, la etiqueta de especie clave se ha aplicado frecuentemente de una manera poco rigurosa, sin el respaldo de una demostración sólida de que la especie cumple efectivamente un rol ecológico lo suficientemente importante como para otorgarle tal condición (Barua, 2011; Cottee-Jones & Whittaker, 2012).

Tras un auge inicial del concepto de especie clave, tanto en ecología de comunidades como en Biología de la Conservación, su uso decayó, entre otras razones, por la dificultad de demostrar experimentalmente y sin causar un perjuicio a los sistemas de estudio que un cambio en la abundancia de una determinada especie (incluida posiblemente su extinción local) repercute de forma desmesurada en algún aspecto del funcionamiento de la comunidad o ecosistema. Como complemento (o alternativa en muchas ocasiones) de la experimentación en condiciones reales, la investigación en este campo ha comenzado recientemente a apoyarse en el análisis de redes ecológicas, ya que estas son idóneas para incorporar información empírica a modelos teóricos con los que valorar el papel de cada especie. De hecho, el análisis de redes de interacciones abre nuevas posibilidades analíticas para la identificación de especies clave (Estrada, 2007; Jordán, 2009), lo que ha reavivado su utilización e identificación, aunque el esfuerzo en este sentido está ampliamente copado por investigaciones de redes alimentarias (p. ej., Valls et al., 2015; Zhao et al., 2016). Solo recientemente se ha empezado a explorar en redes mutualistas (planta–dispersante: Mello et al., 2015; planta-polinizador: Traveset et al., 2017).

El análisis de redes ecológicas, y por tanto su aplicación al estudio de especies clave, se hace más complejo y realista cuando tenemos en cuenta que una especie puede participar en múltiples tipos de interacciones (competición, mutualismos, antagonismos) y que sus interacciones son solo una parte del complejo entramado de interacciones que determinan el funcionamiento del sistema. Por ejemplo, en las Montañas Rocosas, el pájaro carpintero *Sphyrapicus nuchalis* taladra sus nidos en los troncos de árboles viejos (p. ej.: *Populus tremuloides*) infectados por hongos que descomponen la madera (p. ej.: *Fomes igniarius*) y se alimenta perforando la corteza de varias especies de árboles (p. ej.: *Salix* spp.) para que gotee su savia, rica en azúcares. Estas características lo convierten en una especie clave para dos aspectos del funcionamiento de su ecosistema (Daily et al., 1993): por un lado, posibilita la persistencia de otras siete especies de aves que anidan en los agujeros abandonados por los pájaros carpinteros y, por otro lado, proporciona una fuente de alimento importante para distintas especies de aves, ardillas, abejas y mariposas. Más aún, el pájaro carpintero forma parte de lo que se puede

denominar un conjunto de especies clave (junto con el hongo que pudre la madera, su árbol hospedador y los árboles productores de sirope), ya que la desaparición de cualquiera de ellos tendría un fuerte impacto en cascada sobre un buen número de especies del ecosistema. En este contexto, el papel clave de una especie no se debería solamente a las interacciones directas en las que participa, sino que cobran relevancia también las interacciones indirectas con el resto de la comunidad. La perspectiva de estudio de las redes ecológicas es idónea para abordar esta complejidad.

Como ilustra el ejemplo anterior, para evaluar el papel de una especie en un ecosistema, sería recomendable tener en cuenta su participación en más de una interacción o en más de una función ecosistémica (Valiente-Banuet & Verdú, 2013; Correia et al., 2019; Timóteo et al., 2022). La aproximación al análisis de especies clave a través del estudio de redes ecológicas se ha desarrollado, como es lógico, a partir del estudio de redes «monocapa» en las que todas las conexiones reflejan un mismo tipo de interacción. Para incorporar múltiples tipos de interacciones en una red, debemos dar el paso hacia el análisis de redes «multicapa». Sin embargo, la investigación sobre la importancia ecológica de interacciones múltiples se encuentra aún en un estado incipiente (Melián et al., 2008; Pilosof et al., 2017; Hutchinson et al., 2019). Por tanto, a fin de enriquecer la literatura disponible sobre la exploración de la importancia de las especies y la detección de especies clave mediante análisis de redes, en este capítulo exploraremos aproximaciones topológico-funcionales para la identificación de especies clave. Utilizaremos como ejemplos principales tres tipos de redes (Fig. 1): redes de reclutamiento entre plantas (RN), redes planta-polinizadores y redes planta-hongo micorrícico. Estas redes permiten explorar distintas formas de identificar posibles especies clave, tanto dentro de una capa como entre capas. Comenzaremos revisando los descriptores de red que se están empleando actualmente en la identificación de especies clave en redes monocapa, posteriormente describiremos los conceptos básicos necesarios para entender las redes multicapa y finalmente plantearemos distintas posibilidades para extender la identificación de especies clave al contexto de estas redes multicapa, un contexto que nos permite tener más en cuenta la naturaleza compleja de los ecosistemas.

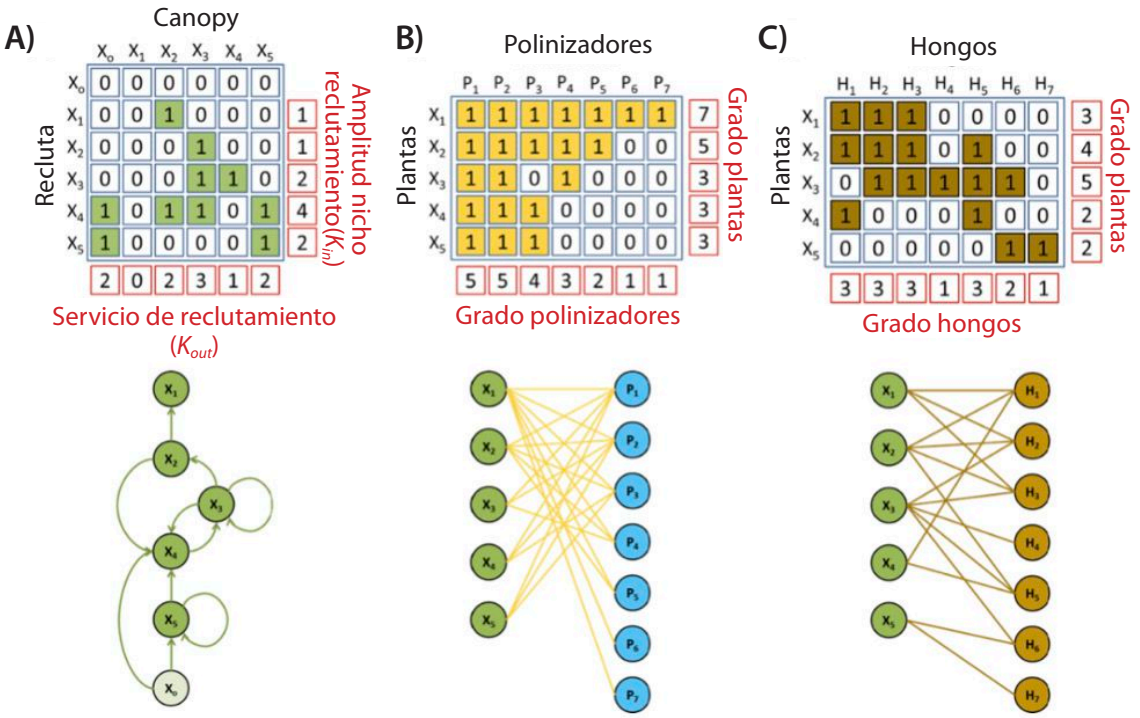


Figura 1. Ejemplos hipotéticos de pequeñas redes ecológicas en las que participan $S_X = 5$ especies de plantas (indicadas como $X_1 \ldots X_5$). Cada red se ha representado como su matriz de adyacencia (arriba) y su correspondiente grafo (debajo). Los valores en las celdas en rojo de cada matriz corresponden al grado de cada nodo (número de especies con las que interactúa). A) Red de reclutamiento planta-planta (*Recruitment Network,* RN). Estas redes describen qué especies de plantas (llamadas reclutas o beneficiarias) se establecen bajo la influencia de cuáles otras (llamadas «*canopy*» o nodriza). Las RN pueden incorporar, además de un nodo por cada especie de planta, un nodo extra llamado «descubierto» (indicado como X_0) que representa el espacio no ocupado por plantas, lo cual es especialmente importante para representar a las plantas capaces de reclutarse al descubierto (especies X_4 y X_5). Las flechas parten de la especie canopy, bajo la cual se han observado ejemplares juveniles de la especie recluta que recibe la flecha. Este tipo de interacciones recibe el nombre de «interacciones adulto-recluta» (*canopy-recruit*). Algunas especies pueden reclutarse bajo ejemplares de su misma especie, como indican los auto-bucles en las especies X_3 y X_5. También pueden existir ciclos, como el que existe entre X_2, X_3 y X_4. Desde un punto de vista de dinámica de la comunidad, cuando mueran ejemplares adultos de una especie, el espacio que ocupaban y los recursos que contenía pasarán a ser dominados por ejemplares de alguna de las especies que se reclutan bajo ella. Por tanto, las RN son redes dirigidas en las que las flechas indican el traspaso de espacio o recursos desde las plantas adultas de una especie hacia los reclutas de la otra. Los paneles B) y C) representan, respectivamente, redes planta-polinizador y planta-hongo micorrícico, ambas con 7 especies de polinizadores y hongos micorrícicos ($S_P = 7$, $S_H = 7$). Los nodos representan dos tipos distintos de organismos y solo se tienen en cuenta las interacciones entre especies de distinto tipo, por lo que se trata de redes bipartitas. En los dos ejemplos de redes, las interacciones son de carácter mutualista, por lo que las conexiones se suelen representar como líneas sencillas, que indican que las dos especies conectadas se influyen mutuamente. No obstante, desde un punto de vista dinámico, sería más ilustrativo representar las interacciones como pares de flechas de ida y vuelta entre las plantas y sus especies asociadas.

1. Redes ecológicas monocapa

Las redes ecológicas representan el entramado de relaciones existentes entre los componentes de un sistema ecológico. Los sistemas representados por estas redes pueden definirse desde múltiples puntos de vista (ecológico o evolutivo, teórico o empírico) y a distintas escalas espaciales (desde lo más local hasta los grandes ecosistemas) y temporales (estaciones, años, décadas). Los sistemas de estudio que exploraremos en este capítulo los conforman comunidades locales formadas por conjuntos de individuos de múltiples especies que interactúan entre sí de formas que tienen el potencial para influir en un proceso, servicio o función ecológica determinada.

1.1 Elementos básicos de una red

Las redes ecológicas están integradas por tres elementos fundamentales: nodos, conexiones y peso. A continuación, repasamos algunos aspectos básicos acerca de estos elementos, necesarios en el contexto de este capítulo. El lector con conocimientos básicos sobre análisis de redes ecológicas puede pasar a la siguiente sección.

En la mayoría de las redes ecológicas, los nodos (o vértices) se definen como conjuntos de individuos de una misma especie (por simplicidad, usaremos de forma indistinta los términos nodo y especie). Los nodos pueden pertenecer todos a un mismo tipo, formando «redes unipartitas», como las redes tróficas (en las que todas las especies pueden actuar simultáneamente como consumidores o como recursos) o las redes de reclutamiento planta-planta (Fig. 1A; Alcántara & Rey, 2012), en las cuales todas las especies pueden potencialmente interactuar unas con otras. Alternativamente, muchos tipos de redes ecológicas incluyen dos tipos de nodos, formando «redes bipartitas». Estas redes no tienen en cuenta las posibles interacciones entre nodos del mismo tipo (Fig. 1B y 1C). Ejemplos de estas redes son las redes planta-hongo, planta-dispersante, parásito-hospedador y planta-polinizador. En estas últimas, por ejemplo, solo se tienen en cuenta interacciones directas entre plantas y polinizadores, pero no las posibles interacciones directas entre unas plantas y otras, o entre unos polinizadores y otros.

El segundo elemento de toda red son las conexiones directas (interacciones, aristas, *links* o *edges*) que se dan entre pares de nodos. En la mayoría de las redes ecológicas, las conexiones se interpretan como la influencia de una especie sobre la otra. En estos casos, hablamos de redes «dirigidas», en las cuales las conexiones se representan como flechas. Dichas flechas suelen apuntar de una especie a otra, pero también pueden partir y volver sobre

el mismo nodo, formando un «autobucle» (*self-loop*), que indica el efecto de una especie sobre sí misma. Estos auto-bucles solo aparecen en redes unipartitas; por definición, las redes bipartitas no contienen auto-bucles. Los auto-bucles pueden representar, por ejemplo, canibalismo en redes tróficas o reclutamiento bajo conespecíficos en redes de reclutamiento. Por otro lado, especialmente en redes bipartitas, las conexiones se consideran con frecuencia como «no dirigidas» y se representan como líneas simples, aunque sería más apropiado representarlas como dos flechas paralelas en direcciones opuestas (p. ej. en la Fig. 1B, una apuntando del nodo X_1 al P_1, y otra del P_1 al X_1). Así, cada flecha representaría cada una de las perspectivas de la interacción: una indicaría el flujo de recursos en una dirección (p. ej., azúcares sintetizados por la planta que pasan al polinizador) y la otra, la provisión de servicios en la contraria (p. ej., la deposición de polen en el estigma).

El tercer elemento de una red es el peso (ponderación o *weight*) asociado a cada conexión, que indica la existencia, frecuencia, magnitud, fuerza y/o signo de la interacción entre cada par de especies. La auténtica importancia del peso de las interacciones reside en su relación con los modelos habitualmente empleados en dinámica de comunidades. Los modelos surgidos como generalizaciones de los de Lotka y Volterra miden la fuerza de las interacciones como el efecto per cápita de una especie sobre la tasa de crecimiento de la otra, mientras que los modelos de compartimentos miden la fuerza de la interacción entre dos especies a partir del flujo o intercambio de recursos o servicios entre ellas (p. ej.: nutrientes, biomasa, energía, espacio, información) (Wootton & Emerson, 2005). Debido a la enorme dificultad de estimar la fuerza y signo de las interacciones para modelos de tipo Lotka-Volterra, el análisis de redes en el contexto de estos modelos se suele circunscribir a estudios de carácter teórico (Okuyama & Holland, 2008; Barabás et al., 2016) o a sistemas muy simples, de apenas una decena de especies (Kinlock, 2019). Los estudios que exploran redes empíricas más complejas (como las observadas en el medio natural) suelen basarse en modelos de flujos entre compartimentos (Boit et al., 2012; Steenbeek et al., 2016; Alcántara et al., 2015). Aunque la cuantificación de estos flujos tampoco es sencilla, existen varias aproximaciones y subrogados que se emplean con frecuencia. Por ejemplo, pueden emplearse ecuaciones alométricas para estimar el flujo de biomasa entre depredadores y presas (Brose et al., 2006), en el caso de interacciones tróficas; o las tasas de intercambio de espacio entre plantas (Alcántara et al., 2015), en el caso de interacciones de reclutamiento planta-planta. En el caso de interacciones planta-polinizador o planta-dispersante, la frecuencia de las interacciones se emplea como subrogado de su efecto total (Vázquez et al., 2005). Idealmente, son estos los tipos de pesos que deben emplearse, ya que posibilitan hacer

inferencias o simulaciones sobre la estabilidad del sistema y la persistencia de especies. Sin embargo, habitualmente no se dispone de la información necesaria para cuantificar el peso de todas las interacciones de una red, porque resulta un trabajo bastante complicado (Wootton & Emmerson, 2005) y porque el número de posibles interacciones que habría que valorar en una comunidad con S especies es proporcional a S^2 (p. ej. un sistema con 100 especies requiere estimar la fuerza de la interacción de hasta 10 000 posibles pares de especies). En consecuencia, en muchos casos solo podemos manejar información cualitativa sobre el peso de las interacciones. En su versión más simple, el peso solo indica la existencia o no de un flujo o la provisión o no de un servicio entre dos especies, tomando valores 1 o 0 respectivamente. Se trata en este caso de una red «no ponderada» (binaria, cualitativa o *unweighted*), mientras que, cuando el peso refleja una variable continua (p. ej.: flujos o frecuencias), decimos que la red es «ponderada» (cuantitativa o *weighted*). La mayoría de las medidas de las redes tienen una versión ponderada y otra no ponderada, según su cálculo incluya o no estimas cuantitativas del peso de cada conexión. Aunque parece trivial, la interpretación de una medida puede cambiar de forma importante entre ambas versiones, como veremos más adelante.

La representación gráfica de las redes ecológicas (grafo, red, *network*) suele tener un fuerte impacto visual porque demuestra claramente el nivel de complejidad del sistema de estudio. Sin embargo, raras veces estas representaciones son útiles *per se* para comprender lo que está ocurriendo. En realidad, el análisis de la red se basa en su matriz de adyacencia. Los nodos representan las filas y columnas de la matriz. En el caso de redes unipartitas, la matriz es cuadrada y contiene a las mismas especies, y en el mismo orden, en filas y columnas (Fig. 1A), mientras que, en el caso de redes bipartitas, la matriz es rectangular y contiene a uno de los tipos de organismos como columnas y al otro como filas (Fig. 1B y 1C). Las interacciones son las celdas de la matriz, cuyo contenido indica el peso de la interacción, con ceros indicando pares de especies que no interactúan.

1.2 Relaciones entre topología y estabilidad

Uno de los grandes motores que ha impulsado el estudio de redes ecológicas es la clara relación de estas con modelos teóricos de dinámica de comunidades y ecosistemas. Idealmente, para explotar esta relación en la búsqueda de especies clave debemos incorporar datos de redes empíricas en un modelo de dinámica, de forma que podamos explorar, mediante simulaciones o análisis matemático, el efecto que tendría la alteración de un nodo sobre el sistema en su conjunto. Sin embargo, en estudios de sistemas ecológicos reales ricos en

especies, solemos carecer de la información necesaria para parametrizar estos modelos. Como alternativa, para tratar de inferir cómo afecta la posición de una especie en la red a su potencial como especie clave debemos recurrir a análisis cualitativos del funcionamiento del sistema. En este sentido, se pueden emplear dos aproximaciones generales: una aproximación puramente topológica, basada en la capacidad potencial de una especie para influir en un gran número de otras; y otra topológico-funcional, basada en el efecto que tendría la desaparición de una especie sobre la persistencia o extinción de otras.

1.2.1 Descriptores topológicos útiles en la identificación de especies clave

A pesar de su aparente simplicidad, incluso las redes binarias proporcionan una gran cantidad de información útil en el estudio de la estructura y dinámica de comunidades. El análisis topológico de redes permite, por ejemplo, identificar subestructuras que responden a una determinada propiedad (p. ej.: ciclos, módulos, componentes fuertemente conectados, puentes) o cuantificar las propiedades y posición de cada especie en relación con el resto de especies de la comunidad (p. ej.: el grado de cada nodo, su centralidad o marginalidad).

El concepto de especie clave encaja perfectamente en el ámbito del estudio de redes cualitativas. Los descriptores más frecuentemente empleados en este contexto son distintas medidas de «grado» y de «centralidad». Estos descriptores informan sobre el número de especies con las que interactúa una especie focal de forma directa o indirecta respectivamente. Una especie clave debe poseer valores altos en estos parámetros comparados con los del resto de especies (Estrada, 2007; Jordán, 2009; González et al., 2010; Jiang & Zhang, 2015; Zhao et al., 2016; Gouveia et al., 2021). También es frecuente el análisis de modularidad para describir la posición de las especies en la red de una forma cualitativa. La modularidad de una red describe la existencia de grupos de nodos que tienden a interactuar más entre sí que con nodos de otros grupos (Newman & Girvan, 2004). La posición de una especie dentro y entre módulos puede determinar su potencial como especie clave. Estas medidas (grado, centralidad, posición) permiten realizar una clasificación topológica del potencial de cada especie para jugar un papel clave en la comunidad. No obstante, existen múltiples medidas de grado y centralidad, y distintos algoritmos para identificar módulos en la red, cada una captando matices distintos como veremos a continuación.

a. Grado

El grado (*degree*) de una especie es la medida más simple de centralidad (Fig. 1). Indica el número de especies con las que interactúa directamente. Por tanto, es una medida sencilla del potencial de cada especie para influir en el conjunto de la red: a mayor grado, mayor potencial. Dependiendo del tipo de red, el grado puede tener más de una interpretación ecológica. En una red dirigida existen dos tipos de grado: de entrada y de salida (k_{in}: *in-degree*; k_{out}: *out-degree*). También hay dos tipos de grado en las redes bipartitas, uno para cada grupo de especies. Gráficamente, en redes dirigidas, el grado de entrada de un nodo indica el número de flechas que apuntan hacia él (en redes bipartitas, el número de conexiones de un nodo del grupo A con nodos del grupo B), mientras que el grado de salida indica cuántas flechas parten de él (en redes bipartitas, el número de conexiones de un nodo del grupo B con nodos del grupo A). En términos de la matriz de adyacencia, el grado de entrada de un nodo corresponde al número de celdas con valores distintos de cero a lo largo de su fila correspondiente, mientras que el grado de salida sería el número de tales celdas en su columna. La interpretación ecológica de cada grado es distinta. Por ejemplo, en una red de reclutamiento (unipartita dirigida; Fig. 1A), el grado de entrada de una determinada especie indica el número de especies bajo las que se recluta. Esto nos da una visión de la amplitud del nicho de reclutamiento de cada especie. Cuanto mayor sea su grado de entrada, más generalista es en cuanto a las especies bajo las que se recluta y más oportunidades tiene la especie para reclutar nuevos individuos. Por su parte, el grado de salida de una especie indica el número de especies que se reclutan bajo ella, lo que describe el servicio que dicha especie proporciona al reclutamiento en la comunidad (Alcántara et al., 2019). Claramente, el grado de salida en redes de reclutamiento proporciona una mejor medida para la identificación de posibles especies clave. En redes bipartitas (Fig. 1B y 1C), aunque la red no sea dirigida, conviene considerarla como tal a la hora de identificar potenciales especies clave. Así, en una red planta-polinizador, diríamos que una planta con un grado alto proporciona un servicio de soporte alimenticio a un alto número de especies de polinizadores. Por otro lado, podemos interpretar que un polinizador con un grado alto contribuye al servicio de polinización de muchas especies. Independientemente del tipo de red, para la identificación de posibles especies clave, es más adecuado el análisis del papel de cada especie como proveedor que como receptor de recursos o servicios, por lo que, de cara a la identificación de especies clave, es recomendable tener en cuenta la direccionalidad de las interacciones, especialmente el sentido en el que se dirige la provisión de recursos o servicios.

Como hemos comentado anteriormente, la incorporación del peso en el cálculo de los descriptores de redes añade nuevos matices (Fig. 2). El grado ponderado puede calcularse de distintas formas. La más simple consiste en sumar el peso de las conexiones (Waserman & Faust, 1994). Por ejemplo, Timóteo et al. (2022) utilizan la suma de la proporción de interacciones que mantiene cada especie *j* con cada especie *i* (una forma de peso estandarizado) como medida de la importancia de cada especie *i* en la red. Pero esta suma podría resultar engañosa para la identificación de especies clave. Una especie podría tener un valor alto debido a que interactúa fuertemente con una especie y escasamente o nada con otras, mientras que otra especie podría tener un valor más bajo que la anterior, pero estar interactuando con muchas más especies. Una forma de ponderación más interesante en la búsqueda de especies clave es el número equivalente de vecinos (Bersier et al., 2002). Se trata del índice de diversidad de Shannon (*H'*) transformado para interpretarlo en unidades de riqueza de especies ($e^{H'}$; si en el cálculo de *H'* emplea un logaritmo distinto del natural, deberá sustituirse *e* por la base correspondiente). Este índice tiene en cuenta no solo el número de especies con las que interactúa un nodo, sino también la importancia relativa de cada interacción. Por ejemplo, dos especies de hongos pueden interactuar con el mismo número de plantas (mismo grado de salida), pero si uno de ellos se asocia casi exclusivamente con una de las especies tendrá un menor número equivalente de vecinos y su potencial como especie clave será menor. En el ejemplo de la Figura 2, los hongos H_2 y H_3 interactúan con las mismas especies de plantas, sin embargo, un problema que afecte H_2 repercutirá rápidamente en las poblaciones de las tres especies de plantas, mientras que un problema que afecte a H_3 impactará principalmente en la planta X_2.

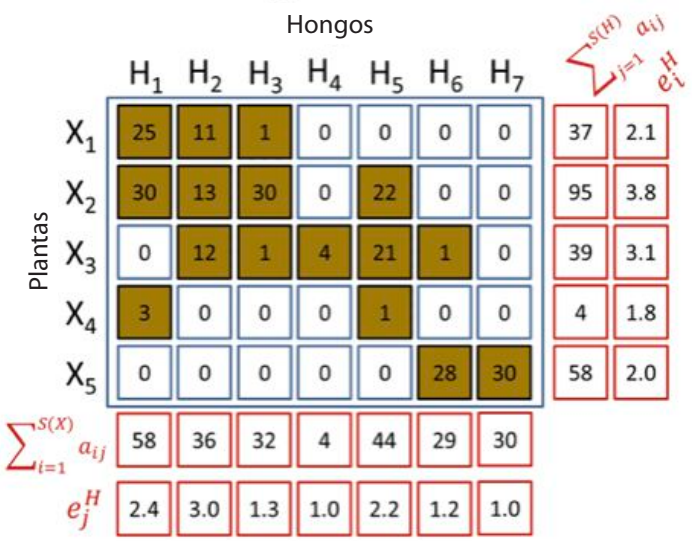


Figura 2. Matriz de adyacencia ponderada de una red planta-hongo micorrícico. En este ejemplo, el peso de las interacciones (a_{ij}) indica el número de ejemplares de cada especie de planta (en un muestreo de 30 ejemplares por especie) en los que se ha detectado la presencia de cada especie de hongo (i. e. la frecuencia de incidencia de una determinada especie de hongo en una especie de planta). Las celdas en rojo corresponden al valor de dos versiones del grado ponderado: suma simple y número equivalente de vecinos (e^H) para las especies de cada grupo de organismos (H es en este caso el índice de diversidad de Shannon). La suma simple de las frecuencias de incidencia puede informar sobre la abundancia del hongo, pero no necesariamente refleja su potencial impacto en la comunidad. Cuando un hongo ocurre con una frecuencia similar en cada planta con la que interactúa, obtenemos $e^H \approx k$ (k: grado), pero si su frecuencia se reparte de manera muy desigual, entonces $e^H << k$. Por ejemplo, los hongos H_2 y H_3 interactúan con las mismas tres especies de plantas, pero H_3 se centra casi exclusivamente en la planta X_2, por lo que su $e^H = 1.32$, mientras que H_2 interactúa de forma comparable con las tres especies de plantas, por lo que su $e^H = 2.99$.

b. Centralidad

La centralidad describe la posición de un nodo en el contexto global de la red, teniendo en cuenta tanto sus interacciones directas (grado) como sus interacciones indirectas. Seguramente se trata de la propiedad más frecuentemente empleada en el estudio de especies clave en redes ecológicas y, sin embargo, aún no existe un consenso sobre cuál o cuáles de los muchos índices de centralidad existentes resultan más adecuados para este fin (Jordán et al., 2007; Cagua et al., 2019; Gouveia et al., 2021). Si dejamos al margen los estudios sobre redes tróficas, los índices de centralidad más empleados son los índices de «cercanía» (*closeness*) y de «intermediación» (*betweenness*) (González et al., 2010; Mello et al., 2015; Santos et al., 2022). Las medidas de cercanía se basan en el inverso de la distancia mínima entre nodos, que se mide por el número mínimo de conexiones que hay que atravesar para llegar desde un nodo a otro. Por su parte, los índices de intermediación miden la frecuencia con la que un nodo se sitúa en la ruta más corta entre cada par

de nodos de la red. En el caso de redes dirigidas, ambas medidas pueden diferir según cuál sea la direccionalidad de la red. Cada tipo de medidas de centralidad tiene una interpretación algo distinta. Por ejemplo, en las redes de reclutamiento (RN), una ruta tipo A -> B -> C indica que la especie A posibilita el reclutamiento de la especie B y esta el de la especie C. Cuanto más abundante sea la especie A, más abundante puede ser B y también C. Sin embargo, el efecto de A en C es indirecto (está condicionado por B), por lo que tendrá menos fuerza que su efecto directo sobre B. Por tanto, una especie con un alto valor de centralidad por cercanía tiene mayor potencial para influir en el conjunto de especies de la red porque sus efectos sobre el resto de especies son más directos. En el caso de la centralidad por intermediación, la especie B está en el camino más corto entre A y C, por lo que controla el efecto indirecto de la primera en la última: si la especie B se vuelve escasa, el efecto de A en C se debilita. Una especie con un valor alto de centralidad por intermediación tiene mayor influencia en la transmisión de perturbaciones entre un mayor número de especies. En la RN de la Figura 1A, las plantas X_2 y X_3 son las que tienen mayor centralidad por cercanía y X_1 la que menos; sin embargo, la planta X_4 es la que tiene mayor centralidad por intermediación y X_1 y X_5 las que menos.

De entre otras medidas de centralidad menos empleadas, cabe destacar la «centralidad de autovector» (*eigenvector centrality*), aunque su interpretación gráfica no es tan clara como en las anteriores. *Grosso modo*, se puede decir que una especie con alto valor es aquella que está conectada a especies que a su vez están muy conectadas. En la RN de la Figura 1A, el ranking de las especies por su centralidad de autovector es el mismo que el encontrado para la centralidad por intermediación: la planta X_4 es la que tiene mayor centralidad de autovector y X_1 y X_5 las que menos. El valor viene determinado por el autovector principal de la matriz de adyacencia de la red. Lo que hace especialmente interesante esta medida es que este autovector está relacionado con algunos aspectos de la estabilidad de las redes. Por ejemplo, si el peso de las interacciones refleja los coeficientes de interacción de un modelo de dinámica de la comunidad (algo que resulta especialmente difícil de estimar empíricamente), el valor asociado a este autovector determina si la comunidad es localmente estable (Neubert & Caswell, 1997); especies con un alto valor en esta medida de centralidad es probable que tengan una fuerte contribución, positiva o negativa, a la estabilidad de la red (Suweis et al., 2015; Cirtwill et al., 2018). Por ejemplo, Traveset et al. (2017) encontraron una correlación negativa en redes planta-polinizador entre la vulnerabilidad de las plantas a las extinciones de algunos de sus polinizadores y su centralidad de autovector.

c. Modularidad y ubicación de las especies clave en la red

El análisis de la modularidad de una red permite clasificar las especies en distintos tipos por su posición respecto a los módulos (Fig. 3). Por ejemplo, en el caso de redes planta-polinizador, Olesen et al. (2007) distinguen especies «periféricas» (plantas polinizadas por pocos polinizadores que suelen ser, además, miembros de su mismo módulo), especies «agregadoras» (*module hubs*; plantas con muchas conexiones, pero casi todas dentro de su módulo), especies «conectoras» (plantas con una alta proporción de conexiones entre módulos) y especies «agregadoras de módulos» (*network hubs*; plantas supergeneralistas, con gran cantidad de conexiones tanto dentro como entre módulos).

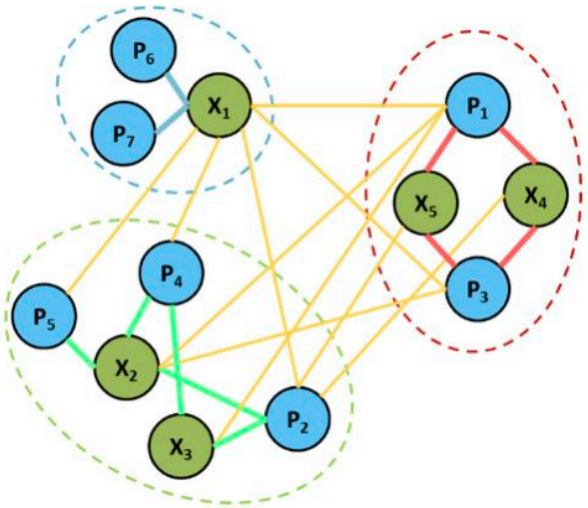


Figura 3. Estructura modular la de red planta-polinizadores descrita en la Figura 1B. Se detectan tres módulos, identificados con elipses de trazo discontinuo. Las conexiones entre módulos se indican en naranja y las intramódulo, con el color correspondiente a cada módulo. Las plantas X_3, X_4 y X_5 son periféricas (son polinizadas principalmente por especies de su módulo), X_2 es una especie agregadora (plantas con muchas conexiones, pero la mayoría dentro de su módulo) y X_1 es conectora (la mayoría de sus conexiones son entre módulos). Esta última especie, además, es importante para el mantenimiento de especies de polinizadores, ya que P_6 y P_7 dependen exclusivamente de ella.

En el contexto de la identificación de especies clave, la importancia de estos tipos depende de cómo influyan en la estabilidad de la red. El hecho de que una especie ocupe una posición relevante para la modularidad de la red no implica, de forma general, que se trate de una especie clave para la comunidad, ya que la relación entre modularidad y estabilidad de la comunidad depende del tipo de interacción (p. ej.: antagonista, mutualista) y del aspecto de la estabilidad analizado (p. ej.: resiliencia, resistencia, persistencia, reactividad; véase Domínguez-García et al., 2019). Midiendo la estabilidad en términos de su capacidad de retorno al estado de equilibrio tras una perturbación (resiliencia), Grilli et al. (2016) mostraron que la modularidad puede suponer una ventaja o un inconveniente. Un aspecto distinto de la estabilidad es la persistencia de especies. Aquí, también la relación persistencia-modularidad depende del tipo de interacciones consideradas: en el caso de redes tróficas, la persistencia se relaciona positivamente con la modularidad (Stouffer & Bascompte, 2011), sin embargo, en el caso de las redes mutualistas (Thébault & Fontaine, 2010) y redes de reclutamiento (Alcántara & Rey, 2012), la modularidad disminuye la persistencia de especies. Por tanto, en redes mutualistas y redes de reclutamiento, las especies clave deberían actuar como conectoras o como agregadoras de módulos, porque su desaparición debilitaría la estructura general de la red e incluso podría hacer que la red se separara en subconjuntos que la harían más modular. Además, un cambio en la abundancia de estas especies se transmitiría más rápidamente y con más fuerza al resto de la comunidad.

Algunas propuestas diferencian entre importancia estructural en la red e importancia de cara a mantener interacciones singulares en dicha red. Martínez-Núñez et al. (2020) aplicaron esta aproximación para identificar los nodos importantes para la conservación y restauración de redes planta-abejas solitarias cavernícolas en paisajes agrícolas de olivar. Así, identificaron que la abeja *Osmia caerulescens* formaba parte del núcleo de la red solo en olivares orgánicos y era un buen bioindicador del tipo de manejo agrícola. Por otro lado, *O. bicornis* participaba en importantes interacciones singulares, pero solamente en olivares orgánicos y, por tanto, era un buen indicador de recuperación de ecosistema. Sus resultados revelaron una estructura núcleo-periferia en las redes por la cual, a pesar de que la mayoría de las especies con un papel estructurador importante en la red permanecían constantes entre manejos, ciertas interacciones singulares importantes diferían. El cambio de agricultura intensiva a orgánica contribuía a restaurar la estructura de la red, principalmente por la recuperación de ciertas especies e interacciones infrecuentes o raras.

1.2.2 Identificación de especies clave mediante análisis topológico-funcional de la red

a. Modelos topológicos de coextinciones

Las medidas topológicas de grado y centralidad indican el potencial papel clave de las especies en la red. Un paso más en la identificación de especies clave consiste en complementar el análisis topológico con modelos de simulación de extinción de especies para determinar la cascada de extinciones secundarias asociada a la extinción de cada especie o de grupos de especies (Ebenman & Jonsson, 2005). Los análisis de coextinción de especies en redes se basan normalmente en información cualitativa sobre la topología de la red (p. ej. Kaiser-Bunbury et al., 2010; véase Bane et al., 2018 para otras aproximaciones). El procedimiento básico consiste en simular computacionalmente la eliminación de una especie al azar o empleando algún criterio predefinido (p. ej.: su grado, abundancia, tamaño u otra característica funcional), junto con todas sus conexiones; a continuación, se determinan las especies que han quedado desconectadas de la red (i. e. han perdido todos sus polinizadores o todas sus fuentes de alimento) y se eliminan también (estas son las «extinciones secundarias»). Este proceso se repite con las especies restantes hasta que se extinguen todas las especies (Fig. 4A). Este procedimiento mide la «robustez» (*robustness*) de la red al completo frente a una secuencia de extinciones. La misma aproximación se puede emplear para el análisis de especies clave si simplemente eliminamos cada vez una especie y determinamos el número de extinciones secundarias que ocurrirían (Fig. 4B). Una especie clave es aquella cuya desaparición desencadenaría potencialmente una secuencia de extinciones secundarias excepcionalmente larga (Ebenman & Jonsson, 2005; Traveset et al., 2017).

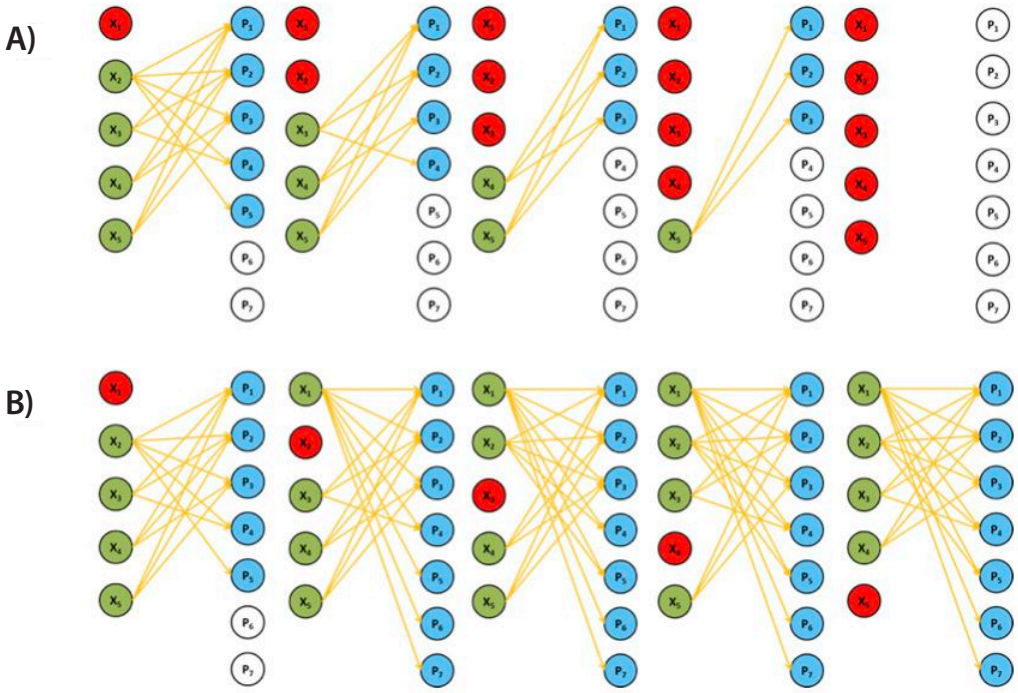


Figura 4. Simulación de coextinciones en la red planta-polinizador descrita en la Figura 1B. Cada red indica la especie de planta extinta (nodo rojo) y su cascada de extinciones secundarias (nodos blancos). A) Simulación de una secuencia de extinción de plantas según su grado (de mayor a menor). B) Simulación de la extinción de una sola especie de planta cada vez. Con la red al completo, todos los polinizadores tienen plantas de las cuales alimentarse, por lo que todos pueden persistir en la comunidad. La extinción de la planta X_1 daría lugar a la coextinción de los polinizadores P_6 y P_7. Sin embargo, la extinción de ninguna de las demás especies de plantas por sí sola daría lugar a la coextinción de polinizadores. Por tanto, desde el punto de vista del servicio de polinización, la planta X_1 sería una especie clave.

b. Componentes fuertemente conectados

También podemos complementar el análisis topológico de redes con un análisis cualitativo que permita identificar propiedades estructurales de la red intrínsecamente relacionadas con la estabilidad. El análisis cualitativo de un modelo de dinámica de comunidades permite determinar las propiedades del sistema que son independientes de los valores concretos de sus coeficientes. Es decir, permite determinar si algún aspecto de su estructura controla algún aspecto cualitativo de su dinámica. Por ejemplo, el análisis de ciclos de retroalimentación (*loop analysis*) en redes tróficas, basado solo en el signo de cada interacción (no en la fuerza de éstas), permite determinar si el sistema es capaz de retornar a su estado de equilibrio tras una perturbación (Puccia & Levins, 1985). No obstante, la complejidad de este tipo de análisis, incluso en redes compuestas por pocas decenas de especies, limita su aplicación en la detección de especies clave a redes muy sencillas.

Alcántara & Rey (2012) han propuesto un tipo diferente de análisis cualitativo basado en el estudio de los denominados Componentes Fuertemente Conectados (*Strongly Connected Components o SCC*) en redes unipartitas dirigidas, como son las redes de reclutamiento o las redes tróficas (Fig. 5). Los SCC definen grupos que integran el mayor número posible de nodos entre los que existen rutas de ida y vuelta (ciclos), de forma que desde un nodo del grupo se puede alcanzar cualquier otro nodo del grupo y volver al primero siguiendo las direcciones de las conexiones. En términos de redes de reclutamiento, esto significa que todas las especies de un mismo SCC benefician el reclutamiento de todas las demás, ya sea directa o indirectamente. Un SCC puede estar formado por cualquier número de especies de la red, desde una sola (en cuyo caso se denomina un «SCC trivial») hasta la red al completo. Un «SCC no-trivial» es el que incorpora más de una especie. Cada nodo solo puede pertenecer a un SCC, por lo que una red tendrá entre 1 y S SCC. Por ejemplo, la red de la Figura 1A contiene tres SCC triviales (X_0, X_1 y X_5) y uno no-trivial formado por las especies X_2, X_3 y X_4. Además, cada red posee una configuración única (perfectamente definida) de SCC, a diferencia de los módulos, cuya composición y número puede variar en una red dependiendo del algoritmo empleado. En modelos de dinámica de comunidades, uno de los SCC posee mayor tasa intrínseca de crecimiento que los demás. Puede tratarse de un nodo especial del sistema, como el nodo «open» (X_0) en las redes de reclutamiento de la Figura 5, que refleja la presencia persistente de perturbaciones que crean espacios vacantes para el reclutamiento de especies capaces de hacerlo en esas condiciones. En otras ocasiones es un SCC no trivial el que se puede considerar como SCC básico; en ese caso, suele ser el SCC que incorpora el mayor número de especies, denominado «núcleo» (*core*). Las especies que reciben conexiones directas o indirectas desde alguna especie del núcleo se denominan «satélites», mientras que las especies que no reciben conexiones directas ni indirectas desde el núcleo son especies «transitorias». Bajo distintos modelos de dinámica de comunidades, las especies del núcleo y sus especies satélite tienen menor probabilidad de extinguirse localmente que las especies transitorias (Alcántara et al., 2017).

En redes unipartitas dirigidas, el análisis topológico de coextinciones puede beneficiarse del análisis de los SCC. Como hemos visto anteriormente, en redes bipartitas una especie solo desaparecerá si pierde todas sus interacciones. Sin embargo, en una red unipartita dirigida, una especie desaparecerá solo si pierde su acceso a las especies del SCC básico, aunque conserve interacciones con otras especies. Esto se debe a que las especies del SCC básico y sus satélites acaparan eventualmente los recursos del sistema. En la Figura 6, la eliminación de la especie X_4 desconecta a las especies X_1,

X_2 y X_3 del SCC básico (X_o en este caso) y, aunque siguen teniendo donde reclutarse (X_1 se recluta bajo X_2, X_2 bajo X_3 y X_3 bajo ella misma), terminarían por extinguirse porque no pueden beneficiarse, ni directa ni indirectamente, de los recursos que se van generando por la creación de nuevos espacios vacantes, representados por el SCC básico (X_0). Desde el punto de vista de la identificación de especies clave, aquellas especies cuya desaparición provoque la disgregación del SCC básico, o la desconexión respecto a este de un mayor número de especies satélite, tendrán un mayor potencial como especies clave.

Es interesante hacer notar que estos mismos procesos se pueden aplicar para comprender el efecto de la desaparición de interacciones concretas y no solo de especies. Por ejemplo, en la Figura 6F, si simplemente la especie X3 dejara de reclutarse bajo la especie X_4 (quizá por la desaparición de los dispersantes de semillas que compartía con ella), las especies X_3, X_2 y X_1 quedarían desconectadas del flujo procedente de X_0, por lo que terminarían por desaparecer. Esta interacción es lo que se denomina una interacción «puente» (*bridge*).

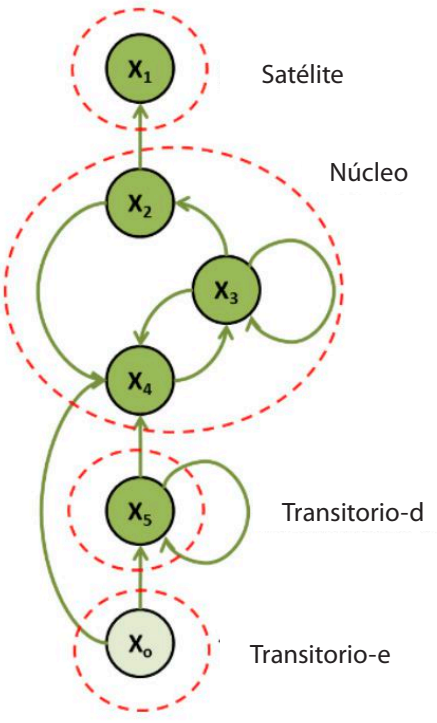


Figura 5. Estructura funcional de la red de reclutamiento descrita en la Figura 1A. La red está formada por cuatro componentes fuertemente conectados (SCC) indicados por las elipses rojas. Tres SCC son «triviales», ya que cada uno está integrado por un único nodo (X_1, X_5 y X_0), y uno es «no-trivial», ya que está formado por más de una especie, en este caso X_2, X_3 y X_4. Un SCC no-trivial queda definido por la existencia de un ciclo en el sentido indicado por las flechas, que permite partir desde cualquier especie del SCC y volver a ella pasando por todas las especies del SCC. Las especies de un SCC no-trivial se relacionan mediante un conjunto de interacciones intransitivas (no existe una estructura jerárquica entre los nodos), mientras que las interacciones que conectan distintos SCC son de carácter transitivo (jerárquico). El SCC de mayor tamaño (que contiene más especies) forma el «núcleo» de la red. Los SCC (sean triviales o no) que reciben flujos desde alguna especie del núcleo se denominan «satélites» y los que no reciben flujos desde especies del núcleo son «transitorios». Entre estos últimos podemos distinguir dos clases: transitorios estrictos (transitorio-e) son los que no reciben flujo desde ningún otro nodo, aunque sí pueden enviar flujos a otros nodos, mientras que se consideran transitorios dependientes de perturbaciones (transitorio-d) aquellos que solo reciben flujos desde el nodo X_0.

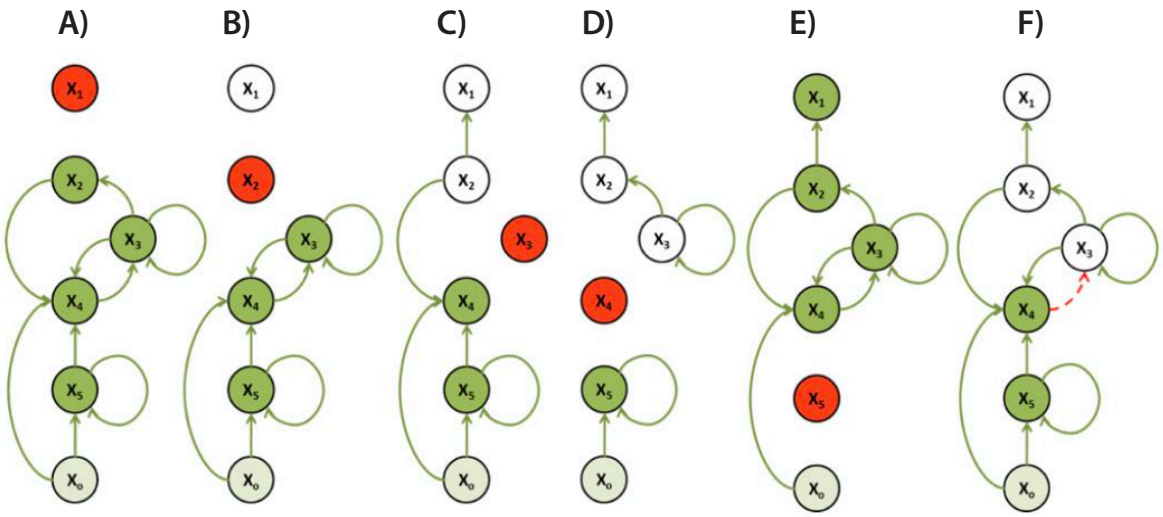


Figura 6. Análisis de coextinciones en la red de reclutamiento descrita en la Figura 1A. En este ejemplo asumiremos que el SCC básico es el nodo «open» (X_0). Bajo un modelo de dinámica linear invariante en el tiempo (LTI), las especies que reciben flujo desde el SCC básico pueden persistir. Las especies indicadas en verde pueden coexistir en el estado estable de la comunidad. Los casos A–E muestran la cascada de extinciones secundarias (en blanco) resultantes de la extinción primaria de una especie (en rojo). En la red intacta todas las especies pueden coexistir. A) La extinción de la especie X_1 no provoca ninguna extinción secundaria. B) La extinción de la especie X_2 provocaría la extinción secundaria de la especie X_1. C) La extinción de la especie X_3 provocaría la extinción secundaria de las especies X_1 y X_2. D) La extinción de la especie X_4 provocaría la extinción secundaria de las especies X_1, X_2 y X_3. E) La extinción de la especie X_5 no provocaría ninguna extinción secundaria. Según este tipo de análisis, la especie X_4 es la que tiene mayor potencial como especie clave. F) También es posible identificar posibles interacciones clave. En este ejemplo, la simple desaparición de la interacción indicada con la flecha roja desconectaría a las especies X_3, X_2 y X_1 del flujo procedente de X_0, por lo que terminarían por desaparecer.

2. Aproximación mediante redes multicapa

La composición de una red multicapa a partir de varias redes monocapa requiere que estas compartan algunos nodos. Por ejemplo, la red planta-hongo en la Figura 1 contiene las mismas plantas que la red planta-polinizadores, por lo que ambas se pueden acoplar (Fig. 7A). Sin embargo, es importante tener en cuenta que los muestreos para estudios de redes multicapa se diseñen explícitamente para estas estructuras (véase por ejemplo Correia et al., 2019), ya que resulta frecuente que, al tratar de acoplar dos capas obtenidas en trabajos independientes, no se disponga de información para muchas de las especies compartidas. Por ejemplo, Timóteo et al. (2022) compusieron redes tripartitas a partir de redes bipartitas que contenían un grupo de organismos en común (p. ej.: red planta-polinizador + red planta-herbívoro = red polinizador-planta-herbívoro). Sin embargo, los pares de redes que estudiaron solo compartían en promedio el 40% de las especies del grupo común, de forma que se descartó alrededor del 60% de las especies de este grupo por falta de información sobre

los dos tipos de interacciones asociadas a ellas. Como consecuencia, no solo se pueden haber descartado algunas especies clave, sino que la estructura de las redes tripartitas resultantes puede no haber capturado correctamente las características topológicas generales del sistema.

2.1 Conceptos básicos de redes multicapa

El concepto de red ecológica se extiende de forma natural al de red multicapa como un conjunto de redes ecológicas interconectadas por algún proceso o función (Pilosof et al., 2017; García-Callejas et al., 2018; Hutchinson et al., 2019). En la descripción de estas redes emplearemos la terminología propuesta por Kivelä et al. (2014). Una red multicapa (M) queda definida por cuatro elementos: $M = \{V_M, E_M, V, L\}$. Cada uno de los cuatro elementos puede definirse de distintas formas, de ahí que sus combinaciones puedan generar un número enorme de estructuras multicapa diferentes.

L es el conjunto de redes elementales (o capas). Las redes multicapa pueden tener varios «aspectos» (o dimensiones; d) que determinan las capas elementales y que vienen definidos, por ejemplo, por la naturaleza de las conexiones (p. ej. tróficas/no tróficas, positivas/negativas), por el tipo de organismo (p. ej. planta, polinizador, hongo), por el tiempo (p. ej. la estación del año) o el espacio (p. ej. comunidades locales dentro de una metacomunidad). Cuando $d = 0$ tenemos una red monocapa, como las que se han investigado normalmente en ecología (p. ej.: red trófica, red planta-dispersante). En este capítulo nos centramos en redes con un solo aspecto ($d = 1$), determinado por el tipo de organismo, que en nuestros ejemplos serán las plantas (indicadas como «X_i» en las figuras) y sus polinizadores o sus hongos micorrícicos (P_i o H_i, respectivamente). Las redes de nuestros ejemplos (Fig. 7) están compuestas por dos o tres capas elementales definidas por el aspecto «tipo de organismo»: $L = \{L_x, L_h, L_p\}$, $L = \{L_x, L_h\}$ o $L = \{L_x, L_p\}$. La extensión a redes con más de un aspecto introduce un nuevo eje de complejidad que no es difícil de comprender, pero sí de describir formalmente. Los lectores interesados en redes con más de un aspecto pueden informarse en publicaciones específicas sobre redes multicapa (Kivelä et al., 2014; Artime et al., 2022; Aleta & Moreno, 2019).

V es el conjunto de nodos únicos en la red. Dependiendo del sistema descrito, una misma especie puede aparecer solamente en una capa, en varias o en todas. Por ejemplo, en el estudio de una red planta-polinizadores en dos parcelas (Fig. 7B), cada una da lugar a una capa, y la mayoría de las plantas y polinizadores aparecen en cada capa. V sería el conjunto de plantas y polinizadores que aparecen al menos en una capa; en la red de la Figura 7B y 7C, $V = \{\{x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, p_1, p_2, p_3, p_4, p_5, p_6, p_7\}\}$. Si una misma especie puede

aparecer en más de una capa, entonces es necesario identificar cada nodo con más de un parámetro que defina su identidad (especie) y la capa en la que aparece. Este último es el sentido de V_M: el conjunto de nodos con indicación de la capa en que aparece cada uno. En la red representada en la Figura 7B, $V_M = \{\{x_{1A}, x_{2A}, x_{3A}, x_{4A}, x_{5A}, x_{1B}, x_{2B}, x_{3B}, x_{4B}, x_{5B}, p_{1A}, p_{2A}, p_{3A}, p_{4A}, p_{5A}, p_{6A}, p_{7A}, p_{1B}, p_{2B}, p_{3B}, p_{4B}, p_{5B}, p_{7B}\}\}$.

Por último, E_M es el conjunto de conexiones entre pares de nodos. La naturaleza de las conexiones en redes multicapa no difiere de la que pueden tener en redes monocapa (p. ej.: flujo de nutrientes, servicio de polinización, competencia, transmisión de información). Por tanto, los métodos para identificar y medir la intensidad de las conexiones son también los mismos. No obstante, al acoplar varias redes en una multicapa surgen dos tipos de conexiones, las que conectan nodos que pertenecen a una misma capa (conexiones intracapa) y las que conectan nodos de distintas capas (conexiones intercapa). Artime et al. (2022) emplean los tipos de conexiones como método para clasificar tipos generales de redes multicapa: algunas conexiones intracapa, denominadas S (auto-bucles), pueden conectar a un nodo consigo mismo (p. ej. una planta que se recluta bajo conespecíficos) mientras que otras (denominadas N: «endógenas») conectan a nodos diferentes (p. ej. una planta que se recluta bajo otra especie); algunas conexiones intercapa, denominadas X («exógenas»), conectan nodos distintos presentes en capas distintas, mientras que otro tipo de conexiones intercapa relacionan a un nodo con su versión en otra capa (I: conexiones «de acoplamiento», *coupling*). De acuerdo con Aleta & Moreno (2019), las redes multicapa se dividen en dos tipos principales de sistemas: red multiplex y red de redes (*network of networks*). Las redes multiplex son aquellas en las que todas las capas representan el mismo conjunto de nodos (i. e. las conexiones intercapa son de tipo I), aunque no todos los nodos estén presentes en todas las capas. Sería el caso, por ejemplo, de la misma red planta-polinizadores estudiada en varias parcelas, siendo cada parcela una capa (Fig. 7B). Otro ejemplo sería una red de interacciones planta-planta en la que cada capa represente un tipo distinto de interacción entre un único grupo de plantas; por ejemplo, una capa podría contener las interacciones de competencia y otra las de facilitación entre el mismo conjunto de plantas. Por su parte, una red de redes está formada por capas que contienen distintos tipos de nodos relacionados por conexiones intercapa de tipo X (Fig. 7A, 7C y 7D). En general, cualquier red se puede caracterizar a partir de la presencia o ausencia de estos cuatro tipos de conexiones: SNXI. Por ejemplo:

- Redes monocapa: N o SN
- Redes multiplex: NI o SNI
- Redes de redes interdependientes o interconectadas: NX, SNX

En cada uno de estos tipos se pueden clasificar muchos subtipos, aunque la nomenclatura para referirnos a cada uno de ellos no está firmemente definida (véase Tabla 1 en Kivelä et al., 2014). De hecho, el mismo término «red de redes» tiene distinto significado para Kivelä et al. (2014) que para Aleta & Moreno (2019). Además, es frecuente que un mismo sistema se pueda interpretar desde distintas perspectivas. Por ejemplo, las redes bipartitas se suelen tratar en ecología como redes monocapa de tipo N, en las que el aspecto queda definido por el tipo de interacción (p. ej.: polinización, dispersión de semillas, parasitismo). Sin embargo, si definimos el aspecto de una red por los tipos de organismos que la forman, entonces podríamos definir esas mismas redes bipartitas (o multipartitas; Fig. 7A) como redes multicapa de tipo X con dos (o más) capas, cada una formada por un tipo distinto de organismos. La aproximación multicapa al estudio de sistemas ecológicos complejos puede progresar en ambas perspectivas dependiendo del problema que se aborde. La aproximación multiplex es especialmente útil en el estudio de patrones de cambio en la estructura de una misma red (p. ej.: cambios en el tiempo, en el espacio o a través de gradientes; Carstensen et al., 2014; Trøjelsgaard et al., 2015), o en el estudio de procesos en metacomunidades (Gravel et al., 2011; Trøjelsgaard & Olessen, 2016). Por su parte, la aproximación de red de redes se adapta mejor a problemas relacionados con la integración de múltiples tipos de organismos y distintos tipos de interacciones (Kéfi et al., 2015; Timóteo et al., 2022). Ambas perspectivas se pueden emplear en la detección de especies clave, pero en este capítulo emplearemos la aproximación de red de redes.

El equivalente de la matriz de adyacencia en redes multicapa es la matriz de supra-adyacencia (Fig. 8). En la matriz de supra-adyacencia, las filas y columnas se ordenan de forma que los nodos de cada capa aparezcan juntos. De esa forma, la matriz queda dividida en bloques situados en la diagonal, que corresponden cada uno a la matriz de adyacencia de una capa (por lo que contienen las conexiones intracapa), y bloques fuera de la diagonal que contienen las conexiones intercapa. Idealmente, el peso de todas las interacciones a_{ij} representadas en la matriz debería medirse en las mismas unidades de efecto *per cápita* de la especie *j* sobre la especie *i*. Esto no supone un problema añadido cuando se usa una aproximación multiplex, ya que, por lo general, se trata de medir la misma interacción en distintas circunstancias. Sin embargo, la aproximación de red de redes requiere estandarizar las medidas de peso de manera equiparable para distintas interacciones que suelen tener efectos *per cápita* muy dispares (p. ej.: polinización, herbivoría, micorrización), lo que resulta una tarea prácticamente inabarcable. En consecuencia, la matriz de supra-adyacencia es más frecuentemente de tipo cualitativo y, por tanto, el análisis de redes de redes se aborda generalmente mediante aproximaciones puramente topológicas.

Los descriptores topológicos que hemos comentado en redes monocapa (grado, centralidad, modularidad, SCC) pueden extrapolarse a redes multicapa. Sin embargo, su cálculo e interpretación debe ajustarse al tipo concreto de red multicapa que se esté empleando para describir el sistema. Por ejemplo, en el contexto de redes de redes, a cada nodo se le puede asignar un valor de grado global, un grado intracapa y tantos grados intercapa como capas haya en la red. Si, además, las conexiones son dirigidas, cada tipo de grado se puede dividir en sus componentes de entrada y de salida. Dado que no existe una manera simple de generalizar el uso e interpretación de estos descriptores a cualquier tipo de estructura multicapa, en este capítulo vamos a enfocarnos en dos tipos de redes SNX: (1) red planta-planta-polinizadores (Fig. 7C) y (2) red planta-planta-hongos (Fig. 7D). En cada una de estas redes hay una capa de interacciones de reclutamiento entre plantas (con interacciones SN) que está conectada por interacciones tipo X a una capa que contiene a las especies del otro grupo.

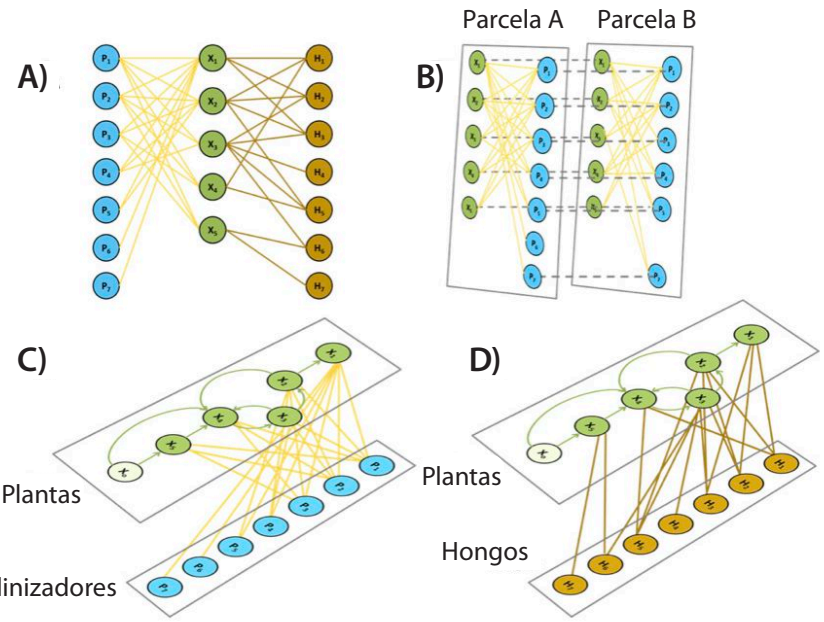


Figura 7. Combinaciones de las redes de la Figura 1 para formar distintos tipos de redes multicapa. A) Red multipartita polinizadores-plantas-hongos. Cada grupo de organismos puede considerarse como una capa. En este tipo de red solamente se tienen en cuenta las conexiones intercapa, que corresponden a las de las dos redes bipartitas que se han combinado. B) Red multiplex planta-polinizadores. En este ejemplo se habría obtenido la red bipartita en dos parcelas de un mismo hábitat. Prácticamente todas las especies están presentes en ambas parcelas, salvo el polinizador P_6 que no se detectó en la parcela B, y también se detectaron prácticamente las mismas interacciones. Las conexiones intercapa son de «acoplamiento», ligando la representación de cada nodo en las capas en que aparece. C) y D) Redes bicapa definidas por el tipo de organismo. La capa de plantas contiene conexiones intracapa que forman la red de reclutamiento (unipartita dirigida). La capa de polinizadores (C) o la de hongos (D) no contienen conexiones intracapa. Las conexiones intercapa corresponden a las redes bipartitas planta-polinizadores y planta-hongo.

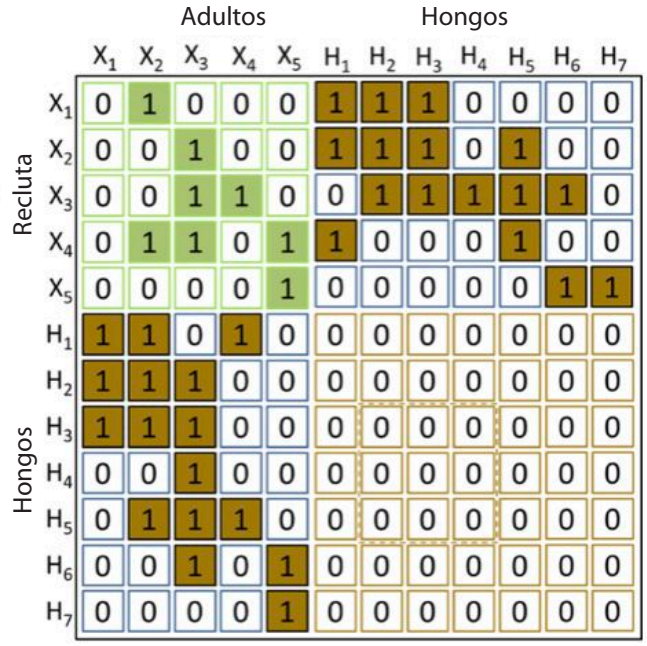


Figura 8. Matriz de supra-adyacencia de la red bicapa representada en la Figura 7D. Los bloques de celdas de la diagonal corresponden a las interacciones intracapa. En este ejemplo, las interacciones intracapa solamente aparecen en la red de reclutamiento, por eso hay 1s en el bloque superior izquierdo (interacciones adulto-recluta) y no en el inferior derecho (que corresponde a las interacciones hongo-hongo). Las interacciones intercapa aparecen en los bloques a ambos lados de la diagonal, que en este caso reflejan las interacciones planta-hongo. Como la red bipartita planta-hongos es de tipo no-dirigido, las interacciones planta-hongo aparecen de forma simétrica a ambos lados de la diagonal, reflejando la bidireccionalidad de la interacción.

2.2 Modelo acoplado de red de reclutamiento y red planta-polinizadores

Al acoplar múltiples redes se debe tener en cuenta cuáles son los objetivos que se pretenden abordar y cómo se integran los procesos que describen esas redes. Nuestro objetivo, al acoplar la red de reclutamiento con la red planta-polinizador, es identificar la posible existencia de especies de plantas que resulten clave para el mantenimiento de la riqueza de especies en la comunidad de polinizadores (también se podría explorar cómo contribuye cada polinizador al mantenimiento de la comunidad de plantas, pero, para no extendernos más, animamos a los lectores interesados a que reflexionen sobre esa perspectiva). Para abordar esta cuestión mediante una aproximación topológica, podemos realizar simulaciones de coextinción de plantas y polinizadores basadas en la estructura funcional de la red de reclutamiento (Fig. 5). Como vimos en la Figura 4B, una aproximación al sistema planta-polinizador como una red bipartita sugiere que se trata de un sistema bastante robusto, ya que solamente hay una especie de planta (X_1) cuya desaparición pueda desencadenar un evento de extinciones secundarias, y este solo afectaría a dos especies de polinizadores y a ninguna planta. Sin embargo, al incorporar las interacciones de reclutamiento, esta perturbación tiene más vías por las que difundirse a través del sistema. Así, en el ejemplo de la Figura

4B, la extinción de la planta X_4 en sí misma no daría lugar a la extinción de ningún polinizador, sin embargo, debido a que puede desencadenar una larga cadena de extinciones secundarias de otras plantas, su impacto potencial global (directo e indirecto) sobre la comunidad de polinizadores es el más alto (Fig. 9). La incorporación de interacciones intracapa en este ejemplo modifica la conclusión de que el sistema planta-polinizador es muy robusto frente a la extinción de plantas y permite identificar a una especie poco relevante desde el punto de vista de la polinización como clave para el sostenimiento del sistema.

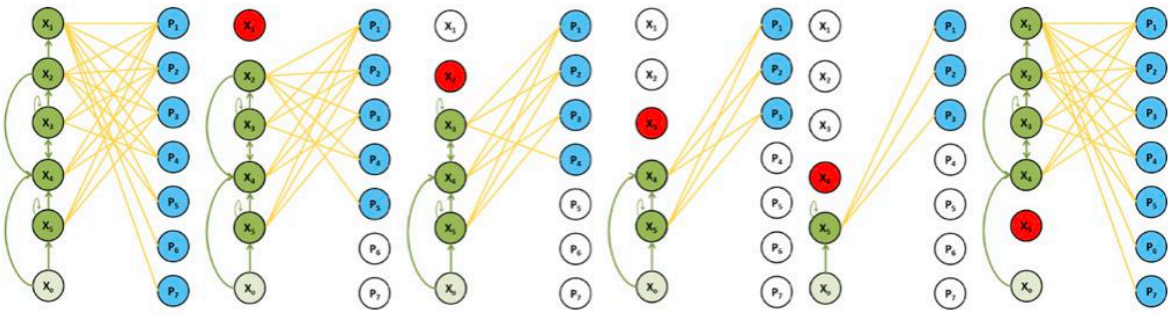


Figura 9. Análisis de coextinciones en la red bicapa planta-polinizadores descrita en la Figura 7C. La especie de planta extinta en cada simulación se indica en rojo y las extinciones secundarias en blanco. En la comunidad intacta pueden persistir todas las especies. La eliminación de la planta X_1 no supone la extinción secundaria de ninguna otra planta, pero sí de dos especies de polinizadores, lo que concuerda con el análisis basado en la red bipartita (Fig. 4B). Sin embargo, la extinción de las especies X_2, X_3 o X_4 desencadenaría una secuencia de extinciones de otras plantas que arrastrarían a su vez a la extinción a varias especies de polinizadores. Esto es especialmente extremo en el caso de la extinción de la especie X_4, que podría interpretarse como potencialmente clave en esta comunidad al provocar el mayor número de extinciones secundarias entre las plantas y los polinizadores.

2.3 Modelo acoplado de red de reclutamiento y red planta-micorrizas

La detección de potenciales especies clave en cualquier red mono o multicapa puede abordarse mediante modelos de coextinciones. No obstante, más allá de la extinción de especies, existen otros aspectos cualitativos de las redes que pueden ser relevantes en el estudio de especies clave. En el ejemplo anterior hemos visto que la estructura de la red de reclutamiento afecta al potencial de una planta como especie clave, tanto para otras plantas como para los polinizadores que dependen de estas. Por tanto, los factores que afecten a la estructura de la red de reclutamiento pueden tener efectos en cascada sobre los múltiples organismos que dependen de las plantas. Para explorar esta posibilidad podemos emplear la red de interacciones planta-planta-micorriza.

Los hongos micorrícicos (en adelante MF) son fundamentales para la gran mayoría de especies de plantas, a las que proporcionan un mejor acceso al agua y nutrientes del suelo. A cambio, las plantas proporcionan azúcares a los hongos. El establecimiento de la asociación con MF es fundamental para el éxito de reclutamiento, ya que el crecimiento y la supervivencia de las plantas jóvenes son particularmente sensibles a la escasez de agua y nutrientes. La mayoría de las especies de plantas pueden asociarse a docenas de especies de MF. Igualmente, un taxón de MF pueden asociarse con múltiples especies de plantas. Cabe esperar que una plántula recién germinada tenga más probabilidad de encontrar esporas o hifas de alguno de los MF con los que se asocia si crece cerca de una especie de planta que usa esos mismos MF. De esa forma, plantas que comparten MF deberían tender a reclutarse más una junto a la otra, que junto a plantas con las que no comparten MF. Visto desde el punto de vista del hongo, las especies de plantas que se asocian con el mismo MF deberían reclutarse más unas junto a las otras, que junto a plantas que no se asocian a ese MF. Esta última perspectiva nos puede permitir explorar la existencia de taxones de MF que pueden ser claves para la red de reclutamiento.

Cada taxón H_i de la capa de MF está asociado a un subconjunto de plantas de la capa RN. Este subconjunto forma el «vecindario» (*neighborhood*) de H_i en la capa RN (Fig. 10). Si las interacciones entre plantas de un vecindario se ven favorecidas, entonces la conectancia entre ellas (i. e. el número de conexiones existentes respecto al máximo posible) debería ser mayor que su conectancia con especies que no pertenecen al vecindario. Un diferencial positivo entre estas dos conectancias indicaría que H_i contribuye a estructurar la red de reclutamiento al aumentar la conectancia entre las plantas de su vecindario. Un taxón de MF que sea potencialmente clave para la estructura de la RN debe tener un diferencial más alto de lo que cabría esperar en un MF que interactuara con el mismo número de plantas que él (i. e. que tenga su mismo grado), pero elegidas al azar en la RN. Este razonamiento puede plasmarse en forma de modelo nulo que permite identificar potenciales taxones clave. En la red de nuestro ejemplo, el nodo H_5 no destaca por su grado (Fig. 1C), ni su desaparición daría lugar a la extinción de ninguna especie de planta y, sin embargo, es el que tiene el mayor potencial de afectar a la estructura de la RN, por lo que cambios en su abundancia podrían dar lugar a cambios en la dinámica de la comunidad vegetal, siendo, por tanto, una especie potencialmente clave. Es más, al formar micorrizas con la especie de planta X_4, potencialmente clave en la red multicapa de reclutamiento y polinización, el efecto de su eliminación (no simulado aquí) podría propagarse hacia arriba, generando una cascada de extinción que afectara también a los polinizadores, reforzando su rol de hongo clave en la comunidad.

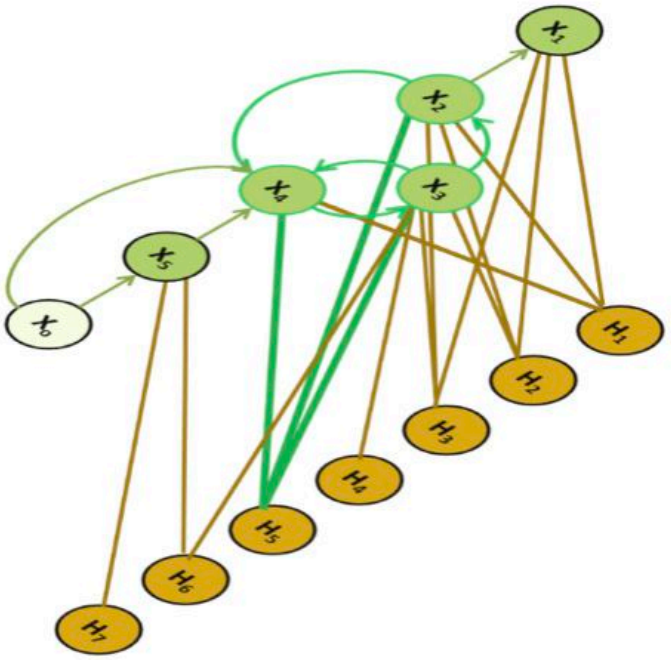


Figura 10. Análisis de la influencia de los hongos en la estructura de la red de reclutamiento descrita en la Figura 7D. El vecindario de cada nodo lo forman las plantas con las que interactúa. En este ejemplo, el vecindario del hongo H_5 lo forman las plantas X_2, X_3 y X_4. Si estas plantas interactúan más entre ellas que con plantas de fuera del vecindario, entonces es posible que el hongo H5 influya en la estructura de la red de reclutamiento y, por tanto, en la dinámica de la comunidad de plantas, adquiriendo por tanto un potencial rol de especie clave.

3. Líneas de avance

El análisis de redes ecológicas proporciona un marco teórico y analítico que se ajusta de forma natural al problema de la identificación de potenciales especies clave. No obstante, para que las conclusiones basadas en esta aproximación puedan llegar a aplicarse, es necesario avanzar en varias direcciones. Por un lado, es fundamental definir los descriptores de red más adecuados para la identificación de especies clave o desarrollar nuevos descriptores específicos para este fin. En este sentido, los descriptores deben estar respaldados por (o derivarse de) modelos de dinámica específicos de los sistemas ecológicos concretos a los que se apliquen. Por otro lado, también resulta crítico ajustar el diseño de los métodos de muestreo de interacciones a las necesidades particulares de las redes que se estudian, especialmente en el caso de redes de redes, ya que pueden combinar interacciones de distinta naturaleza. Idealmente, el modelo teórico de dinámica del sistema de estudio debe dictar el tipo de peso más adecuado para caracterizar la fuerza de las interacciones (o, en su defecto, un subrogado apropiado) y este, a su vez, determinará el diseño del muestreo de campo que se emplee. También es importante en este sentido que la caracterización del sistema sea lo más exhaustiva posible, de forma que la red empírica incluya el mayor número

posible de especies y sus conexiones. Una red muy incompleta puede dar lugar a conclusiones erróneas, por más sofisticados que sean los análisis que se empleen en su estudio. Finalmente, también es necesario desarrollar estudios que permitan verificar empíricamente las predicciones del análisis de redes. Por su propia naturaleza, el estudio de especies clave no se presta a su verificación por métodos experimentales, por lo que resulta imprescindible generar predicciones que resulten verificables por procedimientos puramente observacionales. No obstante, existe un enorme potencial para la verificación experimental de las predicciones del análisis de redes mediante estudios realizados con sistemas ecológicos integrados por organismos cultivables (p. ej.: hongos, bacterias, protozoos, insectos, plantas anuales).

El estudio de redes ecológicas (más allá de las redes tróficas) es un campo de investigación joven que sigue en pleno desarrollo, dominado por estudios descriptivos y teóricos. El siguiente paso debe encaminarse hacia su aplicación a la resolución de problemas concretos. Pero antes de dar ese paso, es necesario que las bases teóricas, analíticas y metodológicas de este campo sean suficientemente sólidas.

Agradecimientos

Las ideas plasmadas en este trabajo se han desarrollado gracias a la financiación de los Programas Estatales de I+D (MCIN/AEI/ 10.13039/501100011033; proyectos CGL2015-69118-C2-2-P y PGC2018-100966-B-I00), del Programa Operativo FEDER Andalucía 2014-2020 (proyecto FEDER-UJA 2018/1261180) y del Programa Operativo Plurirregional de España (POPE) 2014-2020 (proyecto LifeWatch ERIC – SUMHAL, LIFEWATCH-2019-09-CSIC-13; WP05 y WP09), todos ellos cofinanciados por fondos FEDER «Una manera de hacer Europa».

CAPÍTULO

3



MODELO PARA LA PÉRDIDA DE INTERACCIONES Y DE FUNCIONES ECOSISTÉMICAS

Andrea Cocucci[1] *
José María Gómez Reyes[2]
Julio Alcántara[3]

La imagen muestra un esfíngido *Agrius cingulata* en la leguminosa *Bauhinia mollis*.

[1] Laboratorio de Ecología Evolutiva y Biología Floral, IMBIV, UNC, CONICET, FCEFyN, Av. Vélez Sársfield 1611, X5016GCA, Córdoba, Argentina.
[2] Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA-CSIC), Carretera de Sacramento s/n, La Cañada de San Urbano, Almería, 0-4120, España.
[3] Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén, Jaén, España.
* Autor de correspondencia. Email: aacocucci@imbiv.unc.edu.ar

Resumen

El cambio en la riqueza biológica de los ecosistemas es uno de los fenómenos más notables y de influencias más profundas producidos por la modificación del hábitat a nivel local y global. Tradicionalmente, los estudios sobre el cambio en riqueza biológica se han centrado en registrar y reconocer las causas del cambio en número de especies de una cierta región. Sin embargo, cada vez es más evidente que la riqueza de especies es apenas una de las dimensiones de sistemas más complejos con propiedades emergentes, es decir, que no pueden ser definidos ni comprendidos solamente como la suma de sus partes. Muchas de las propiedades emergentes de los ecosistemas (como su estabilidad y dinámica temporal o su productividad) resultan de que unas especies pueden afectar a otras de forma positiva o negativa a través de interacciones ecológicas. Así, viene iluminándose con creciente claridad que las interacciones pueden considerarse como entidades propias y objetivas de los ecosistemas, cuyas propiedades y dinámicas son tan importantes para comprender el funcionamiento de los ecosistemas como lo son las propiedades y dinámicas de las especies o de los elementos abióticos del mismo. Precisamente, son las interacciones entre especies más que las especies aisladamente las que nos informan sobre cómo funcionan los ecosistemas y dónde se encuentran sus vulnerabilidades frente a los cambios en el hábitat. En el presente capítulo analizamos cómo se relacionan la riqueza de especies y de interacciones, y cómo ambas se traducen en funciones ecosistémicas.

Introducción

El número de interacciones en una comunidad ecológica es una medida de riqueza y esta es proporcional y recíprocamente dependiente de la riqueza de especies de la misma comunidad. Por lo tanto, la riqueza de especies puede ser vista como una dimensión de la riqueza de interacciones y viceversa, siempre que sepamos cómo ambas riquezas se interrelacionan. Si contáramos con conocimiento sobre estas interrelaciones, sería posible comprender cómo la riqueza de interacciones cambiaría en función de cambios en la riqueza de especies. Así, sería posible estimar si la riqueza de interacciones observadas en una comunidad es mayor o menor que la esperada por la riqueza de especies. Más aún, sería posible analizar cómo se verían afectadas las funciones ecosistémicas conforme a la variación en riqueza de especies e interacciones. Esta aproximación ya ha sido adelantada por Valiente Banuet et al. (2014), quienes presentaron un modelo que permite estimar los cambios en la riqueza de interacciones en comunidades ecológicas en función de cambios en la riqueza de especies. Aquí pretendemos presentar cuál ha sido la línea de pensamiento para llegar a dicho modelo, que antes desarrollamos abreviadamente.

1. Inequidad de la riqueza

Cambios progresivos en riqueza tanto de especies como de interacciones pueden visualizarse con una óptica similar a la adoptada para representar la distribución progresiva de riqueza de participantes en otros sistemas. La distribución de tamaño o de éxito reproductivo, como medidas de riqueza en una población de organismos, o la distribución de afluencia monetaria, como medida de riqueza, esta vez en una sociedad de personas, representan ejemplos de aquello. La distribución tanto del tamaño como del éxito reproductivo en una población biológica o de la afluencia de personas y grupos de personas en una sociedad suele visualizarse representando la riqueza acumulada (en tamaño, progenie o caudales) en función de un orden progresivo de riqueza de los miembros que componen el conjunto. En tales representaciones, la distribución de la riqueza será perfectamente equitativa entre los miembros del conjunto si la riqueza acumulada es directamente proporcional al orden progresivo de riqueza de los miembros. En tales casos, cada individuo de una población biológica o cada miembro de una sociedad aporta idéntica cuota de riqueza al conjunto. Si se traslada este principio a las comunidades ecológicas, donde la cantidad de interacciones que una especie establece con otras puede ser una medida de riqueza, cada especie aportaría al conjunto el mismo número de interacciones. Si, en cambio, cuando se presenta variación dentro del conjunto en las medidas de riqueza, dicha distribución abandona el patrón de perfecta equidad, ya que individuos mayores en el orden progresivo aportan a la riqueza acumulada del conjunto una cuota de riqueza desproporcionadamente superior que los individuos de orden inferior. En comunidades ecológicas de especies interactuantes se produce precisamente esta situación, ya que las distintas especies tienen todas un número de compañeros de interacción distinto y, en consecuencia, muestran comúnmente diferencias muy sustanciales en el número de interacciones (Fig. 1). Por lo tanto, suele existir una marcada inequidad en la distribución de interacciones entre especies de una comunidad.

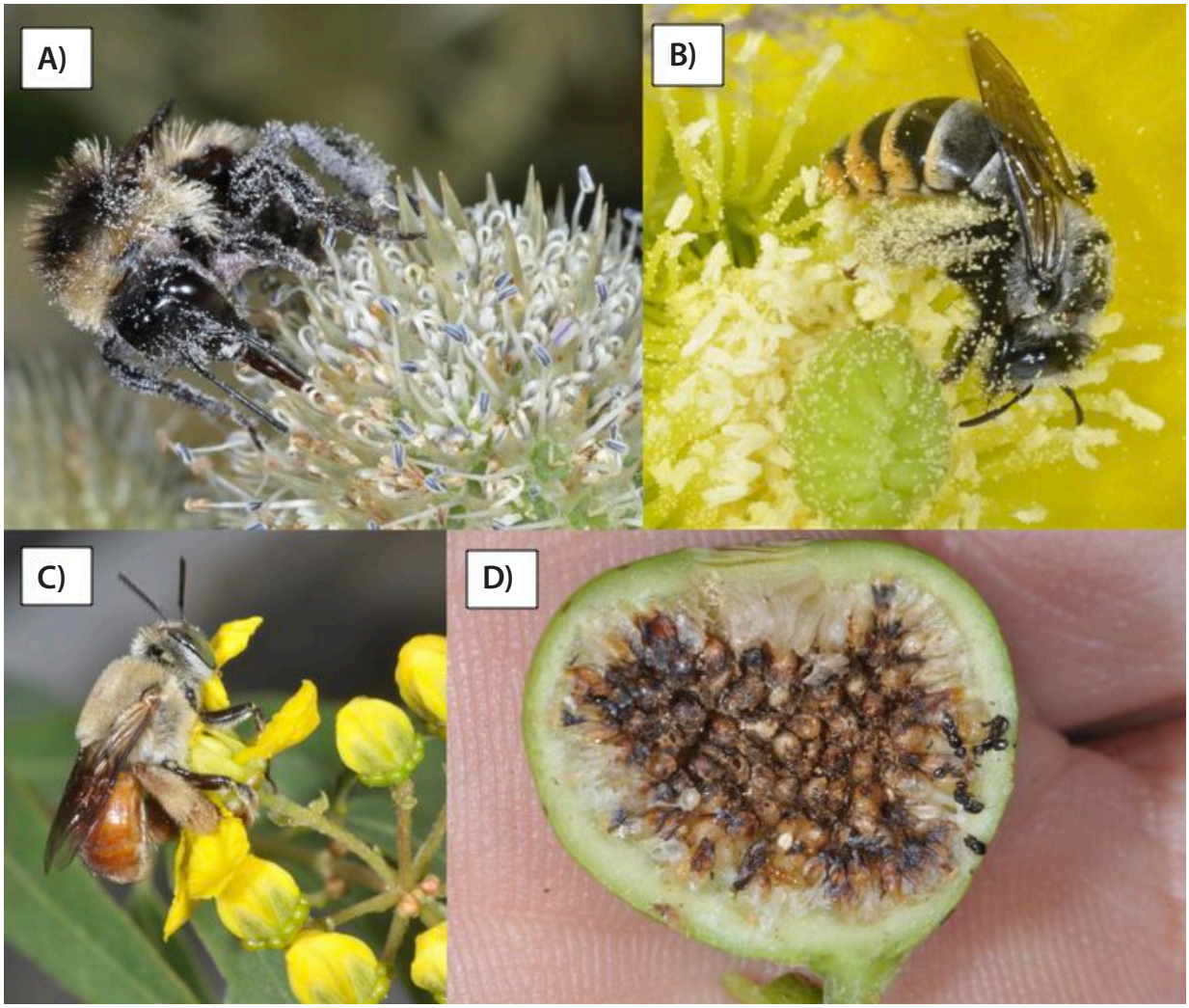


Figura 1. Las especies en una comunidad ecológica varían considerablemente en la amplitud de sus interacciones con otras especies desde supergeneralistas a superespecialistas. Por lo tanto, la extirpación de una especie no tendrá el mismo impacto que la extirpación de otra en lo que respecta a la riqueza de interacciones del conjunto y de las funciones ecosistémicas que ese conjunto provee. Por ejemplo, en una red de interacciones bipartita, polinizadores generalistas pueden interactuar con plantas generalistas, como *Bombus opifex* y *Eryngium ferox* (A); especies de polinizadores como *Ptilothrix tricolor* pueden alimentarse solo de cactáceas del género Opuntia (B) aunque la cactácea pueda ser polinizada por especies de abejas de amplio espectro taxonómico; una planta especialista, como la *malpighiacea Heteropteris* (C), puede depender de una sola especie de abeja, como *Centris trigonoides*, que poliniza numerosas plantas (C); finalmente, una planta como *Ficus luschnathiana* puede depender solamente de una especie de avispa del higo (Agaonidae), cuya única fuente de alimento es esta especie de higo (D). En unos casos, la pérdida de especies repercutirá en cascada disminuyendo aceleradamente la riqueza de interacciones del conjunto y de las funciones que en conjunto prestan; en otros, las pérdidas no tendrán repercusiones extensivas al conjunto, pero podrán ser irremplazables en la provisión de interacciones y funciones.

En el terreno de las ciencias económicas se adoptaron tempranamente aproximaciones para el estudio de la inequidad que vienen siendo usadas universalmente (Lorenz 1905; Gini 1912; Sen 1973; Dagum 1980). Entre dichas aproximaciones de la economía, en el ámbito de poblaciones en biología, se han adoptado las «curvas de Lorenz» para estudiar, la demografía en inequidades de tamaño (Weiner & Solbrig 1984; Heywood 1986; Knox et al. 1989; Preston 1998) y, en ecología de poblaciones, inequidades reproductivas (Shumway & Koide 1995). En ecología de comunidades, esta aproximación fue adoptada recientemente por Valiente Banuet et al. (2014). Una curva de Lorenz representa la riqueza acumulada en función del orden ascendente de riqueza individual en la población. Si la riqueza acumulada y el número de individuos en el orden de riqueza se representan como una proporción o un porcentaje del total, entonces la curva de perfecta equidad es una recta de pendiente igual a uno y ordenada al origen igual a cero, y la inequidad se expresa como desviaciones de esa curva (Fig. 2). Está implícita esta noción de inequidad en el lenguaje corriente cuando se dice, por ejemplo, que una fracción muy pequeña de una sociedad acumula una cantidad desproporcionada de la riqueza de dicha sociedad. Más formalmente, la inequidad suele expresarse con el índice de Gini: la diferencia en áreas por debajo de la curva, entre la curva de perfecta equidad y la curva empírica de equidad.

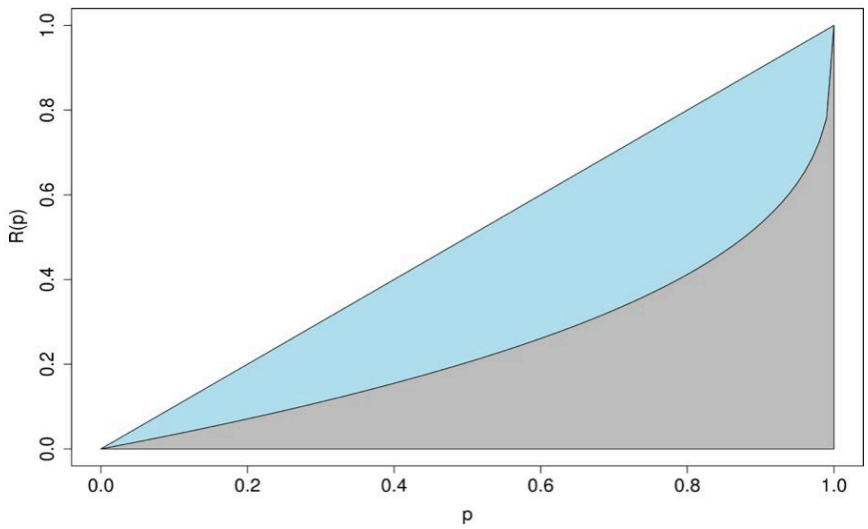


Figura 2. Curvas de Lorenz donde se representa la riqueza acumulada, $R(p)$, en función del orden relativo de riqueza (p). La línea recta corresponde a una curva de perfecta equidad y la curva, a una curva inequitativa. La inequidad puede representarse como índice de Gini (área celeste), que es la diferencia entre las integrales de ambas curvas. La función para ambas curvas es $R(p) = 1-(1-p)^{\alpha}$, donde $\alpha = 0$ es para la curva de perfecta equidad y $\alpha = 0{,}33$ para el ejemplo de inequidad.

2. De inequidad a pérdida de riqueza

La función de la curva de Lorenz se puede expresar para la riqueza relativa, ***R***, en función de la proporción ***p*** del orden creciente de riqueza de la siguiente forma:

$$R(p) = 1\ (1 - p)^{\alpha} \qquad (1)$$

donde α representa la pendiente de la curva de inequidad (Fig. 2; Gastwirth 1972). La variable ***p***, que adopta valores entre cero y uno, puede bien representar un orden creciente de riqueza entre individuos de un conjunto o bien una dimensión progresiva asociada a la riqueza como incremento en área geográfica. El valor predictivo de esta función ha sido ampliamente validado con datos empíricos que describen la relación entre riqueza de especies y área, como dimensión (inversa) de la pérdida de hábitat (He & Hubbell 2011). En ese caso, ***R*** sería el número de especies y ***p*** un orden creciente del área proporcional respecto a un área de referencia de valor 1.

Con el fin de estimar cambios de riqueza de especies y de interacciones en escenarios de deterioro de hábitat, resulta más apropiado representar la dimensión de cambio como un eje de pérdida de hábitat desde un estado prístino, donde la pérdida o degradación de hábitat es igual a cero, hasta un estado de pérdida o degradación completa, donde la pérdida de hábitat es igual a uno. Así, invirtiendo ***p*** en la ecuación 1, obtenemos la siguiente forma de la curva de Lorenz.

$$R(x) = (1 - x)^{\alpha} \qquad (2)$$

donde ***x*** corresponde a un eje de pérdida ambiental. De esta manera, α representa la pendiente de extinción de especies a través del eje de pérdida de hábitat. El eje de pérdida de hábitat puede representar muchas formas de deterioro o degradación ambiental (no solamente pérdida de área), como grado de fragmentación, fracción de extinción, grado de aislamiento, intensidad de intervención, entre otras.

Como la riqueza relativa, ***R(x)***, es directamente proporcional a la riqueza absoluta de especies, ***S(x)***, podemos escalar ***R(x)*** respecto a la riqueza absoluta de especies de la siguiente manera:

$$S(x) = S_0\ (1 - x)^{\alpha} \qquad (3)$$

donde S_0 representa la riqueza absoluta (número observado de especies) en el estado prístino (Fig. 3).

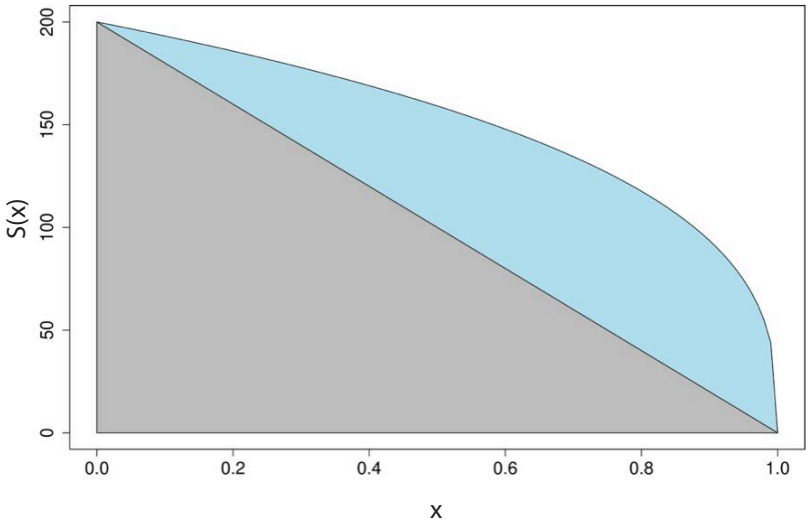


Figura 3. Curvas de pérdida de especies, $S(x)$, en función de un eje de pérdida de hábitat, x, que varía entre el estado prístino, $x=0$, y el estado de pérdida completa de hábitat, $x=1$. Las funciones de estas curvas provienen de invertir la ecuación de Lorenz y de reemplazar la riqueza por el número de especies en una comunidad ecológica. En el presente ejemplo, el número de especies en la comunidad en estado prístino, $S_{0'}$ es arbitrariamente 200 y la función de la pérdida de especies se define como $S(x) = S_0 \cdot (1 - x)^b$, donde $b = 1$ para la situación teórica en la que la pérdida de especies es inversamente proporcional a la pérdida de hábitat, y $b = 0.33$ para un ejemplo realista de pérdida de especies.

3. Relación entre riqueza de especies y de interacciones

Con el fin de lograr una representación de cómo los patrones de extinción de especies se asocian con la extinción de interacciones en comunidades, es necesario traducir la riqueza de especies en riqueza de interacciones a través del eje de pérdida de hábitat. La relación entre la riqueza de especies, S, y el número de interacciones, L, en una comunidad fue propuesta por May (1973) de la siguiente manera:

$$L = a \cdot S^b \qquad (4)$$

Consecuentemente, en un escenario donde la riqueza de interacciones varía en función de la riqueza cambiante de especies, obtenemos

$$L(x) = a \cdot S(x)^b \qquad (5)$$

Por otro lado, en cualquier punto dado del eje de pérdida de hábitat, k representa el número de interacciones *per cápita* (por especie), que también se conoce como densidad de interacciones o el grado medio en una red de interacción, y está dado por

$$k = \frac{L}{S} \qquad (6)$$

Si k, a su vez, varía en función del número tanto de interacciones como especies, podemos combinar las ecuaciones 3 y 5 como

$$k(x) = \frac{L(x)}{S(x)} \qquad (7)$$

En una comunidad prístina, es decir, cuando $x = 0$, el número inicial de especies, $S(0)$, es igual a S_0 y el número inicial de interacciones, $L(0)$, se obtiene de la ecuación 4 como $a \cdot S_0^b$. Consecuentemente, la densidad de interacciones en la comunidad prístina, k_0, está dada según la ecuación 7 por

$$k_0 = \frac{a \cdot S_0 \cdot b}{S_0} \text{ o bien } \qquad k_0 = a \cdot S_0^{\,b-1} \qquad (8)$$

por lo tanto, resulta que el valor de α es

$$\alpha = \frac{k_0}{S_0^{b-1}} \quad \text{o bien} \quad \alpha = \frac{k_0 \cdot S_0}{S_0^b} \qquad (9)$$

donde la cantidad $k_0 \cdot S_0$ o L_0 corresponde a la riqueza de interacciones en el estado prístino.

Cuando se sustituye el parámetro α en las ecuaciones 5 y 7, obtenemos respectivamente la función de disminución de la riqueza de interacciones:

$$L(x) = k_0 \cdot S_0 \cdot (1 - x)^{\alpha \cdot b} \quad \text{o bien} \quad L(x) = L_0 \cdot (1 - x)^{\alpha \cdot b} \qquad (10)$$

y la función de pérdida de interacciones *per cápita*

$$k(x) = k_0 \cdot (1 - x)^{\alpha \cdot (b-1)} \qquad (11)$$

A su vez, de la ecuación 10 es posible resolver la relación que muestra cómo la riqueza de especies depende de la riqueza de interacciones:

$$S(x) = S_0 \cdot \left(\frac{L(x)}{L_0}\right)^{\frac{1}{b}} \qquad (12)$$

4. Pérdida pasiva de interacciones

De la ecuación 10 se desprende que, cuando $b = 1$, la riqueza de interacciones es proporcional a la riqueza de especies con la densidad inicial de interacciones (o interacciones *per cápita* en el estado prístino), k_0 como constante de proporcionalidad:

$$L(x) = k_0 \cdot S(x), \text{ para b = 1} \qquad (13)$$

Esto significa, por un lado, que mientras b sea igual a 1, por cada especie extirpada de una comunidad se extingue con ella un número constante de interacciones y, por otro, que $S(x)$ y $L(x)$ solamente difieren en escala. Bajo esta premisa, el patrón acumulativo de interacciones, $L(x)$, a lo largo del eje de pérdida de hábitat sería impulsado solamente por una pérdida pasiva de interacciones, es decir, una función de riqueza de interacciones esperada bajo la suposición de que cada especie extirpada resulta en el mismo número de interacciones extinguidas. Modelos que se desvían en exceso o defecto de la pérdida pasiva pueden ser representados como incrementos o disminuciones en la velocidad de pérdida pasiva de interacciones como $b = 1 + \delta$. Así, obtenemos de las ecuaciones 10 y 11:

$$L(x) = L_0 \cdot (1 - x)^{\alpha \cdot (1 + \delta)} \qquad (14)$$

y

$$k(x) = k_0 \cdot (1 - x)^{\alpha \cdot \delta} \qquad (15)$$

respectivamente para las funciones de riqueza de interacciones y densidad de interacciones (Figs. 4 y 5). Estas formas de las funciones son útiles para distinguir si la extirpación de especies por pérdida de hábitat repercutiría desacelerando o acelerando la pérdida de especies.

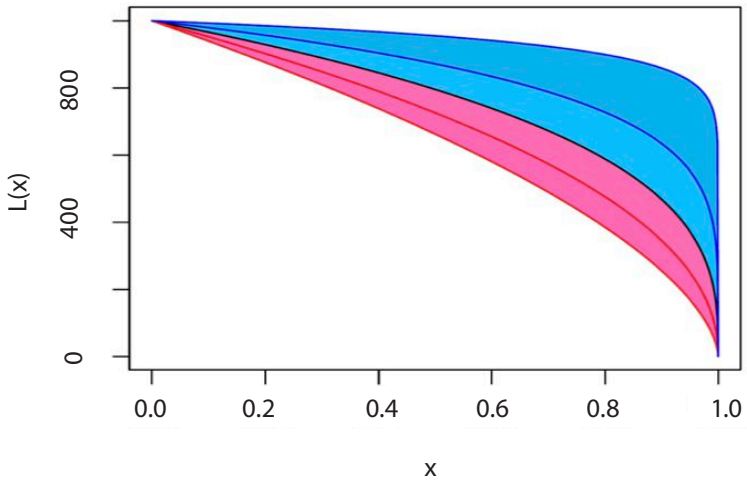


Figura 4. Curvas de extinción de interacciones, $L(x)$, en función del eje de pérdida de hábitat, x, para escenarios en que la velocidad de pérdida de interacciones es acelerada (en rojo $0 < \delta > 0.4$ y $0.4 < \delta > 0.8$) o desacelerada (en azul y $0 > \delta > 0.4$ y $0.4 > \delta > 0.8$) respecto a la pérdida pasiva de especies (línea negra).

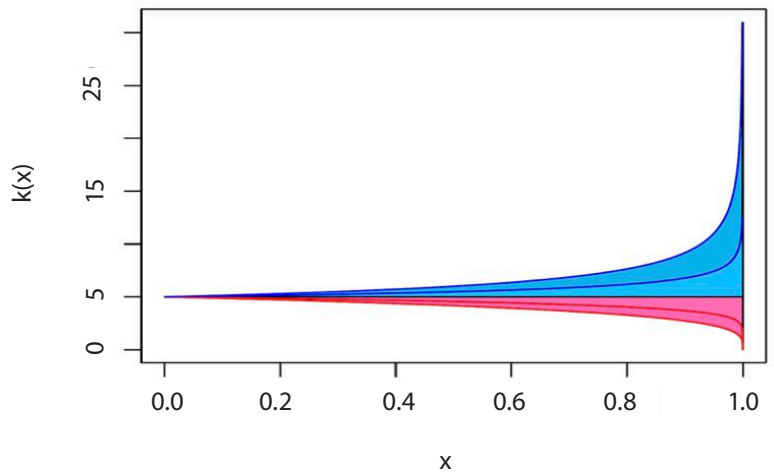


Figura 5. Interacciones *per cápita*, $k(x)$, en función del eje de pérdida de hábitat, x, para los mismos escenarios de la Figura 4.

5. El significado de delta, desviaciones respecto a la pérdida pasiva y balance de interacciones o especies

Contrariamente a la pérdida pasiva de especies (cuando $\delta = 0$), la pérdida de especies puede conducir a una reducción o a un aumento de la densidad media de interacciones resultando $\delta > 0$ o $\delta < 0$ respectivamente. Escenarios de pérdida pasiva suponen que la pérdida de conexiones no transmite más pérdidas de interacciones ni estimula la creación de nuevas interacciones, por lo que no se altera la base de interacciones *per cápita*. Sin embargo, se predicen modelos de aceleración ($\delta > 0$) o de resistencia ($\delta < 0$) a la pérdida de interacciones cuando la pérdida de especies transmite más pérdida o estimula la creación de conexiones.

Definimos el balance de interacciones, $\Delta L(x)$, en una comunidad con cierto grado de pérdida de hábitat al número de interacciones en exceso o déficit con respecto al número de interacciones esperadas bajo una pérdida pasiva (directamente proporcional) de interacciones. El balance de interacciones (déficit y superávit) se calcula como riqueza de interacciones observadas en el estado menos la riqueza pasiva en el mismo estado como sigue:

$$\Delta L(x) = L_0 \cdot (1 - x)^{\alpha \cdot (1 + \delta)} - L_0 \cdot (1 - x)^{\alpha}$$

o

$$\Delta L(x) = L_0 \cdot (1 - x)^{\alpha} \cdot ((1 - x)^{\alpha \cdot \delta} - 1) \qquad (16)$$

El balance de especies representa la cantidad de especies perdidas o retenidas debido a los efectos del déficit o superávit de interacciones, y puede ser calculado a partir de la ecuación 12 como

$$\Delta S(x) = S_0 \cdot (1 - x)^{\alpha} \cdot L_0 \cdot ((1 - x)^{\alpha \cdot \delta} - 1)$$

o

$$\Delta S(x) = S(x) \cdot ((1 - x)^{\alpha \cdot \delta} - 1) \qquad (17)$$

Así, de las ecuaciones 7 y 17, se obtiene el balance de especies en función del balance de interacciones:

$$\Delta S(x) = \frac{\Delta L(x)}{k_0} \qquad (18)$$

Esta dimensión ΔS nos informa sobre el número de especies perdidas o retenidas como consecuencia de una pérdida acelerada o desacelerada de interacciones (Figs. 6 y 7).

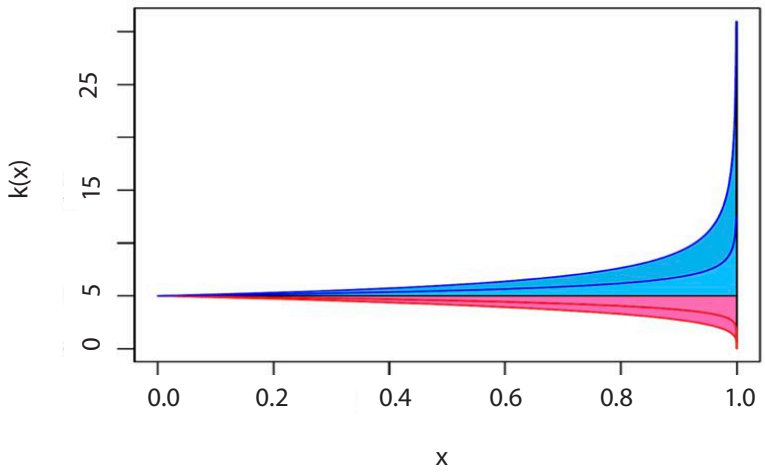


Figura 6. Balance de interacciones, $\Delta L(x)$, obtenido como la diferencia entre el número de links observados menos el número de links esperados bajo el supuesto de pérdida pasiva de especies e interacciones. Las líneas verticales negras indican los puntos críticos a partir de los cuales en un proceso de pérdida de hábitat se precipita la pérdida de interacciones.

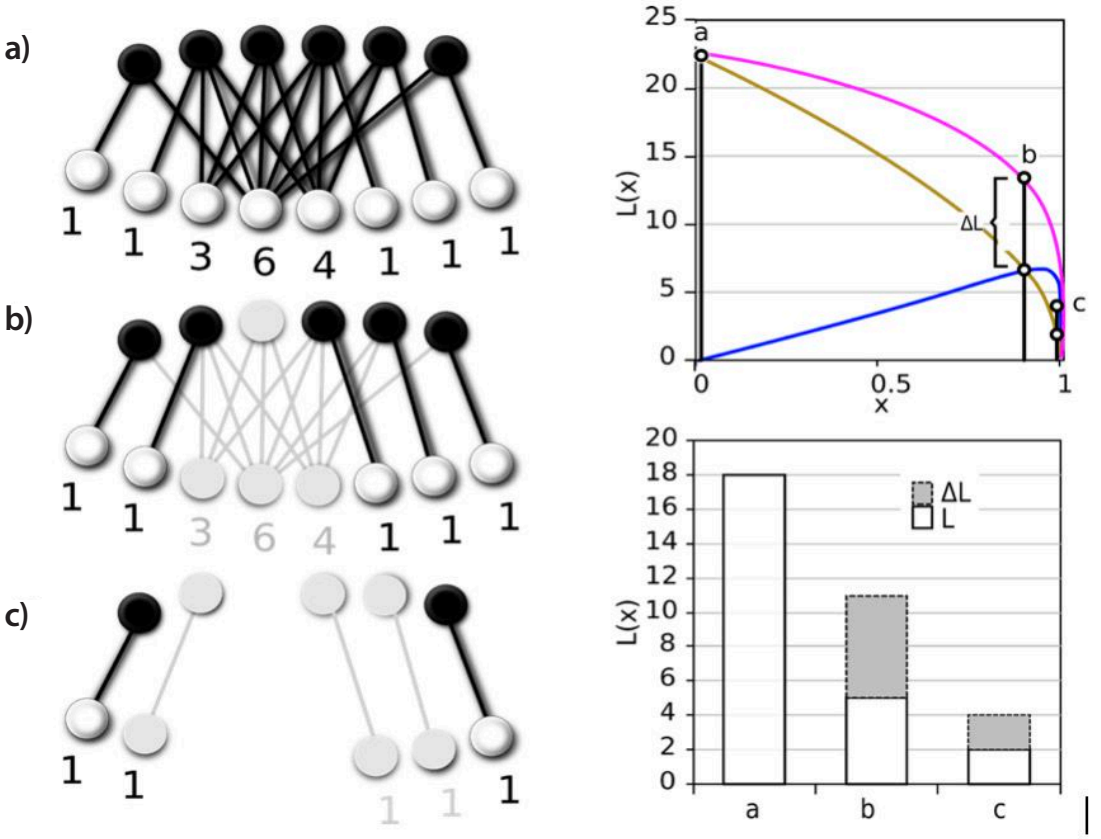


Figura 7. Patrón de pérdida de interacciones $L(x)$ y balance de interacciones, $\Delta L(x)$, en una red bipartita que experimenta la extirpación de las especies comenzando por las más conectadas. La columna de la izquierda ilustra las interacciones conservadas (líneas oscuras) y las extintas (líneas grises) en tres estados de degradación (a, b y c) a lo largo del proceso de pérdida de hábitat presentado en la segunda columna arriba. En el gráfico superior, la línea fucsia modela la pérdida pasiva de interacciones; la línea parda modela la pérdida real de interacciones y la línea azul modela el balance de interacciones. En el gráfico inferior, en la segunda columna figuran el número de interacciones resultantes de la pérdida pasiva (barras blancas) y el balance de interacciones (gris) en los tres estados de degradación.

6. Puntos críticos en el balance de interacciones

La función de balance de interacciones (ecuación 16) produce una curva con un solo máximo o mínimo. Los puntos del eje en los cuales se localizan estos máximos o mínimos representan estados críticos en la pérdida de hábitat a partir de los cuales tendría lugar una súbita pérdida de resistencia de las interacciones (en sistemas con balance positivo) o donde solo permanecerían las interacciones más resistentes (en sistemas con balance negativo) (Valiente Banuet et al. 2014, Fig. 6). Esos puntos se localizan donde la derivada primera de $\Delta L(x)$ es igual a cero. Es decir:

$$\frac{d}{dx}\Delta L = 0 \qquad (19)$$

A partir de la ecuación 19 dichos puntos críticos, x^*, resultan según álgebra no presentada aquí como

$$x^* = 1 - e^{\frac{\ln \cdot \left(\frac{1}{1+\delta}\right)}{\alpha \cdot \delta}} \qquad (20)$$

7. Pérdida de interacciones y deterioro funcional

Se ha señalado repetidamente la necesidad de centrar la mirada de la conservación en los vínculos riqueza específica - función ecosistémica y que la salud de estas funciones depende de mantener la biodiversidad (Chapin et al. 1997; 1998; Tilman et al. 1997; Edwards & Abivardi 1998; Schwartz et al. 2000). Los ecosistemas prístinos mantienen la funcionalidad de los procesos ecosistémicos comúnmente a través de la interacción de numerosas especies nativas. Con anterioridad a Valiente et al. (2014) se adoptaron modelos diversidad-función ecosistémica sin prestar atención explícita a la asociación entre diversidad de especies e interacciones (Schwartz et al. 2000).

Schwartz et al. (2000) proponen que la relación entre diversidad y función ecosistémica puede básicamente adoptar dos formas: lineales o curvilíneas. La relación lineal supone que todas las especies son igualmente importantes para mantener en plenitud las funciones ecosistémicas. La relación curvilínea, en cambio, supone que las funciones ecosistémicas se saturan a niveles bajos o intermedios de biodiversidad porque habría especies al interior de las comunidades que no proveen una contribución adicional a las funciones provistas por otras especies. Los inventarios realizados sugieren que la segunda opción sería la más esperable (Schläpfer 1999).

Ello se explicaría, al menos en parte, porque una función ecosistémica focal es comúnmente provista por una o pocas especies dominantes, por lo que la relación riqueza-función se satura a niveles muy bajos de diversidad.

La relación entre riqueza de especies y función ecosistémica ha sido modelada por Tilman et al. (1997b) y la relación entre diversidad y estabilidad de ecosistemas, como medida de función, ha sido modelada por Doak et al. (1998) y Tilman et al. (1998). Tillman et al. (1997), modelando competencia por recursos, resuelven una función asintótica en la cual la utilización completa del recurso se satura a un bajo nivel de diversidad específica, como se señaló arriba.

Los servicios ecosistémicos evaluados suelen ser visualizados como contribuciones de las especies (biomasa, cantidad de algún nutriente y similares) y no de interacciones entre especies. Sin embargo, a menudo subyacen a dichos servicios interacciones entre especies (por ej. organismos del suelo y plantas facilitadoras de otras plantas); y los servicios como la producción de semillas por polinización y la dispersión de frutos son más evidentemente dependientes de interacciones entre especies que de las especies aisladas. En efecto, muchos tipos de interacciones como las de polinización, dispersión de semillas, facilitación y competencia entre plantas, planta-hormiga, entre otras, han sido señaladas como servicios ecosistémicos relevantes (Kremen et al. 2007; Valiente-Banuet et al. 2014).

Al centrar la perspectiva en las interacciones, la función provista por un ecosistema es el resultado acumulado de las funciones individuales que cada interacción aporta. Pero no todas las interacciones aportan en igual cuantía a la funcionalidad del conjunto. El aporte de cada interacción es dependiente de la manera en que se vinculan las especies entre sí en el concierto de todas las interacciones. Se reconocen tres funcionalidades para las interacciones: aditiva, redundante y clave (*key stone*).

Las interacciones aditivas aportan singularmente a la funcionalidad del conjunto, por lo que el agregado o la extirpación de este tipo de interacciones cambia la funcionalidad del ecosistema en relación proporcional al número de especies que cambian. Tal es el caso de interacciones que unen especies especialistas, es decir, especies cuyo único vínculo en la red es el que las une. Si todas las interacciones fueran de este tipo, la relación entre funcionalidad y riqueza de interacciones sería lineal.

Las interacciones claves aportan funcionalidad al ecosistema de una forma desproporcionada respecto a la abundancia de las especies que interactúan (Fig. 8). Las interacciones claves, en conjunto, vinculan especies

supergeneralistas con el resto de las especies que son menos generalistas. Estas interacciones tienden a establecerse o perderse en conjunto cuando el supergeneralista es agregado o extirpado. Por lo tanto, la funcionalidad también cambia desproporcionadamente.

Las interacciones redundantes son reemplazables y no producen un cambio en la funcionalidad cuando son agregadas o extirpadas al sistema, ya que su función también es aportada por otras interacciones. Este tipo de interacciones representaría la contrapartida de las interacciones claves, ya que vincula generalistas con especialistas.

Como —por lo antes expuesto— podemos modelar las funciones tanto de riqueza de interacciones como de riqueza funcional es posible, a partir de la función de pérdida de interacciones a lo largo del eje de pérdida de hábitat, traducir la pérdida de interacciones en pérdida funcional (Valiente Banuet et al. 2014). La interrelación entre riqueza de interacciones y funcionalidad puede ser descripta como una función de potencia, $F(\lambda)$, de funcionalidad acumulada dependiente de la riqueza de interacciones, λ (Fig. 8). Está función está dada por

$$F(\lambda) \propto \lambda^{\gamma} \qquad (21)$$

donde el parámetro γ regula la funcionalidad de las interacciones en la red de modo que, cuando $\gamma = 1$, $\gamma > 1$ o $0 < \gamma > 0$ los, roles funcionales son aditivo, clave o redundante respectivamente. Si se reemplaza en la ecuación 21 λ con la ecuación 5, obtenemos la relación entre deterioro funcional a través del eje de pérdida de hábitat

$$F(x) \propto L(x)^{\gamma} \quad \text{o bien} \quad F(x) \propto S(x)^{b \cdot \gamma} \qquad (22)$$

Esta relación muestra (Fig. 9) que la velocidad de deterioro funcional a lo largo de la pérdida de hábitat es directamente proporcional a la pérdida de interacciones solamente cuando el rol funcional de las especies perdidas es aditivo ($\gamma = 1$). En tanto, el deterioro funcional puede ser exacerbado si el rol de las especies perdidas es clave ($\gamma > 1$), o demorado si el rol es redundante ($\gamma < 1$). En analogía con el balance de interacciones, es posible definir el balance funcional para denotar situaciones en que la funcionalidad es mantenida por arriba o debajo de los valores esperados por la pérdida de interacciones exacerbando o amortiguando colapsos funcionales o deudas funcionales.

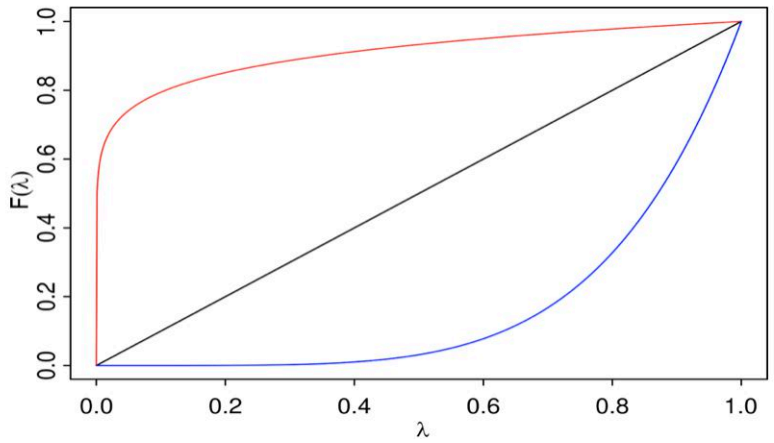


Figura 8. Modelo que relaciona la función ecológica, $F(\lambda)$, y la riqueza relativa de interacciones, λ, según una ley de potencia, λ^{γ}. Cuando todas las interacciones de una comunidad son aditivas, cada una aporta al conjunto la misma funcionalidad que cualquier interacción, por lo que el cambio funcional es proporcional al cambio en la riqueza de interacciones (línea negra; $\gamma = 1$). Cuando la comunidad contiene interacciones claves (que aportan a la funcionalidad del ecosistema de una manera desproporcionada respecto al resto comunidad) y redundantes (que son reemplazables y no producen un cambio en la funcionalidad cuando agregadas o extirpadas), el cambio funcional no es proporcional a la riqueza de interacciones. El agregado de interacciones claves incrementa la funcionalidad y se satura a niveles bajo o intermedios de riqueza (línea roja; $0 < \gamma < 1$). En tanto, el agregado de interacciones redundantes no produce aumento de la funcionalidad, de modo que la funcionalidad se mantiene nula o baja hasta el agregado de especies claves (línea azul $\gamma < 1$).

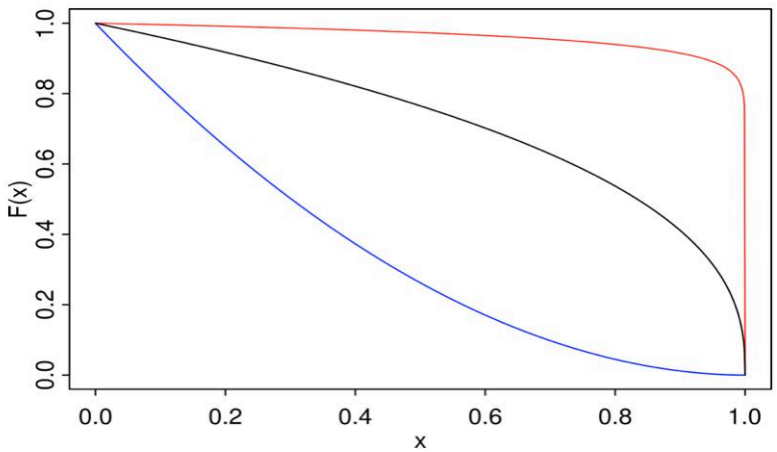


Figura 9. Declive funcional en comunidades sujetas a escenarios de pérdida de roles redundantes (línea roja), aditivos (línea negra) y claves (línea azul) a largo de un eje de pérdida de hábitat, x. La pérdida de roles aditivos produce un declive funcional de la misma velocidad que la pérdida de interacciones y de hábitat, mientras que la pérdida de roles redundantes demora un declive funcional. En cambio, la pérdida de roles claves produce un declive funcional acelerado respecto a la pérdida de interacciones y de hábitat. La funcionalidad está expresada como una proporción de la funcionalidad en estado prístino, $x = 0$.

8. Ejemplo de simulación a partir de una red de interacción empírica

Aplicamos los modelos expuestos arriba de pérdida de interacciones para el caso de una red de interacción prístina a la que por simulación sometimos a extirpación de especies y sus interacciones. Partimos de una red de interacción planta-polinizador de 56 especies de plantas y 257 especies de polinizadores publicada por Junker et al. (2013). Practicamos la extirpación de especies con la función *extinction* del paquete bipartite en R (Dormann et al. 2008; 2009). Las extirpaciones se realizaron a partir de la red binarizada eliminando de una en una las especies más conectadas y las especies que quedan desconectadas por la pérdida de la especie extirpada. Para cada red obtuvimos el número de especies $S(x)$, de interacciones, $L(x)$, y de interacciones por especie, $k(x)$. Como conocemos la relación entre diversidad de especies y la pérdida de hábitat (He & Hubble 2011), establecimos el eje de disturbio a partir de la función 3 como

$$X = 1 - \left(\frac{S(x)}{S_0}\right)^{\frac{1}{\alpha}} \qquad (23)$$

Modelamos la pérdida de interacciones según la ecuación 14 con tres parámetros conocidos: S_0, k_0 y α. En la comunidad estudiada por Junker et al. (2013) los parámetros S_0 y k_0 son 313 especies y 1.83 links por especie respectivamente. Para el parámetro α, que representa la velocidad de extinción de especies respecto a la pérdida de hábitat, α, tomamos el valor de $\alpha = 0.1744$, promedio de los valores empíricos hallados por He & Hubble (2011) para 10 comunidades de alrededor del mundo. Obtuvimos el parámetro desconocido δ practicando una regresión lineal con transformación logarítmica de la ecuación 14 y utilizando la cantidad $log(L_0)$ como ordenada al origen conocida. El valor del coeficiente estimado, ce, permite obtener $\delta = \frac{ce}{\alpha} - 1$.

El modelado muestra un valor de $\delta = 0.350$, con un intervalo de confianza del 95% para este parámetro (0.346 a 0.354) que no incluye 0. Es decir, se produce una pérdida de interacciones significativamente más acelerada de lo que se espera por una pérdida pasiva de especies (Fig. 10). El punto crítico de pérdida de hábitat a partir del cual se precipita la pérdida de links se encuentra casi al final, a una proporción de 0.99, del proceso de pérdida de hábitat (Fig. 11). Como la extirpación de especies y de interacciones simuladas de esta manera no contempla la creación de nuevas conexiones, no era de esperar que la pérdida de links fuese menos acelerada que la pérdida pasiva.

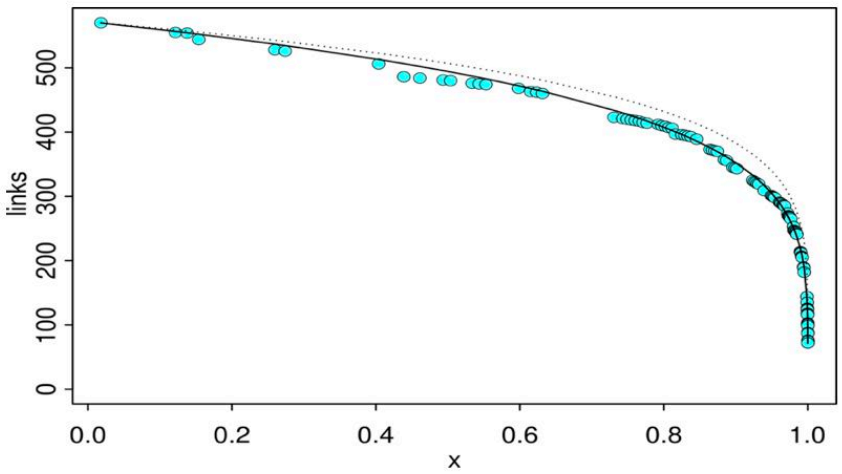


Figura 10. Número de interacciones o links, $L(x)$, en función de un eje de pérdida de hábitat, x, para una red planta polinizador (Junker et al. 2013) que se sometió sintéticamente a la extirpación progresiva de la especie más conectada a la más desconectada. Puntos: valores obtenidos sintéticamente. La curva corresponde a un modelo de regresión de la ecuación 14 para obtener δ con parámetros S_0, k_0 y α conocidos.

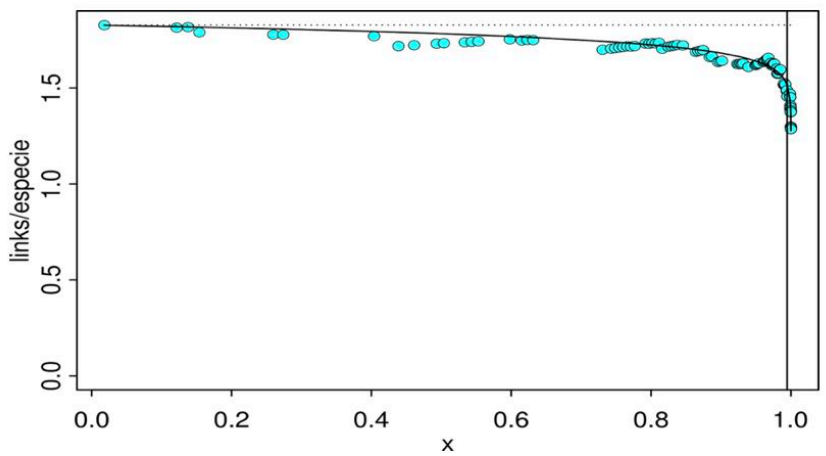


Figura 11. Número de links por especie en función de un eje de pérdida de hábitat, x, para la red planta polinizador de la Fig. 6. La curva corresponde a un modelo de regresión de la ecuación 15 para obtener δ con parámetros S_0, k_0 y α conocidos. La línea de puntos corresponde al número de links por especie bajo el supuesto de pérdida pasiva de links. La línea vertical indica el punto crítico a partir del cual se precipita la pérdida de interacciones por especie.

Consideraciones finales

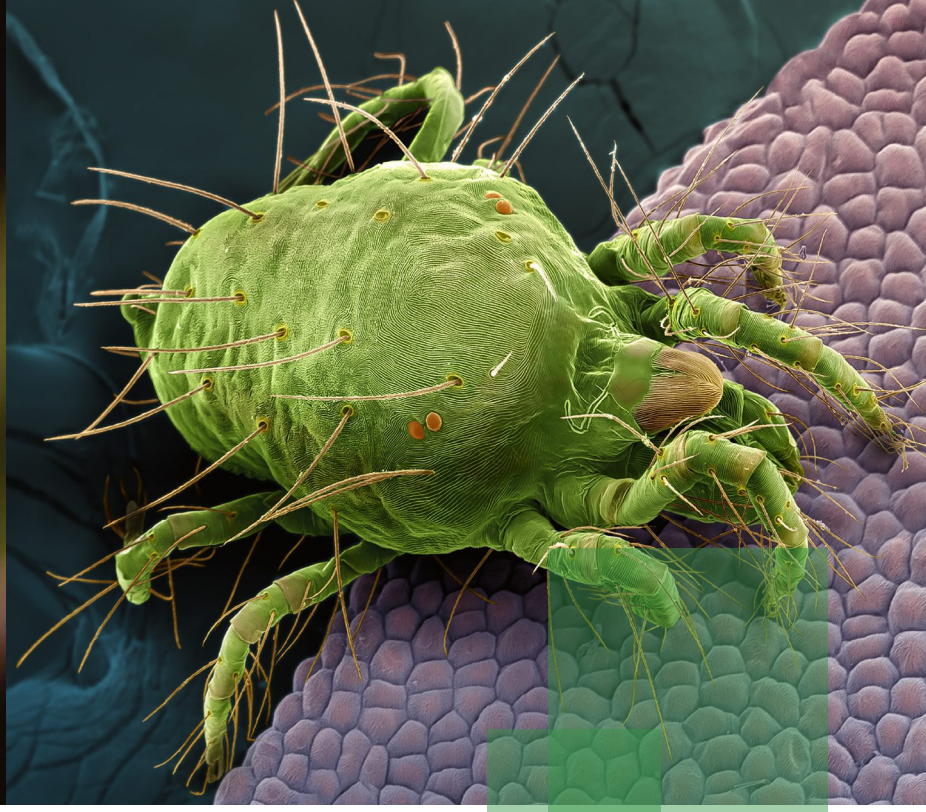
El presente modelo permite vincular los cambios de biodiversidad en términos de riqueza de especies, interacciones y funciones ecosistémicas. Confiamos en la robustez conceptual del modelo porque se basa en la extensión de principios inherentes a la naturaleza de los ecosistemas que son bien conocidos y ampliamente validados. De esa manera, esta aproximación mecanicista nos permite comprender cómo la pérdida de hábitat repercute en la declinación de interacciones y de funciones ecológicas. A la vez, proporciona una herramienta sencilla con potenciales para la evaluación empírica o *in silico* de los procesos de cambio en escenarios tanto de deterioro como de remediación ambiental. Se explica aquí cómo obtener dos parámetros fundamentales en la declinación de especies y de las interacciones que vinculan a las especies en comunidades. Por un lado, se obtiene el parámetro δ que informa sobre el aceleramiento o desaceleramiento en el proceso de la pérdida de interacciones respecto a una pérdida pasiva. Por otro lado, el punto balance crítico, x^*, en el proceso de declinación ambiental donde se alcanza un superávit o déficit máximo de interacciones a partir del cual tendría lugar una súbita pérdida de resistencia de las interacciones (en sistemas con balance positivo) o donde solo permanecerían las interacciones más resistentes (en sistemas con balance negativo).

La pérdida de especies e interacciones significa también deterioro de las funciones ecológicas. La extensión del modelo de pérdida de interacciones facilita la comprensión de las declinaciones en funciones ecosistémicas de una manera orientada en los procesos al contemplar los roles aditivo, clave y redundante de las especies extirpadas.

CAPÍTULO

4





LA IMPORTANCIA DE CONSIDERAR LA FUERZA DE LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS

José María Gómez[1]

Imagen izquierda: *Lasioglossum* sp. visitando una flor de *Moricandia arvensis* en morfo de verano; crédito de fotografía: Francisco Perfectti. Imagen derecha: *Tetranychus urticae* comiendo sobre pétalo de *Moricandia arvensis*; crédito de fotografía: Isabel Sánchez Almazo.

[1] Dpto. de Ecología Funcional y Evolutiva, Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA-CSIC), Carretera de Sacramento, s/n, 04120 Almería (España). E-mail: jmgreyes@eeza.csic.es

Resumen

Las interacciones ecológicas (también denominadas interacciones bióticas) son aquellas relaciones que se dan entre organismos de diferentes especies que cohabitan en la misma comunidad ecológica y que causan un efecto apreciable en el éxito reproductivo y la dinámica poblacional de al menos una de las especies implicadas. Por este motivo, las interacciones ecológicas son componentes primordiales de la biodiversidad de todas las comunidades ecológicas, actúan como motores fundamentales del funcionamiento de la mayoría de los ecosistemas, y son uno de los factores más importantes que determinan la evolución de las especies. Un aspecto clave en el estudio de las interacciones ecológicas es la determinación del impacto real que una especie tiene sobre otra con la que interactúa. Este efecto está íntimamente relacionado con una propiedad cardinal de todas las interacciones ecológicas, la fuerza de interacción. En el presente capítulo se revisan someramente las diferentes aproximaciones desarrolladas para estimar esta propiedad, tanto en interacciones antagónicas y competitivas como en interacciones mutualistas y comensalistas. El objetivo de este capítulo es transmitir la idea de que un conocimiento profundo de los aspectos funcionales de las interacciones interespecíficas ayudará sin duda a entender de forma más rigurosa la estructura y dinámica de muchas redes ecológicas.

Introducción

Las interacciones ecológicas son componentes esenciales de la biodiversidad de todas las comunidades ecológicas (Begon et al., 2006; Valiente-Vanuet et al., 2015); actúan como motores fundamentales del funcionamiento de la mayoría de los ecosistemas (Loreau et al., 2001) y se configuran como uno de los factores más importantes para entender la evolución de las especies (Thompson, 2005). Dichas interacciones pueden concebirse como procesos multinivel en los que individuos de distintas especies se encuentran e interactúan (eventos de interacción). Cada uno de estos eventos tiene un efecto inmediato en al menos uno de los organismos que interactúan, ya sea proporcionándole un determinado recurso o servicio, matándolo, dañándolo o privándolo de un determinado recurso. Este efecto instantáneo se denomina resultado inmediato de la interacción (Gómez et al., 2023). La acumulación de múltiples eventos de interacción a lo largo de la vida de un individuo puede afectar la eficacia biológica o éxito reproductivo *per cápita* de dicho individuo, un efecto que es denominado resultado individual de la interacción (Gómez et al., 2023). Posteriormente, mediante el efecto combinado sobre múltiples individuos, las interacciones pueden tener un efecto a largo plazo sobre la demografía, la tasa de crecimiento y la dinámica de las poblaciones, lo que se

denomina resultado poblacional de las interacciones (Gómez et al., 2023). En consecuencia, las interacciones bióticas pueden descomponerse en numerosos eventos que tienen resultados inmediatos en cualquiera de los individuos que interactúan y que, en conjunto, pueden afectar el éxito reproductivo de los individuos y la tasa de crecimiento de las poblaciones (Abrams, 1987; Arditi & Ginzburg, 1989; Abrams & Ginzburg, 2000; Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003; Jordano, 2016b; Schupp et al., 2017). Por ejemplo, para una planta, el resultado inmediato de una interacción de polinización es la deposición de polen en el estigma por parte de un visitante floral, mientras que el resultado individual es la consecuencia de esta deposición para la fecundidad de la planta y el resultado poblacional es la consecuencia para la tasa de crecimiento de la población a la que pertenece dicha planta. Del mismo modo, el resultado inmediato para un depredador de una interacción de depredación es la ganancia metabólica resultante del consumo de otro animal, mientras que el resultado individual es la consecuencia de múltiples consumos para el éxito reproductivo del depredador y el resultado poblacional es el efecto que la presa tiene sobre su dinámica poblacional. Curiosamente, la identidad de la interacción suele definirse en función de sus resultados inmediatos (polinización, dispersión de semillas, alelopatía planta-planta, plantas protegidas por hormigas, depredación intragremial, parasitoidismo, parasitismo, etc.), mientras que el tipo de interacción se define en función de sus resultados poblacionales (antagonismo, mutualismo, competencia, comensalismo, amensalismo) (Abrams, 1987). Es necesario ser conscientes de esta propiedad multinivel de las interacciones a fin de entender las diferentes aproximaciones que se han ido desarrollando para definir y estimar la fuerza de las interacciones ecológicas.

Un aspecto clave en el estudio de las interacciones ecológicas es la determinación del impacto real de una especie sobre otra con la que interactúa. Este impacto está íntimamente relacionado con una propiedad fundamental de todas las interacciones ecológicas, la fuerza de interacción (*interaction strength*). Ya en 1992, Paine indicó que «la idea de que las conexiones entre especies en los ensamblajes ecológicos se caracterizan por una propiedad denominada "fuerza de interacción" se ha convertido en una piedra angular de la ecología moderna». Por ello, está ampliamente asumido que un conocimiento lo más exacto y riguroso posible de las fuerzas de interacción que imperan en cualquier comunidad ecológica es necesario para comprender aspectos clave de la ecología y evolución de las especies implicadas. Así, las fuerzas de interacción tienen un efecto importante en la intensidad de la selección natural y las dinámicas ecoevolutivas de las especies interactuantes (Benkman, 2013; Vanhoenacker et al., 2013, Mezquida & Benkman, 2014);

en la estabilidad de las redes tróficas (May, 1973; McCann et al., 1998) o en la arquitectura y funcionamiento de las redes ecológicas (Montoya et al., 2006; Vázquez et al., 2007; Tang et al. 2014).

El estudio de la fuerza de interacción ha atraído la atención de ecólogos interesados en las interacciones antagónicas —interacciones entre depredador y presa o entre parásito y hospedador— y competitivas desde el inicio de la Ecología de Poblaciones (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Elton, 1927). En contraste con esta situación, solo recientemente el estudio de la fuerza de interacción ha despertado interés entre los ecólogos interesados en interacciones mutualistas y comensalistas (Vázquez et al., 2012, 2015; Schupp et al., 2010, 2017). Por este motivo, la mayoría de las aproximaciones teóricas y empíricas al análisis de la fuerza de interacción se han llevado a cabo en el marco de interacciones negativas.

En el presente capítulo se revisarán someramente las diferentes aproximaciones desarrolladas para estimar la fuerza de la interacción que surge entre diferentes especies. Pretendo que esta revisión no esté sesgada hacia ningún tipo específico de interacción ecológica, sino que, por el contrario, sea genérica y de utilidad para la mayor cantidad posible de investigadores. Mi objetivo es transmitir al lector la idea de que el aspecto funcional de las interacciones ecológicas es fundamental para entender los rasgos estructurales de las comunidades y las redes ecológicas, y que, por ello, debe ser contemplado de forma explícita en cualquier programa de investigación sobre interacciones ecológicas.

1. Diferenciando entre resultado y efecto de las interacciones

El resultado de las interacciones ecológicas se define como la aparición de consecuencias recíprocas y bidireccionales. Sin embargo, todo resultado de una interacción ecológica es en realidad la combinación de dos efectos unidireccionales, definido este último como el impacto de una especie sobre otra cuando interacciona con ella (Vázquez et al., 2012, 2015). De forma implícita, identificamos las interacciones individuales basándonos en algunos de estos efectos unidireccionales. De nuevo, polinización es la interacción definida como el efecto de un organismo (el polinizador) sobre otro (el polinizado). De forma similar, parasitismo es la interacción definida como el efecto de un organismo —el parásito— sobre otro —el parasitado u hospedador. Consecuentemente, es conveniente en muchos casos explorar la fuerza de la interacción para cada miembro de la pareja interactuante por separado.

2. Aproximaciones teóricas a la definición de fuerza de interacción

Para estimar la fuerza de interacción entre dos especies, existe una gran cantidad de definiciones y métricas teóricas que dependen en parte de la escala temporal y de organización a la que se estime, y que en muchos casos no son equivalentes (Paine, 1992; Wootton, 1997; Wootton & Emmerson, 2005). La mayoría de estas métricas se han centrado o bien en estimaciones de los efectos individuales o *per cápita* a escala intrageneracional, o bien en estimaciones poblacionales medidas sobre la densidad o abundancia a largo plazo, en el equilibrio, a lo largo de muchas generaciones (Abrams, 1987, 2001; Berlow et al., 1999).

2.1 Estimaciones basadas en los resultados individuales de las interacciones

2.1.1 Fuerza de interacción directa *per cápita*

Esta métrica describe el efecto directo promedio de un individuo de una especie sobre un individuo de otra especie (Laska & Wooton, 1998). Es decir, este concepto considera el efecto que una especie tiene sobre la otra aislando esta pareja de especies del resto de componentes y sin considerar los posibles efectos indirectos provocados por la interacción con otras especies. La fuerza de interacción directa *per cápita* se estima como el cambio en la tasa de crecimiento *per cápita* de la especie ***i*** como consecuencia de un pequeño cambio en la densidad de la especie ***j***:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i f_i(N_1,\ldots, N_n) \qquad (1)$$

donde N_i es la densidad de la especie ***i*** y f_i (N_i,…,N_n) es la tasa de crecimiento *per cápita* de la especie ***i,*** que depende de las ***n*** especies con las que interactúa. A partir de aquí, se define el coeficiente de interacción como la derivada parcial de las tasas de crecimiento *per cápita* de la especie ***i*** con respecto a la especie ***j***:

$$a_{ij} = \frac{\partial \frac{1}{N_i}\frac{dN_i}{dt}}{\partial N_j} = \frac{\partial f_i(N_1,\ldots, N_n)}{\partial N_j} \qquad (2)$$

La fuerza de interacción se halla a partir del parámetro de interacción que aparecen en los modelos dinámicos de interacciones entre especies (Wootton, 1997). Así, en el caso más simple, la dinámica de cualquier especie N de una red trófica se puede describir mediante la ecuación de Lotka-Volterra siguiente (Wootton, 1997):

$$\frac{1}{N}\frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^{r} b_{i,N} c_{i,N} R_i - \sum_{i=1}^{P} c_{N,} P_j \qquad (3)$$

donde R_i es la abundancia del i-ésimo recurso disponible para la especie N, P_j es la abundancia de la j-ésima especie depredadora que se alimenta de la especie N, $c_{Y,X}$ es una función que describe la tasa de consumo *per cápita* de especie X en la especie Y y $b_{i,N}$ es la eficiencia con que la especie i se convierte en la especie N (Wootton, 1997). En esta ecuación, $b_{i,N}c_{i,N}$ sería la fuerza de interacción *per cápita* de la especie recurso R_i sobre la especie N y $c_{i,N}$ es la fuerza de interacción *per cápita* del consumidor P_j sobre la especie N, y se obtendría calculando las tasas de consumo y la eficiencia de conversión energética de cada especie de estudio (Wootton, 1997).

Si extendemos este análisis a múltiples especies, lo que obtendremos será una matriz de fuerzas de interacción A (*interaction matrix*), donde los elementos de la fila i son $a_{ij,}$ las derivadas parciales para la especie i con respecto a la densidad de cada una de las restantes especies de la comunidad (Berlow et al., 2004). La matriz siguiente representa los efectos directos ilustrados en la figura 1.

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & 0 & 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} & 0 & a_{24} & a_{25} & 0 \\ a_{31} & 0 & a_{33} & 0 & a_{35} & a_{36} \\ 0 & a_{42} & 0 & a_{44} & a_{45} & 0 \\ 0 & a_{52} & a_{53} & a_{54} & a_{55} & 0 \\ 0 & 0 & a_{63} & 0 & 0 & a_{66} \end{pmatrix} \qquad (4)$$

2.1.2 Fuerza de interacción total *per cápita*

Todos los efectos directos pueden organizarse en una matriz de interacción **A** como la descrita anteriormente, donde cada a_{ij} representa el efecto *per cápita* de la especie ***j*** sobre la tasa de crecimiento *per cápita* de la especie ***i***. Sin embargo, en cualquier comunidad, las especies afectan a las demás no solo mediante efectos directos sino también mediante efectos indirectos. Asumamos que en esta comunidad solo existen los cuatro efectos indirectos que se marcan en rojo en la Figura 1.

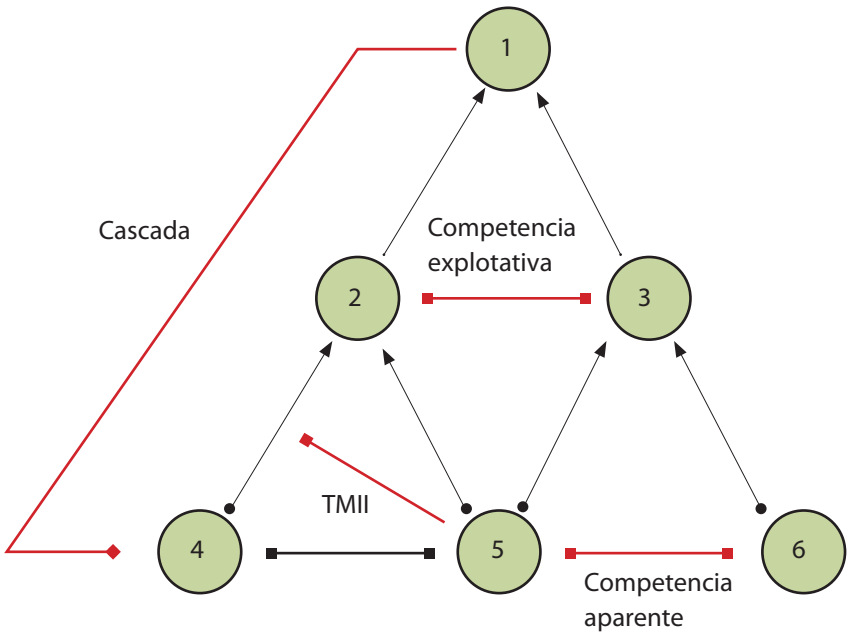


Figura 1. Hipotética red trófica con seis especies y tres niveles tróficos bien definidos, en la cual no hay casos de omnivoría. Las líneas negras representan efectos directos y las líneas rojas, efectos indirectos. Las puntas de flecha indican efectos positivos tróficos; los círculos indican efectos negativos tróficos; los cuadrados indican efectos negativos no tróficos y los diamantes, efectos positivos no tróficos. TMII: efectos indirectos que modifican la fuerza de las interacciones entre dos especies

Entonces, la matriz de interacción debe incluir las fuerzas de interacción entre esas especies a través de los efectos indirectos.

$$A = \begin{matrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & 0 & 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{245} & a_{25} & 0 \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & 0 & a_{35} & a_{36} \\ a_{43} & a_{425} & 0 & a_{44} & a_{45} & 0 \\ 0 & a_{52} & a_{53} & a_{54} & a_{55} & a_{56} \\ 0 & 0 & a_{63} & 0 & a_{65} & a_{66} \end{matrix} \quad (5)$$

Es interesante tener en cuenta no solo los efectos directos, sino también los indirectos porque una perturbación de una especie (adición o remoción) se propagará a lo largo de toda la red a través de ambos tipos de efectos (Yodzis, 1988, 2000; Novak et al., 2016). De hecho, en las situaciones reales, todas las especies se ven afectadas directa o indirectamente por la modificación en la abundancia de cualquier componente de la comunidad, lo que causa que las matrices de efectos netos ($-\mathbf{A}^{-1}$) contengan elementos en todas las celdillas (Novak et al., 2016).

En esta situación, los elementos de la inversa de la matriz de interacción $\mathbf{A}^{-1}$ representan cambios en la densidad de equilibrio de la especie i en respuesta al cambio en la capacidad de carga de la especie ***j*** (Bender et al. 1984). Se deduce de la siguiente ecuación:

$$\hat{N} = A^{-1} K \quad (6)$$

donde ***K*** es el vector columna de las capacidades de carga ***Ki***'s y $\hat{N}$ es el vector columna de la densidad de equilibrio:

$$a_{ij}^{-1} = \frac{\Delta \hat{N}_i}{\Delta K_j} \quad (7)$$

Desde esta aproximación, es posible hallar los valores de la matriz de interacción inversa modificando las capacidades de carga, y esto se encuentra alterando de forma continuada la abundancia de cada especie individual. Esta definición incluye los efectos directos e indirectos de la interacción.

2.2 Estimaciones basadas en los resultados poblacionales de las interacciones

2.2.1 Fuerza de interacción directa poblacional

La fuerza de interacción se puede también medir como el cambio en las tasas de crecimiento de la población de la especie i como consecuencia de un pequeño cambio en la densidad de la especie ***j***.

$$\frac{\partial \frac{dN_i}{dt}}{\partial N_j} = \frac{\partial [N_i f_i(N_1,\ldots, N_n)]}{\partial N_j} \qquad (8)$$

Según esta definición, la fuerza de interacción es $N_i a_{ij}$ si $i \neq j$ y $f_i(N_i,\ldots,N_n) + N_i a_{ij}$ si $i = j$, la que mide el efecto directo *per cápita* de la especie ***j*** sobre la tasa de crecimiento poblacional de la especie ***i*** y describe la respuesta de la tasa de crecimiento a nivel poblacional de una especie a un cambio puntual en la abundancia de la otra especie, en o cerca del equilibrio (May, 1973; Laska & Wooton, 1998). De nuevo, a partir de esta definición, la fuerza de interacción de una especie sobre otra se define sin tener en cuenta los efectos indirectos causados por la interacción con otras especies de la comunidad (Wootton & Emerson, 2005).

Todos estos elementos forman una matriz denominada matriz comunitaria (*community matrix*) (Levins, 1968; Berlow et al., 2004) que, si no se escala para que las diagonales sean la unidad, coincide con la matriz jacobiana ***J*** linealizada a los valores en equilibrio N_i^* de las ***n*** especies de la comunidad (May, 1973), de tal manera que:

$$J = diag\{\ldots,N_i^*,\ldots\}\mathrm{A} \qquad (10)$$

Lo anterior nos permite relacionar esta medida de fuerza de interacción con la medida individual cuando las especies están en equilibrio, multiplicando por una matriz diagonal positiva. Pero hay que tener cuidado en no confundir ambas medidas de fuerza de interacción, ya que un coeficiente de interacción débil (*per cápita*) de la especie ***j*** sobre la especie ***i***, a_{ij} puede dar lugar a una fuerza de interacción considerable a nivel poblacional, $N_i a_{ij}$, si la especie ***i*** es abundante.

Una forma experimental de obtener el valor de fuerza de interacción consiste en la modificación instantánea de la densidad de una especie y el registro inmediato del crecimiento poblacional de las restantes especies (*pulse experiment*) (Bender et al., 1984). Es crucial que la duración del experimento sea la suficiente para obtener los efectos directos, pero menor de la que se necesita para que se propaguen los efectos indirectos (Abrams, 2001; Wootton & Emerson, 2005).

2.2.2 Fuerza de interacción total poblacional

En analogía con la anterior medida, la fuerza de interacción total, incluidos los efectos directos e indirectos, sobre la población de la especie i se estima como la inversa de la matriz jacobiana (Laska & Wootton, 1998).

3. Estimas empíricas de la fuerza de interacción

Es fundamental llevar toda esta teoría a los sistemas naturales para tener una idea precisa de cómo las especies que interaccionan entre sí se afectan mutuamente. Esto nos permitirá entender mejor los procesos ecológicos que gobiernan la diversidad, la coexistencia de especies y la estabilidad de las comunidades (McCann, 2000, 2012), y nos dotaría de herramientas adecuadas para predecir las consecuencias de alteraciones en la abundancia de especies sobre la estructura y función de las redes ecológicas (Novak, 2010). Por ello, los esfuerzos por cuantificar las fuerzas de interacción han sido objeto de estudio constante en ecología de comunidades desde sus inicios. Podemos agrupar las estimas de fuerza de interacción en estimas experimentales y estimas observacionales.

3.1 Estimas experimentales

Los experimentos desarrollados para estimar la fuerza de interacción suelen comparar los cambios en la abundancia de una especie en equilibrio antes y después de la eliminación de una determinada especie con la que cohabita en el sistema, o bien acostumbran a comparar situaciones de control con situaciones experimentales en que los organismos interactuantes, ya sean depredadores o competidores, son excluidos o añadidos artificialmente. Si se compara las diferencias en las abundancias en el equilibrio entre una comunidad con todas las especies presentes y la misma comunidad con cada especie eliminada individualmente, se obtiene lo que se denomina la matriz de eliminación (*removal matrix*) (MacArthur, 1972; Paine, 1980; Laska & Wootton, 1998).

En general, en estos experimentos de perturbación de tipo presión (*press experiments*), en los cuales la densidad de una o más especies es alterada mediante la continua adición o eliminación de miembros de esa especie, se estima la fuerza de interacción total sumando los efectos directos e indirectos de esa especie sobre el resto de la comunidad (Bender et al., 1984). La eliminación completa de cualquier especie cambia las propiedades estructurales del sistema, lo que puede conducir a resultados diferentes (Dambacher et al., 2003a, 2003b; Laska & Wootton, 1998). Sin embargo, considerar la fuerza de interacción como un parámetro único que puede ser medido mediante la manipulación de consumidores es quizás demasiado optimista (Bender et al., 1984; Abrams, 2001; Sarnelle, 2003)

Aunque hay múltiples índices experimentales, voy a describir solo aquellos que son usados con mayor frecuencia. Para más índices, se puede consultar Armas et al. (2004), Berlow et al. (2004), Wootton & Emmerson (2005), Novak & Wootton (2009), Novak (2010), entre otros.

a. Índice de Paine

Este índice, propuesto por Paine (1992), se obtiene mediante la siguiente fórmula:

$$PI = \frac{N_{+P} - N_{-P}}{PN_{-P}} \qquad (10)$$

donde P es la abundancia natural del depredador, que es constante, N_{+P} es la abundancia de la presa en el tratamiento con el depredador presente y N_{-P} es la abundancia de la presa con el depredador ausente. Como se ve, PI estima la fuerza de interacción *per cápita* del depredador sobre la presa (*top-down*). Asumiendo que la población de presas ha alcanzado el equilibrio en ambos tratamientos, *PI* coincide con $-\alpha$ del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra, que estima la dinámica de las presas escalado (ecuación 11a) o no escalado a r (ecuación 11b) y en ambos casos puede ser interpretado como una fuerza de interacción *per cápita* (Novak & Wootton, 2010).

$$\frac{dN}{dt} = rn\left(1 - \frac{N}{K}\alpha P\right) \qquad (11a)$$

$$\frac{dN}{dt} = rn\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \alpha P \qquad (11b)$$

Las comparaciones directas de ***PI*** entre múltiples especies de presas, o entre contextos ambientales en que las tasas de crecimiento *per cápita* de una especie de presa varían, es problemático, ya que el índice no separa los efectos del depredador de los de la población de la presa. Así mismo, también hay que tener cuidado con usar ***PI*** en sistemas abiertos en que las presas migran. Este índice asume que los depredadores tienen respuestas funcionales de tipo I lineales, es decir, su tasa de consumo cambia en una proporción constante a la densidad de su presa focal.

b. Índice dinámico

Otro índice frecuentemente usado en para estimar la fuerza de interacción *per cápita* es el índice dinámico (Wootton, 1997):

$$DI = \frac{ln\left(\frac{N_{+P}}{N_{-P}}\right)}{P\Delta t} \qquad (12)$$

donde Δt es el período de tiempo en el cual se estima la fuerza de interacción. Este índice se deriva de un modelo depredador-presa, análogo a la ecuación 11 pero para tiempo discreto (Novak & Woottom, 2010). Este índice estima $-\alpha$ solo cuando la abundancia de presas en ambos tratamientos es igual en el tiempo t y Δt es suficientemente pequeño para que los cambios en la abundancia de presa no afecten sus respectivas tasas de crecimiento a través de efectos densodependientes. Este índice, como el anterior, asume que los depredadores tienen respuestas funcionales de tipo I lineales.

c. Índice relativo de interacción

Corresponde a un índice creado en el marco de las interacciones competitivas y que goza en la actualidad de mucha popularidad (Armas et al., 2004):

$$RII = \frac{B_w - B_o}{B_w + B_o} \qquad (13)$$

donde B_w es la biomasa o abundancia con un potencial competidor y B_o es la biomasa o abundancia en que se ha excluido el potencial competidor. Es un índice que oscila entre -1 y 1, y es simétrico alrededor del cero, lo que lo hace muy apropiado para explorar casos de continuo mutualismo-antagonismo, ya que adopta valores negativos para efectos competitivos y positivos para efectos facilitativos (Gómez et al., 2023). La intensidad de la interacción se ha aplicado principalmente, aunque no de forma exclusiva, a las interacciones competitivas (Markham & Chanway, 1996; Armas et al. 2004).

3.2 Estimas observacionales

La otra forma de estimar el efecto de una especie sobre otra es la observacional, cuantificando determinados aspectos de la interacción que pueden desembocar en un cambio en su dinámica. Hay muchas estimaciones observacionales de la fuerza de interacción en las interacciones consumidor-recurso. A continuación, se mencionan las más usadas en la literatura.

a. Frecuencia de ocurrencia

Quizás la estima más fácil de fuerza de interacción se obtiene registrando la frecuencia con que un consumidor interacciona con un determinado recurso (una presa, un hospedador, una planta en flor, un fruto). Esta medida es llamada frecuencia de ocurrencia o prevalencia, dependiendo del tipo de interacción que se esté estudiando. Cuando cada evento de interacción es letal, como en la mayoría de las interacciones entre depredadores y presas, este estimador puede darnos una visión acertada de la fuerza de interacción. Sin embargo, su valor queda bastante comprometido cuando intentamos aplicarlo a interacciones no letales, como muchas interacciones entre parásitos y hospedadores, interacciones competitivas o interacciones mutualistas (ver siguiente sección).

b. Tasa máxima de consumo

Una forma de medir la fuerza de interacción consiste en cuantificar el consumo máximo de un recurso por unidad de tiempo y por densidad fija de recurso. La tasa máxima de consumo se puede estimar de varias formas. Algunas de ellas son sencillas, y consisten simplemente en registrar directamente la cantidad de veces que un consumidor ingiere un tipo de recurso cada día promediado por la abundancia del consumidor y del recurso (Wootton & Emmerson, 2005). Otra forma es comparar la ingesta de un recurso con el resto de los recursos para estimar su contribución energética, y se mide como la abundancia relativa de una presa en la dieta del depredador (Paine, 1980; Yodzis & Innes, 1992) o la proporción de tejido vegetal consumido por un determinado herbívoro (Vanhoenacker et al., 2013). Otras estimas son un poco más sofisticadas. Por ejemplo, Bascompte et al. (2005) proponen la siguiente fórmula para hallar la tasa de consumo:

$$\textit{Tasa Máxima de Consumo} = \frac{\left(\frac{Q}{B}\right)_j \times DC_{ij}}{B_i} \qquad (14)$$

donde $(Q/B)_j$ es el número de veces, en una población estructurada por edades, que un consumidor consume su propio peso por día, una estima de la eficiencia metabólica de un individuo promedio durante su crecimiento; DC_{ij} es la proporción del recurso i que aparece en la dieta del consumidor j y B_i es la biomasa total del recurso i.

Independientemente de cómo se estime, la tasa de consumo es una medida que ignora la respuesta del recurso y la del consumidor, y asume que los consumidores tienen siempre la misma capacidad de captura e ingesta independientemente de la densidad o abundancia de recurso. Esto supone aceptar la existencia de una relación lineal entre cantidad de un recurso y consumo total de ese recurso (respuesta funcional de tipo I), algo que se ha probado múltiples veces que no ocurre en la naturaleza.

c. Respuestas funcionales no lineales

Alternativamente, podemos considerar que la tasa de consumo *per cápita* de un recurso depende de manera no lineal de la presencia de ese recurso, ya sea de forma saturante (respuesta funcional de tipo II) o sigmoidal (respuesta funcional de tipo III). La más frecuente es la respuesta de tipo II, que ocurre cuando el consumidor está limitado por su capacidad de procesar el recurso. Una ecuación frecuentemente usada para modelar esta respuesta es la llamada ecuación del disco de Holling, que modela la tasa de ingestión total de un recurso $f(R)$ como:

$$f_{(x)} = \frac{aR}{1 + ahR} \qquad (15)$$

donde R es la densidad del recurso; a es la tasa de ataque, definida como la tasa a la que un consumidor encuentra un recurso por unidad de densidad de dicho recurso; y h es el tiempo de manejo, definido como el tiempo que se emplea en procesar el recurso. Todos los parámetros se pueden estimar empíricamente. Es interesante notar la similitud entre el parámetro a y la frecuencia de ocurrencia de las interacciones.

La respuesta funcional de tipo II se puede expresar también usando la ecuación cinética de Michaelis-Menten, que describe la velocidad de una reacción como:

$$f_{(x)} = \frac{aR}{e + R} \qquad (16)$$

donde ***R*** es la densidad del recurso; ***a*** es la tasa máxima de ataque o de ingesta, definida como la tasa máxima a la que un consumidor encuentra o ingiere un recurso por unidad de densidad de dicho recurso; y ***e*** es la densidad del recurso al que la tasa máxima está saturada al 50% (Berryman, 1992; Feng & DeAngelis, 2018). Estos parámetros se pueden estimar empíricamente en condiciones controladas o inferir en el campo observando las tasas de ataques en diferentes condiciones de densidad del recurso. Es importante destacar que ambas ecuaciones, la del disco de Holling y la de Michaelis-Menten, son matemáticamente equivalentes (Real, 1977; Jeschke et al., 2002).

4. El curioso caso de las interacciones mutualistas

Aunque la fuerza de interacción ha sido tradicionalmente cuantificada en sistemas competitivos o en sistemas consumidor-recurso antagonistas, últimamente hay un creciente interés por definir de forma rigurosa la fuerza de interacción en interacciones mutualistas y comensalistas (Vázquez et al., 2012, 2015). Así, los estudios sobre mutualismo consideran fundamental determinar qué tan eficaz es un organismo mutualista durante la ejecución del servicio (o la transferencia de recursos) a su pareja mutualista; por ejemplo, la efectividad de frugívoros en mover semillas (Loayza & Ríos, 2014), la efectividad de los visitantes florales en polinizar flores (Rodríguez-Rodríguez et al., 2013), la efectividad de las hormigas en defender a las plantas (Rico-Gray & Oliveira, 2007), la efectividad de los rizobios en suministrar nitrógeno a sus hospedadores (Jia et al., 2013) o la efectividad de un hongo micorrícico en transferir nutrientes o agua a las plantas (Campanelli et al., 2014). Sin embargo, el significado de eficacia —y la terminología utilizada para comunicar este concepto— varía enormemente entre los estudios. Por ello, aún estamos lejos de alcanzar un acuerdo general acerca de cómo medir la fuerza de una interacción mutualista.

En general, la gran mayoría de los intentos de estimar empíricamente la fuerza de las interacciones mutualistas se han enfocado en determinarla intrageneracionalmente, ya sea como efecto sobre el *fitness* de las especies interactuantes o como efecto sobre su tasa de crecimiento *per cápita*.

4.1 Frecuencia de interacción en sistemas mutualistas

La frecuencia de interacción ha sido propuesta como una posible aproximación a la fuerza de interacción poblacional en interacciones mutualistas (Vázquez et al., 2005). Se deduce del hecho de que: 1) en muchas interacciones mutualistas la fuerza de interacción es una estima del servicio que una especie provee a otra especie (p. ej. polinización, dispersión de semillas); y 2) las especies más

abundantes proveen una proporción más cuantiosa de ese servicio. Se asume, en consecuencia, que el efecto o impacto total T_{ij} de una especie j sobre otra especie i depende de la frecuencia de interacción I_{ij} y el efecto por evento interactivo Pi_j según la siguiente ecuación (Vázquez et al., 2012):

$$T_{ij} = I_{ij}P_{ij} \qquad (17)$$

En estas circunstancias, podemos usar I_{ij} como un proxy de T_{ij} si hay una correlación significativa entre ambos parámetros (Vázquez et al., 2005). Estos autores demostraron que la frecuencia de interacción podría ser un buen predictor del impacto total de una especie sobre su pareja interactiva cuando:

$$\frac{\sqrt{var(logI_{ij})}}{\sqrt{var(logP_{ij})}} > -r_{ip} \qquad (18)$$

donde r_{ip} es el coeficiente de correlación entre los logaritmos de I_{ij} y P_{ij}. La condición resaltada en la ecuación 18 se cumplirá: 1) cuando $r_{ip} > 0$, que ocurre si el interactor más frecuente es también el interactor más eficiente por evento de interacción; 2) cuando $r_{ip} = 0$, porque no hay relación entre ambos parámetros; y 3) incluso cuando $r_{ip} < 0$, debido a que el interactor más eficiente por evento de interacción no es el más frecuente, siempre y cuando la varianza en frecuencia de interacción sea tan alta que anule la varianza en efectividad por evento y supere en magnitud al valor de la correlación (Vázquez et al., 2005).

La exactitud de esta medida aumenta cuando hay una gran variación entre diferentes interactuantes en la frecuencia de interacción y una variación pequeña en el efecto por evento interactivo. La principal ventaja de esta forma de estimar la fuerza de interacción es la facilidad para obtenerla empíricamente. El principal inconveniente es que en interacciones en que los organismos interactuantes varían en su efecto por encuentro no siempre hay una correlación positiva entre este efecto y la frecuencia de ocurrencia de la interacción. De hecho, siguiendo el razonamiento de Vázquez et al (2005), se puede comprobar que, análogamente, el efecto por evento interactivo podría ser una buen predictor del impacto total de una especie sobre su pareja interactiva cuando:

$$\frac{\sqrt{var(logP_{ij})}}{\sqrt{var(logI_{ij})}} > -r_{ip} \qquad (19)$$

Que igualmente se cumplirá: 1) cuando $r_{ip} > 0$; 2) cuando $r_{ip} = 0$; y 3) incluso cuando $r_{ip} < 0$, siempre y cuando la varianza en efecto por evento de interacción sea tan alta que anule la varianza en frecuencia de interacción y supere en magnitud al valor de la correlación.

4.2 La fuerza de interacción estimada por evento interactivo

A diferencia de lo que ocurre con las interacciones antagónicas clásicas, depredación y competencia, los ecólogos que han dirigido su esfuerzo a determinar la fuerza de las interacciones mutualistas se han enfocado tradicionalmente en estimar el efecto de la interacción por evento interactivo. Por tanto, la proliferación de parámetros dirigidos a cuantificar este efecto ha sido enorme. Para no exceder en espacio, describo aquí solo un par de estos parámetros, aunque los interesados en profundizar en este tema pueden consultar Inouye et al. (1994), Ne'eman et al. (2010) y Schupp et al. (2017).

4.2.1 La eficiencia como estima de fuerza de interacción

A veces se ha estimado la fuerza de la interacción mutualista como el efecto que tiene dicha interacción por cada encuentro entre organismos interactuantes (evento de interacción). Denomino aquí a estos estimadores eficiencia de la interacción en analogía con la idea física de eficiencia como la producción de un efecto sin desperdicio, o la producción de un efecto con menos gastos u otros insumos (se puede usar la analogía de un motor más eficiente que produce la misma potencia con menos combustible que un motor menos eficiente). En el contexto que aquí se discute, por ejemplo, la eficiencia de un polinizador se podría medir como el número medio de semillas depositadas por el número medio de granos de polen retirados en una sola visita (Sahli & Conner, 2007); el número medio de semillas producidas por una sola visita (Fagua & Ackerman, 2011); o el polen medio depositado en relación con el polen retirado en una sola visita (Zych et al., 2013).

Si se decide medir la fuerza de una interacción desde esta perspectiva, es importante distinguir entre la eficiencia medida como el servicio provisto por evento de interacción (resultado inmediato de la interacción) y la eficiencia medida como las consecuencias para el *fitness* del organismo interactuante (resultado individual de la interacción). Por ejemplo, existe una larga tradición de estudios en ecología de polinización que consideran la eficiencia de un polinizador como el efecto de dicho polinizador sobre la planta por cada visita floral (Inouye et al., 1994; Ne'eman et al., 2010; King et al., 2013; Page et al., 2021). Pero, en este marco, el efecto por visita se puede medir como el número de granos de polen que llevan en el cuerpo los visitantes florales (Jacobs et al., 2010) y como el número de granos de polen depositados por visita (Herrera, 1987; Gómez & Zamora, 1999; King et al., 2013), siendo dos estimadores del servicio provisto por los polinizadores, o bien se puede medir como el número de tubos de polen formados y la producción de semillas por visita (Artz et al., 2010; Page et al., 2021), dos estimadores del *fitness* de la planta.

4.2.2 Eficacia relativa como estima de fuerza de interacción

Recientemente, Vázquez et al. (2012) han propuesto que la fuerza de interacción de una interacción mutualista se puede hallar, para cada especie interactuante, como la contribución por evento interactivo de esa especie en relación con la contribución de todos los demás interactuantes:

$$p_{ij} = \frac{P_{ij}}{P_i} \quad where\ P_i = \sum_j \backslash P_{ij} \backslash \qquad (20)$$

Por ejemplo, si un polinizador ***a*** es el causante de la producción de 10 semillas por flor de la planta ***p*** y otro polinizador ***b*** es el causante de 20 semillas, la fuerza de interacción del polinizador ***a*** será p_{ap} = 10/30 = 0.33 y la del polinizador ***b*** será p_{bp} = 20/30 = 0.67. Esta estima tiene el interés de incluir, en la fuerza de interacción de una especie determinada, el efecto sobre la pareja común del resto de las especies que coexisten.

4.3 La fuerza de interacción mutualista como la combinación de frecuencia y eficiencia

Schupp et al. (2010, 2017) han propuesto un estimador de la fuerza de interacción que combina la frecuencia de interacción con el impacto por evento interactivo. Este estimador ha sido denominado «efectividad», aunque también es llamado «importancia» por algunos investigadores. Para no perdernos en el laberinto léxico que hoy en día existe alrededor de la estimación de las fuerzas de interacción mutualista, es útil diferenciar el significado que las palabras efectividad, eficacia y eficiencia tienen en múltiples disciplinas, desde la economía hasta la psicología. En general, en todas estas disciplinas se llama eficacia a la habilidad para lograr metas y objetivos; eficiencia a la capacidad de optimizar el uso de los recursos para alcanzar cada objetivo y efectividad a la combinación de eficacia y eficiencia, es decir, la capacidad de lograr los mejores objetivos con la menor cantidad de recursos (Pérez et al., 2004; Bouza Suárez, 2000; Rojas et al., 2018; Aibar Guzmán, 2003). Schupp et al. (2010, 2017) aplicaron este marco de pensamiento a las interacciones mutualistas, que quedó estructurado del siguiente modo:

1) La efectividad de la interacción mutualista entre dos miembros de una pareja interactuante se define idealmente como el número de nuevos adultos de uno de estos miembros producidos por la actividad del otro miembro. Por lo tanto, la efectividad debe incluir alguna medida de los resultados posteriores a la interacción, retrasados, de la interacción real. Por ejemplo, no importa cuántas semillas se hayan dispersado, la dispersión

no ha sido eficaz si no se producen plántulas. Así, la efectividad se basa idealmente en la medición del éxito reproductivo (p. ej., el número de nuevos adultos reclutados) o en estimaciones de la tasa de crecimiento de la población. Sin embargo, una medida tan amplia es a menudo difícil —o incluso imposible— de obtener, por lo que se utilizan correlaciones más restringidas de la aptitud o de las tasas vitales como sustitutos. Esta medida de efectividad puede tener implicaciones evolutivas, cuando se contabiliza a nivel del éxito reproductivo individual; e implicaciones demográficas, cuando se mide a nivel de la dinámica poblacional de las parejas.

2) La efectividad tiene dos componentes: uno cuantitativo (QTC) y otro cualitativo (QLC). Aunque estos componentes son los parámetros fundamentales para cuantificar la efectividad de un mutualismo, la evaluación de los subcomponentes de cantidad y calidad mejora nuestra comprensión de los procesos que impulsan la efectividad.

3) El componente cuantitativo de la efectividad (QTC) es una medida del número de resultados inmediatos de la interacción, no simplemente del número de encuentros entre los organismos interactuantes. Por ejemplo, en los mutualismos de dispersión de semillas, la cantidad es el número de semillas dispersadas, no el número de visitas a la planta huésped (Schupp et al., 2010). Del mismo modo, en los mutualismos de polinización la cantidad es el número de granos de polen depositados, no simplemente el número de visitas florales.

4) El componente cualitativo de la efectividad (QLC) es el impacto por evento de una especie sobre otra y se define como la probabilidad de producir nuevos individuos adultos por evento interactivo (Schupp et al., 2010, 2017). El componente cualitativo de la eficacia incorpora los resultados posteriores a la interacción. Aunque en algunos casos la calidad se determina, al menos en parte, durante la fase de interacción —por ejemplo, las decisiones de búsqueda de un polinizador influyen en las características de la carga de polen—, esta calidad solo puede expresarse después de la interacción —por ejemplo, tras la deposición del polen en el estigma. Lo ideal es cuantificar la probabilidad de que un evento de interacción individual produzca un nuevo adulto del organismo que interactúa. Sin embargo, en la práctica debemos utilizar con frecuencia correlatos más restringidos del éxito reproductivo o las tasas vitales. En el caso de los mutualismos de polinización, la probabilidad de que un grano de polen fecunde un óvulo aporta más información sobre el éxito reproductivo que el simple número de granos de polen que germinan en

el estigma, pero la probabilidad de que un grano de polen produzca una semilla que germine dice aún más.

5) Los componentes y subcomponentes de la efectividad son multiplicativos. Por ejemplo, si calculamos la efectividad de la dispersión de semillas para la especie de ave *A* como cantidad (número de semillas dispersadas) x calidad (probabilidad de que una semilla dispersada produzca un recluta de dos años), habremos cuantificado el número de reclutas de dos años producidos por las actividades de dispersión de la especie A y las contribuciones de la cantidad y la calidad a la efectividad. Una sencilla ecuación que describe la efectividad de un mutualismo sería entonces:

$$\textit{Efectividad} = QTC * QLC \qquad (21)$$

6) Este marco puede utilizarse para describir la efectividad —y los procesos que contribuyen a la efectividad— de cualquier mutualismo directo, ya sea unidireccional o bidireccional, simbiótico o no simbiótico, especializado o generalizado, obligado o facultativo (Schupp et al., 2017).

La efectividad de las interacciones mutualistas es fundamental para comprender las funciones ecológicas y evolutivas que desempeñan los organismos que interactúan (Schupp et al., 2017; Verdú et al., 2021). Las especies que muestren gran efectividad contribuirán en gran medida al éxito reproductivo y la dinámica de la población de las especies con las que interactúen (Schupp, 1993; Godínez-Álvarez et al., 2002; Schupp et al., 2010; Ruggera et al., 2016). También ejercerán fuertes presiones de selección sobre el conjunto de rasgos que median en dicha interacción, lo que podría moldear la evolución fenotípica y la coevolución de manera significativa (Reid, 1991; Jordano, 1995; Palacio & Ordano, 2018; Gómez et al., 2019; Traveset et al., 2019; Valverde et al., 2019). Se espera que la selección natural favorezca la evolución de rasgos mutualistas que aumenten simultáneamente la cantidad y la calidad de las interacciones, ya que ambas contribuyen a la eficacia global. Cuando una determinada especie interactúa con múltiples especies, el patrón de variación de la efectividad influirá en la capacidad de dicha especie para discriminar entre aquellas y aumentar la cantidad de interacciones con los socios que proporcionen las interacciones de mayor calidad (Spiegel & Nathan, 2007; Calviño-Cancela & Martín-Herrero, 2009; Castro et al., 2013; Li et al., 2016; Rother et al., 2016; Blendinger, 2017; McConkey et al., 2018). Entender la efectividad de las interacciones individuales contribuye a una comprensión más profunda de los impulsores del reclutamiento y la demografía de la población, y de la evolución de los sistemas de interacción (Schupp et al., 2010, 2017).

La efectividad puede relacionarse con otras métricas de fuerza de interacción. Quizás la más parecida sea la fuerza de interacción como el efecto a corto plazo de un individuo sobre un individuo de otra especie (fuerza de interacción *per cápita sensu*) (Wooton & Emmerson, 2005).

4.3.1 Paisaje de efectividad

Los patrones de los valores de efectividad pueden visualizarse utilizando un paisaje de efectividad del mutualismo (Fig. 2), que tiene QTC en el eje x y QLC en el eje y (Schupp et al., 2010, 2017). Debido a que estos ejes son multiplicativos, todas las combinaciones de cantidad y calidad que producen el mismo valor de efectividad están conectadas por isoclinas, que aumentan en valor desde la parte inferior izquierda hacia la superior derecha, con lo cual se facilita la interpretación visual del paisaje.

Los paisajes de efectividad han demostrado ser muy útiles para evaluar las contribuciones de los diferentes organismos que interactúan en el reclutamiento de muchas plantas e identificar qué procesos, relacionados con la cantidad o la calidad, median esta función (Castro et al., 2017; Kato & Koike, 2018; McConkey et al., 2018). Desde esta perspectiva, el paisaje de la eficacia ha estimulado una intensa investigación sobre la naturaleza y la identidad de los organismos interactuantes más importantes para muchas especies de plantas, considerando sobre todo los mutualismos de dispersión de semillas (véase p. ej. Rodríguez-Pérez & Traveset, 2010; Camargo et al., 2016; Mokotjomela et al., 2016; Nogales et al., 2017; McConkey et al., 2018; Quintero et al., 2020), y recientemente cada vez más con mutualismos de polinización (véase p. ej. Fontúrbel et al., 2017a; Valverde et al., 2019).

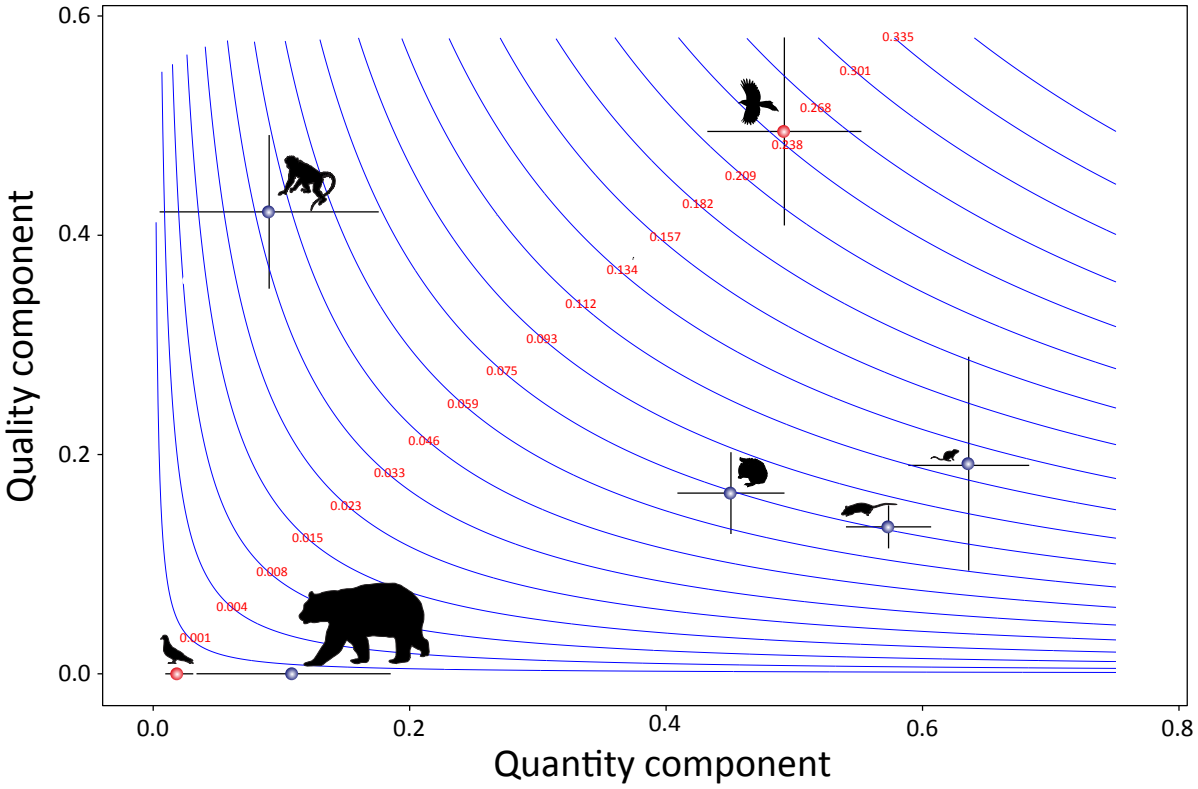


Figura 2. Hipotético paisaje de efectividad con siete especies dispersantes de frutos de quercíneas (*Quercus* spp.).

4.3.2 Propiedades de los paisajes de efectividad

El paisaje de efectividad, además de la función descriptiva y visual que ha desempeñado durante la última década, puede servir también como herramienta conceptual para ayudar a elaborar hipótesis respecto de cómo pueden haber evolucionado los diferentes sistemas de interacción mutualista (Gómez et al., 2022). Proponemos que la disposición «espacial» (entendida como la dispersión de los valores de efectividad a lo largo del paisaje definido por los ejes QTC y QLC) de los valores de efectividad dentro de un paisaje de efectividad proporciona una importante visión de la ecología y la evolución de las interacciones mutualistas. En particular, tres propiedades no excluyentes de esta disposición espacial pueden ser útiles para evaluar cómo han evolucionado las interacciones mutualistas:

a. **Dispersión de los valores de efectividad.** Esta propiedad describe la distribución espacial de los valores de efectividad a través del paisaje y da una idea de cuán similares, o cuán diferentes, son los organismos que interactúan en términos de sus efectos sobre la aptitud (i.e. cómo los polinizadores o dispersores múltiples afectan a la aptitud de la planta con la que interactúan). La dispersión puede variar desde una dispersión aleatoria nula, a una dispersión uniforme (regular, uniforme, sobredispersa), en que los valores de eficacia están separados unos de otros en el paisaje más de lo esperado por procesos aleatorios; hasta una dispersión agrupada (agregada, en parches), en que los valores de eficacia se agrupan en grupos estadísticamente distintos que tienen valores de eficacia similares.

   Los patrones espaciales agrupados indican que hay grupos distintos de especies que tienen efectos similares sobre la aptitud de su pareja, revelando la ocurrencia de equivalencia funcional en grupos de organismos que interactúan (Calviño-Cancela & Martín-Herrero, 2009; González-Castro et al., 2015; Palacio, 2019). Por el contrario, los paisajes de eficacia sobredispersos indican que los diferentes organismos que interactúan tienen efectos muy distintos sobre la aptitud de su pareja y, en consecuencia, no son intercambiables. Los conjuntos filogenéticamente diversos de organismos que interactúan pueden producir este patrón (Escribano-Avila et al., 2014; Nogales et al., 2017). Mientras que en los paisajes sobredispersos existe la posibilidad de responder a la selección ejercida por aquellas especies individuales que tengan los mayores efectos sobre la aptitud, en los paisajes aglomerados la selección natural favorecerá a aquellos grupos de especies funcionalmente equivalentes que tengan en conjunto el mayor efecto sobre la aptitud (Zamora, 2000; Gómez & Zamora, 2006). Sugerimos que los paisajes sobredispersos estimulan la evolución de sistemas especializados y los paisajes agrupados promueven la evolución de sistemas mutualistas generalizados.

b. **Contribución relativa de los componentes.** Esta propiedad describe cuál de los dos componentes de la efectividad, QTC y QLC, tiene el mayor impacto en la estructura de los valores de efectividad. Existen tres posibilidades: 1) los dos componentes pueden ser equivalentes en su impacto sobre los valores de efectividad; 2) el paisaje puede tener una eficacia impulsada por la calidad, donde el eje del componente QLC tiene el mayor impacto en la estructura de los valores de eficacia; y 3) el paisaje puede tener una eficacia impulsada por la cantidad, donde el eje del componente QTC tiene el mayor impacto en la estructura de los valores de eficacia.

La efectividad impulsada por la cantidad tiende a ser común en los sistemas generalizados no adaptativos, en los cuales la efectividad es impulsada en gran medida por la amplia variación en la abundancia de socios locales (Zamora, 2000; Vázquez et al., 2005; Blüthgen et al., 2006; Brodie et al., 2009a). Por el contrario, la eficacia impulsada por la calidad se asocia a sistemas en los que uno o unos pocos mutualistas varían mucho en la eficiencia por visita. La variación en la eficiencia por visita (QLC) es una condición previa para la especialización (Schemske & Horvitz, 1984).

c. **Correlación de componentes.** Esta propiedad describe la asociación estadística entre los valores de cantidad y calidad. Puede variar desde el patrón nulo de ausencia de correlación hasta una correlación de componentes positiva —cuando aquellos dispersores con valores más altos del componente de calidad son también los que tienen valores más altos del componente de cantidad— y una correlación de componentes negativa donde aquellos dispersores con valores más altos del componente de calidad tienen valores más bajos del componente de cantidad y viceversa. Se espera que la especialización en la interacción haga que los paisajes de eficacia presenten una correlación de componentes positiva significativa (González-Castro et al., 2015), una característica resultante de que la selección natural ha dado forma a aquellos rasgos que atraen preferentemente a las especies interactuantes de mayor calidad (similar al «principio del polinizador más efectivo» de Stebbins, 1970). Por el contrario, una correlación de componentes negativa está probablemente asociada a interacciones generalizadas (Calviño-Cancela & Martín-Herrero, 2009; González-Castro et al., 2015; Palacio, 2019).

Estas tres propiedades, evaluadas conjuntamente, proporcionan información sobre el grado de coevolución y especialización de las interacciones mutualistas diversificadas entre las especies de vida libre. Al respecto, se están investigando métodos para evaluar y cuantificar la coevolución entre especies de vida libre (Week & Nuismer, 2019). Además, aún carecemos de métodos estadísticos de aplicación general que produzcan estimaciones numéricas de la fuerza de la coevolución en la naturaleza.

Proponemos que las interacciones coevolucionadas especializadas darán lugar a paisajes impulsados por la calidad, correlacionados positivamente y sobredispersos, mientras que las interacciones coevolucionadas generalizadas darán lugar a paisajes impulsados por la calidad, correlacionados positivamente pero agrupados en torno a varios grupos funcionales bien diferenciados.

Por el contrario, las interacciones altamente generalizadas y de baja especificidad producirán paisajes impulsados por la cantidad y correlacionados negativamente. En este tipo de interacción, el paisaje se agrupará si la especie objetivo interactúa con socios funcionalmente redundantes o filogenéticamente relacionados. De lo contrario, el paisaje estará uniformemente disperso o sobredisperso, lo que significará probablemente que la coevolución no es un factor importante.

Conclusiones

Las interacciones ecológicas han atraído la atención de los investigadores desde el inicio de la Biología como disciplina científica. En la actualidad, se experimenta un interés renovado en las interacciones ecológicas debido al impulso que ha tomado el estudio de las redes de interacciones. Por este motivo, ahora es más necesario que nunca que los investigadores comprendan que las interacciones ecológicas son mucho más que meros enlaces entre nodos de una red. La estructura macroscópica de las redes ecológicas solo tiene un sentido biológicamente relevante si tenemos un conocimiento lo más preciso posible del efecto que las especies tienen entre sí cuando interaccionan. Soy consciente de que la tarea es ardua en muchos casos, sobre todo cuando los sistemas contienen muchas especies. Mi deseo es despertar al menos en el lector la idea de que un entendimiento adecuado de las interacciones que mantienen las especies en la naturaleza requiere de un conocimiento profundo y riguroso del efecto real de unas sobre otras.

Agradecimientos

Estoy profundamente agradecido a Eugene W. Schupp, Pedro Jordano, Adela González-Megías, Francisco Perfectti, Miguel Verdú, José María Iriondo y Pedro Torres por haberme ayudado a madurar las ideas desarrolladas en este capítulo con sus reflexiones, comentarios y sugerencias. La realización de este trabajo ha sido posible gracias al apoyo financiero por parte del proyecto ADAPMAR (PID-126456NB-C21) de la Agencia Estatal de Investigación de España, el proyecto LifeWatch ERIC-SUMHAL (LIFEWATCH-2019-09-CSIC-13) con financiamiento FEDER-EU, y de los fondos propios del programa CYTED (Red Temática P417RT0228).





Sección II

Aplicaciones y efectos

CAPÍTULO

5



BIODIVERSIDAD Y FUNCIONES ECOSISTÉMICAS EN LAS INTERACCIONES MUTUALISTAS PLANTA-ANIMAL

Daniel García[1] *
Teresa Morán-López[1,2]
Marcos Miñarro[3]

La imagen ilustra un abejorro (*Bombus pascuorum*) polinizando flores de arándano americano (*Vaccinium ashei*) cultivado en Asturias (España). Créditos de fotografía: Marcos Miñarro.

[1] Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo e Instituto Mixto de Investigación en Biodiversidad (UO-CSIC-PA). C/Catedrático Rodrigo Uría s/n, E-33006 Oviedo, Asturias, España.
[2] Grupo de Ecología Cuantitativa, INIBIOMA-CONICET, Universidad Nacional del Comahue. San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.
[3] Servicio Regional de Investigación y Desarrollo Agroalimentario (SERIDA), Ctra. AS-267, PK 19, E-33300, Villaviciosa, Asturias, España.
* Autor de correspondencia. Email: danielgarcia@uniovi.es

Resumen

Las interacciones mutualistas planta–animal (IMPA) incluyen aquellas relaciones entre plantas y animales que, a través de efectos ecológicos positivos y recíprocos, pueden llegar a operar como fuerzas de selección natural. Aunque el papel demográfico y evolutivo de las IMPA es bien conocido desde hace décadas, estas interacciones rara vez se analizan como funciones y/o servicios de los ecosistemas. En este capítulo interpretamos la polinización y la dispersión de semillas por animales como procesos ecosistémicos cuya magnitud y estabilidad dependen de la propia biodiversidad contenida en las interacciones ecológicas. Para ello consideramos los efectos funcionales de las IMPA a la hora de regular la biomasa y la abundancia de las especies en las redes tróficas, a través de componentes que representan tanto la cantidad como la calidad de las interacciones. También resaltamos que numerosos estudios muestran los efectos positivos de la abundancia y la riqueza de especies de animales en la magnitud de las funciones de polinización y dispersión de semillas. Estos vínculos positivos se explican a partir de diferentes mecanismos como los efectos de muestreo, la complementariedad de nicho y la facilitación interespecífica. Menos estudiado ha sido el papel positivo de la biodiversidad en la estabilidad de la polinización y la dispersión de semillas, que potencialmente surge de efectos portafolio, de compensación de densidad o de diversidad de respuesta. Tener en cuenta los rasgos de las especies que participan en las IMPA —interpretados como rasgos de efecto funcional o de respuesta a las perturbaciones— ayuda a entender mejor la resiliencia de la polinización y la dispersión de semillas frente a las perturbaciones y los impactos antrópicos. En un mundo donde multitud de especies vegetales y animales sufren declives poblacionales y extinciones locales de manera generalizada, y donde el bienestar diario de millones de personas se ve progresivamente afectado por la pérdida de servicios de los ecosistemas, resulta prioritario estudiar los mecanismos que regulan el resultado funcional de las interacciones ecológicas.

Introducción

Las IMPA abarcan aquellas relaciones ecológicas de efecto positivo recíproco entre plantas y animales. Para los animales, las interacciones mutualistas se plasman, en la mayoría de los casos, en el uso de partes de las plantas (néctar, frutos, semillas…) como recurso trófico. Para las plantas, estas interacciones devienen en efectos ecológicos que, si bien pueden ser diversos (movimiento, defensa, mejora de condiciones ambientales…), suponen generalmente una mejora en términos de supervivencia o reproducción. Por ejemplo, en las interacciones de polinización, los animales (p. ej. insectos) obtienen alimento en forma de polen y néctar florales, y las plantas consiguen fecundar sus óvulos con polen recogido a cierta distancia (Fig. 1; Ollerton, 2021). En las interacciones de dispersión de semillas, los animales consumen frutos o algunas semillas y diseminan otras lejos de las plantas, de forma que estas escapan a sus depredadores o alcanzan sitios válidos para establecer nuevas plantas (Fig. 1; Jordano, 2014). Se asume que estos efectos ecológicos directos tienen luego una repercusión demográfica, pues fomentan la entrada y el mantenimiento de individuos en las poblaciones tanto de plantas como de animales y posibilitan, a largo plazo, que las IMPA operen como fuerzas selectivas en la evolución de las especies participantes.



Figura 1. Ejemplos de interacciones mutualistas planta-animal (IMPA) y sus funciones y servicios ecosistémicos asociados.

Fila superior: Un abejorro (*Bombus terrestris*) recolecta néctar y polen en un manzano, polinizando las flores y determinando el cuajado de los frutos y, por tanto, la cosecha de manzana de sidra de Asturias (créditos de fotografías: Marcos Miñarro).

Fila inferior: Un mirlo (*Turdus merula*) consume frutos de acebo (*Ilex aquifolium*), participando en un proceso dispersión de semillas de los árboles que controla la regeneración del bosque en la cordillera Cantábrica (créditos de fotografías: Luis Ojenbarrena/Daniel García).

Los efectos directos de las IMPA son bien conocidos desde hace décadas y han sido considerados en la investigación de las interacciones desde distintas perspectivas. Así, son frecuentes los estudios de corte individualista, que evalúan la dinámica demográfica de especies vegetales concretas teniendo en cuenta el papel ecológico de los polinizadores (Herrera, 2000; Gómez et al., 2010) o de los frugívoros dispersantes de semillas (García, 2001; González-Varo et al., 2019). Por otra parte, numerosos estudios de carácter sistémico asumen los efectos de las IMPA a la hora de evaluar procesos evolutivos (Strauss & Irwin, 2004) o características estructurales de las redes de interacciones (Bascompte & Jordano, 2007). Sin embargo, las IMPA rara vez han sido considerados explícitamente como procesos que modulan el funcionamiento de los ecosistemas (pero ver Schleuning et al., 2015). Interpretar los efectos de las IMPA como funciones ecosistémicas resulta relevante desde un punto de vista tanto teórico como práctico. Por una parte, es necesario evaluar los mutualismos bajo nuevos paradigmas de la ciencia ecológica, como es la relación causal entre biodiversidad y funcionamiento ecosistémico (Loreau, 2010). Por otra parte, las IMPA pueden ser también vistas como fuente de servicios ecosistémicos, es decir, como procesos derivados de la actividad de los organismos que tienen una repercusión directa en el bienestar humano (p. ej., la cosecha de muchas plantas de cultivo depende de la actividad de los animales polinizadores; Kremen et al., 2007).

En este capítulo interpretamos las interacciones de polinización y dispersión de semillas por animales como funciones y servicios ecosistémicos cuya magnitud y estabilidad dependen de la propia biodiversidad contenida en las interacciones ecológicas. Para ello, revisamos la literatura existente sobre esta temática, tratando las siguientes preguntas:

1) ¿Podemos considerar las IMPA como funciones y servicios ecosistémicos a partir de sus efectos funcionales?
2) ¿Existe un vínculo positivo entre la biodiversidad y la magnitud y/o la estabilidad de las funciones ecosistémicas en las IMPA?
3) ¿Cuáles son los mecanismos que subyacen a dicho vínculo?
4) ¿Qué nos dicen los rasgos de las especies sobre la persistencia de las funciones ecosistémicas en las IMPA?

Tras abordar estas cuestiones, resaltamos las carencias de conocimiento que deberían guiar el futuro estudio de las IMPA como funciones ecosistémicas.

1. Las interacciones mutualistas planta-animal como funciones ecosistémicas

En su definición general clásica, las funciones ecosistémicas son todos aquellos procesos que modulan la acumulación y transferencia de materia y energía en los ecosistemas, entendiendo como materia, básicamente, los elementos como el carbono y el nitrógeno, y como energía, la radiación solar y la energía metabólica de los seres vivos (Loreau, 2010). Hablamos, por otra parte, de «funcionamiento» para referirnos al conjunto de procesos que ocurren en un ecosistema, observado este como una entidad global y sistémica. Estos procesos de cambio de materia y energía están fundamentalmente regulados por las relaciones de los organismos entre sí y con su ambiente abiótico. Así, funciones ecosistémicas arquetípicas de, por ejemplo, un bosque templado, serían la producción primaria (medible a través de la acumulación de biomasa en las plantas), la producción secundaria (acumulación de biomasa en animales, hongos, protistas y bacterias) o el reciclado de nutrientes (medible como la descomposición de la materia orgánica edáfica).

Aplicar aproximaciones energéticas y holistas en las IMPA resulta complejo, especialmente teniendo en cuenta que, en la mayoría de los casos, estas se miden como simples frecuencias de interacción (número absoluto o relativo de veces que una especie de planta interactúa con una especie de animal). No obstante, podemos acercarnos a esta perspectiva energética si tenemos en cuenta los efectos tróficos de las IMPA. Tanto en la polinización como en la dispersión de semillas, las plantas actúan como organismos recurso y los animales como consumidores. Por tanto, las IMPA son susceptibles de ser analizadas mediante perspectivas de red trófica, en las que se buscan efectos reguladores recíprocos para ambos participantes de una interacción (recurso y consumidor) en términos de cambio en la biomasa o en los tamaños de población (Duffy, 2002). En este sentido, las relaciones mutualistas han recibido menos atención que las interacciones antagonistas de «explotación» (depredación, ramoneo, parasitismo), tradicionalmente vistas como los reguladores principales tanto de la abundancia y la riqueza en las comunidades ecológicas como de la acumulación de biomasa en distintos niveles tróficos (Holt, 2012). Así, los procesos de control ascendente (desde el organismo recurso al consumidor) y descendente (desde el consumidor al recurso) en las redes tróficas estarían condicionando no solo el tamaño y la composición de las comunidades ecológicas, sino también la dinámica de transferencia energética entre organismos que configuran el ecosistema (Borer & Gruner, 2012). Estos efectos reguladores pueden evaluarse en las IMPA, asumiendo efectos positivos en términos de supervivencia o reproducción en ambos sentidos de las interacciones.

En las plantas, los efectos demográficos dependerían de la formación de semillas, en el caso de la polinización, y de los cambios en las expectativas de las semillas de sobrevivir a los depredadores, germinar y establecerse a largo plazo, en el caso de la dispersión (Wang & Smith, 2002). En los animales, pueden analizarse los efectos del consumo de frutos, néctar o polen en términos energéticos (calorías aportadas, biomasa acumulada) o demográficos (mejora en supervivencia o reproducción; Jordano, 2014).

Los ejemplos de relaciones regulatorias en las IMPA son diversos. Así, en sentido ascendente (de la planta al animal), es sabido que la disponibilidad de plantas en flor repercute en la capacidad reproductiva de los animales polinizadores, por ejemplo, cuando su desarrollo larvario depende de los recursos tróficos que ofrece el polen (Vázquez et al., 2012). Además, la abundancia de frutos y semillas puede modular las poblaciones de animales dispersores de semillas a través del impacto en su supervivencia o reproducción (González-Varo et al., 2022). En sentido descendente (del animal a la planta), los cambios en la presencia o abundancia de los polinizadores pueden repercutir en las poblaciones de las plantas polinizadas, actuando tanto a nivel de su capacidad para producir semillas (Santiago-Hernández et al., 2019) como a nivel de su dinámica poblacional (Gómez et al., 2010). De forma parecida, el declive o la desaparición de los animales dispersores de semillas puede llevar a la regresión poblacional de las plantas dispersadas por estos (Farwig & Berens, 2012). Los efectos reguladores de las IMPA no solo se manifiestan a nivel de poblaciones de plantas o animales, sino que trascienden hasta relaciones entre las riquezas de especies de plantas y animales. Así, una mayor riqueza de plantas recurso en los ecosistemas promovería una mayor diversidad de animales polinizadores (Fründ et al., 2010), frugívoros dispersantes (Vollstádt et al., 2020) y viceversa (Fontaine et al., 2006; García & Martínez, 2012).

Desde la perspectiva tanto de la planta como desde la del animal, los efectos reguladores de las interacciones pueden desglosarse en una componente cuantitativa y una componente cualitativa. La componente cuantitativa se relaciona directamente con la frecuencia de interacción y mide, por ejemplo, el número de flores visitadas y la cantidad de granos de polen que son transportados por un polinizador (o el número de frutos consumidos y de semillas depositadas por un dispersante; Herrera, 1989; Schupp et al., 2010). La componente cualitativa refleja los efectos *per cápita* de las interacciones, es decir, aquellos asociados a la identidad de las especies participantes e independientes de su abundancia o frecuencia de interacción (Herrera, 1987; Schupp et al., 2010). Por ejemplo, distintos dispersores de semillas pueden provocar efectos diferentes en la capacidad de germinación de las semillas debido a distintos tiempos de retención en el tracto digestivo, así como

distintas expectativas de supervivencia de las semillas frente a los depredadores en función de dónde las depositan (González-Castro et al., 2015). Desde la perspectiva animal, distintas plantas ofrecen recursos en su néctar, polen o frutos que son cualitativamente diferentes en términos de aprovechamiento y calidad nutricional. Por ejemplo, los frutos pueden variar dependiendo de sus cantidades relativas de pulpa (tejido digerible) y semillas (tejido no digerible) o la concentración calórica de su pulpa (Quintero et al., 2020). Evaluar los efectos reguladores globales de las IMPA en los ecosistemas, teniendo en cuenta los efectos poblacionales de las numerosas especies que interactúan *de facto* en las comunidades naturales es un gran reto teórico y metodológico, y los estudios en este sentido son muy escasos (Vázquez et al., 2012; González-Castro et al., 2022). En cualquier caso, la frecuencia de interacción puede ser un estimador adecuado de la fuerza del efecto de las especies participantes en las IMPA cuando las diferencias entre especies en sus efectos *per cápita* (calidad) son menores que en la cantidad de interacciones y, especialmente, cuando las especies con mayor contribución cuantitativa tienen también una alta calidad (Vázquez et al., 2005; Schleuning et al., 2015).

Una visión más amplia de las funciones ecosistémicas, que no necesariamente se basa en una perspectiva energética, es aquella relacionada con el carácter dinámico de los ecosistemas a lo largo del tiempo y a través del espacio. Así, las funciones ecosistémicas concretas, e incluso el funcionamiento global de los ecosistemas, pueden sufrir situaciones de declive ante perturbaciones ecológicas que suponen cambios bruscos en la abundancia de organismos y especies, y en la disponibilidad de energía y nutrientes (Folke et al., 2004; Oliver et al., 2015). No obstante, los ecosistemas y sus funciones pueden mostrar resiliencia, entendida como capacidad intrínseca de mantenerse a largo plazo frente a las perturbaciones, bien porque se resiste su impacto o bien porque se produce una recuperación a posteriori. En este sentido, las IMPA sufren frecuentemente el impacto negativo de las perturbaciones, y tanto la polinización como la dispersión de semillas decrecen, por ejemplo, frente a la pérdida de hábitat o a la invasión biológica en los ecosistemas (p. ej. Traveset & Richardson, 2006; García et al., 2013). Por otra parte, al modular la abundancia y la distribución espacial de los propágulos de plantas en los ecosistemas, las IMPA influyen en su resiliencia (Lunberg & Moberg, 2003; Elmqvist et al., 2003). Por ejemplo, los animales dispersores de semillas dinamizan la sucesión ecológica y fomentan la recuperación de la vegetación leñosa en las áreas deforestadas, al actuar como vínculos móviles capaces de transferir semillas de árboles y arbustos entre áreas fuente y áreas perturbadas (Carlo & Morales, 2016; Martínez & García, 2017).

2. Las interacciones mutualistas planta-animal como servicios ecosistémicos

El concepto de servicio ecosistémico hace referencia a aquellos elementos (organismos o sus partes) y funciones (procesos derivados de la actividad de los organismos) de los ecosistemas con un efecto evidente en el bienestar de las personas o las sociedades humanas (Daily, 1997). Las funciones ecosistémicas derivadas de las IMPA repercuten en el bienestar humano de formas muy diversas. Uno de los efectos más patentes es el papel de la polinización por animales en la provisión de alimento, ya que el 75% de los 111 principales cultivos agrícolas del mundo depende completa o parcialmente de la intervención de los animales polinizadores para producir frutos y/o semillas (Fig. 1; Klein et al., 2007). Este papel se atribuye en gran medida a los animales silvestres (eminentemente insectos), ya que los polinizadores domesticados (como la abeja de la miel *Apis melifera*) tienen una contribución limitada en la producción agrícola global (Garibaldi et al., 2013). Otro conjunto de servicios ecosistémicos se deriva de la importancia que tienen tanto la polinización como la dispersión de semillas para el mantenimiento y la expansión de la vegetación, especialmente de los bosques y matorrales (Fig. 1). De estos ecosistemas dependen servicios tan relevantes como la provisión de alimento, combustible y productos madereros (p. ej. Leverkus & Castro, 2017; Egerer et al., 2018), o la prevención de riesgos de seguridad y salud a través de la regulación de la escorrentía, del mantenimiento de terrenos en pendiente o del mantenimiento del arbolado urbano (p. ej. Hougner et al., 2006; Arenas et al., 2015). De forma importante, la regeneración de los bosques gracias a los dispersores de semillas repercute en el potencial de estos ecosistemas para acumular carbono y amortiguar el cambio climático (Bello et al., 2021). Finalmente, a través de sus efectos funcionales sobre las poblaciones y comunidades vegetales, las IMPA intervienen de forma sustancial en servicios de restauración ecológica (McAlpine et al., 2016), de conservación de especies amenazadas (García & Obeso, 2003), o de recuperación y mantenimiento de la biodiversidad *sensu lato* (Aslan et al., 2013).

3. Vínculo entre biodiversidad y función ecosistémica

La biodiversidad representa, en términos generales, la variedad de formas de expresión de la vida en la Tierra y, frecuentemente, se mide a través de la diversidad de organismos en las comunidades ecológicas y los biomas mundiales (Loreau, 2010). Esta diversidad ecológica ha sido tradicionalmente considerada como una característica estructural de los ecosistemas, que emerge como resultado de tres fuerzas: la respuesta de los organismos a la variación ambiental, las interacciones entre organismos y el propio funcionamiento energético de los ecosistemas (van der Plas, 2019). Desde finales del siglo XX, esta visión se ha ido transformando al considerar que la biodiversidad *per se* puede ser una causa de las diferencias en funcionamiento observables entre ecosistemas. Dicho de otro modo, se asume que los ecosistemas que albergan una mayor biodiversidad muestran una mayor magnitud y estabilidad espacio-temporal en sus funciones. La idea del vínculo causal positivo entre biodiversidad y funciones ecosistémicas ha dado lugar a toda una rama de investigación ecológica (Biodiversity and Ecosystem Functioning research; Loreau, 2010; Tilman et al., 2014) que aboga por considerar este patrón como un paradigma integrador en la ciencia ecológica (Loreau, 2010). Las primeras pruebas del vínculo causal positivo Biodiversidad-Función Ecosistémica (BFE en adelante) proceden de experimentos con comunidades manipuladas de plantas herbáceas que encontraban aumentos de la biomasa vegetal a lo largo de gradientes crecientes de riqueza de plantas (Tilman et al., 2014). Estos experimentos demostraron también que mayores riquezas llevaban a mantener valores de biomasa menos variables en el tiempo y en el espacio, a recuperarse mejor de las perturbaciones extractivas y a soportar mejor las invasiones biológicas, es decir, a mayor estabilidad (Loreau, 2010; Tilman et al., 2014). Los efectos positivos de la riqueza sobre la magnitud y la estabilidad de las funciones ecosistémicas han sido posteriormente corroborados en estudios teóricos, así como en estudios experimentales y observacionales sobre otros organismos y funciones ecosistémicas (p. ej. animales detritívoros y tasa de descomposición; var der Plas, 2019).

Las IMPA muestran peculiaridades que las hacen ser un sistema óptimo para comprender mejor el vínculo BFE, ya que la mayor parte de conocimiento de este campo viene de estudios experimentales, basados en gradientes de biodiversidad manipulados y aleatorios, representativos de un único nivel trófico (normalmente los productores primarios) y realizados a escalas espacio-temporales pequeñas (Peh & Lewis 2012).

En este sentido, las IMPA:

1) representan funciones que combinan simultáneamente varios niveles tróficos (Schleuning et al., 2015);

2) operan a escalas espacio-temporales de intermedias a amplias (García et al., 2011);

3) son frecuentes en los gradientes paisajísticos del mundo real (i.e. modificados por el impacto antrópico; García et al., 2010) que conllevan cambios no aleatorios en la riqueza y la composición de especies (Loy & Brossi, 2002);

4) representan un amplio abanico de biodiversidad en ecosistemas terrestres y biomas de todo el planeta (Winfree, 2013).

No obstante, también ofrecen ciertas desventajas para el análisis del vínculo BFE (Loy & Brossi, 2022). Una es la dificultad antes expuesta para interpretarlas intuitivamente bajo la perspectiva energética de las funciones ecosistémicas. Otra es la plasticidad comportamental de los animales, que puede llevar, a través de la competencia interespecífica y las modificaciones facultativas en el nicho trófico, a alteraciones en los mecanismos subyacentes al vínculo BFE (véase Apartado 5.1).

4. Prevalencia del vínculo biodiversidad-función ecosistémica en las interacciones mutualistas planta-animal

Asumimos que una mayor biodiversidad en las IMPA conduce a una mayor magnitud de las funciones y los servicios ecosistémicos derivados de las mismas (Fig. 2A). Por ejemplo, una mayor riqueza de animales dispersantes se traduce en una mayor magnitud en la deposición de semillas en el paisaje (García & Martínez, 2012), y una mayor riqueza de insectos polinizadores en las plantas de cultivo lleva a una mejora en la producción de las cosechas (Martínez-Sastre et al., 2020).

Para evaluar la prevalencia del vínculo entre biodiversidad y función ecosistémica en las IMPA, hemos realizado una recopilación bibliográfica de estudios que evalúan explícitamente la relación entre distintas componentes de biodiversidad y distintas representaciones de la magnitud o la estabilidad de las funciones de polinización y dispersión de semillas por animales. Hemos desarrollado una búsqueda exhaustiva, no sistemática, de artículos científicos en revistas indexadas en Web of Science (Clarivate) a partir de

combinaciones de términos como «biodiversity», «diversity», «ecosystem functions», «ecosystem services», «pollination», «frugivory», «seed dispersal», «stability», «resilience», «complementarity», etc. En cada uno de los artículos (i.e. referencias), hemos extraído información referente a la función ecosistémica estudiada (polinización, dispersión de semillas) y su vínculo con la biodiversidad. Hemos identificado el tipo de componente de biodiversidad medido, el tipo de componente y parámetro de función, la existencia o no de relación y su signo, y los mecanismos subyacentes a la relación interpretados por los autores. También registramos la región bioclimática y el tipo de ecosistema o agroecosistema donde se desarrollaba el estudio.

El análisis bibliográfico condujo a un total de 77 referencias, de los cuales el 71,4% fueron estudios de polinización y el 28,6% estudios de dispersión de semillas por animales. Estas referencias arrojaron un total de 191 vínculos BFE, de nuevo mucho más frecuentes en la función de polinización (73,3% de los casos) que en la de dispersión de semillas (26,7%). Los estudios reflejaron, para ambas funciones, vínculos positivos significativos en la mayoría de los casos (>74%), además de escasas relaciones negativas significativas (Fig. 3A). Los vínculos se distribuyeron de forma desigual entre regiones bioclimáticas, estando las regiones mediterráneas mucho menos representadas que las áreas templadas, que fueron las dominantes en la polinización, pero de cobertura equiparable a las regiones tropicales en la dispersión de semillas (Fig. 3B). Por otra parte, los vínculos de polinización se estudiaron mayoritariamente en plantas de cultivo (95,7%) y ocasionalmente en praderas herbáceas (4,3%), mientras que los de dispersión de semillas se evaluaron de forma muy dispar en bosques (84,3%), matorrales (11,8%) y cultivos (3,9%). En resumen, los conocimientos actuales sobre el vínculo BFE en las IMPA tienen sesgos importantes en relación con los ecosistemas analizados: sistemas de cultivo templados para el caso de la polinización y bosques templados y tropicales para la dispersión de semillas.

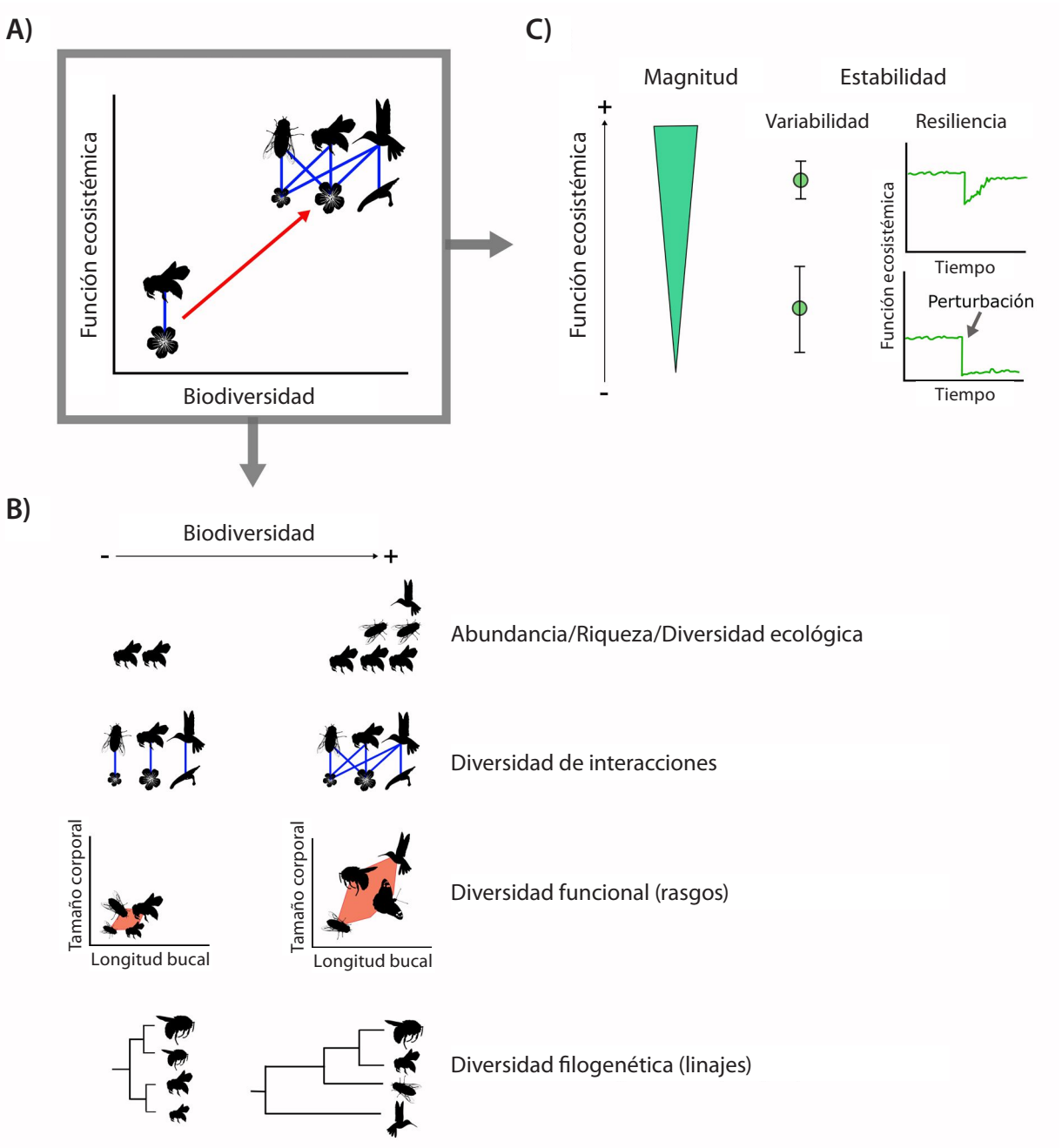


Figura 2. A) Representación de las IMPA en el marco de la relación entre biodiversidad y función ecosistémica. B) Dimensiones y parámetros para representar un gradiente de biodiversidad de las IMPA. C) Representación de las funciones ecosistémicas derivadas de las IMPA como magnitud o estabilidad (expresada como variabilidad espacio-temporal o como mantenimiento de la función a lo largo del tiempo frente a una perturbación).

El conjunto de estudios registrado pone de manifiesto la variedad de formas de medir y representar la biodiversidad y las funciones ecosistémicas en las IMPA. En relación con la representación de la biodiversidad, pueden distinguirse cuatro dimensiones (Fig. 2B). Primero, se considera una dimensión taxonómica basada en el conteo de individuos y especies animales y/o vegetales participantes en las IMPA, expresado como abundancia total de individuos de distintas especies (Gaston et al., 2018; Nicholson & Ricketts, 2019), riqueza de especies (Klein, 2009; Breitbach et al., 2010), o medidas de diversidad ecológica que combinan riqueza y abundancias relativas de las especies (p.ej. equitatividad; Garibaldi et al., 2015; García et al. 2018). Segundo, se puede tener en cuenta la propia variedad o diversidad de interacciones pareadas en las redes mutualistas, representable mediante parámetros globales como la equitatividad o el grado de especialización en las interacciones (Ebeling et al., 2011; García et al., 2018). Tercero, y más allá de la riqueza taxonómica, se considera la variedad de roles funcionales en los conjuntos de especies de animales o plantas en forma de diversidad funcional, medida como número de gremios funcionales (Hoehn et al., 2008), o bien a partir de la medida directa de la variación en los rasgos fenotípicos de las especies (Peña et al., 2020; Roquer-Beni et al., 2021). Cuarto, se incorpora la diversidad filogenética a partir de la medida de la heterogeneidad en los linajes evolutivos de las especies animales o vegetales presentes en las interacciones (Grab et al., 2019; Peña et al., 2020). La riqueza taxonómica y, sobre todo, la abundancia total de animales, han sido los parámetros más utilizados hasta ahora para representar la biodiversidad en los vínculos BFE en polinización y dispersión de semillas (Fig. 3C). Entre el 10 y el 15% de los vínculos analizados han incorporado una medida de diversidad funcional, la mayoría basada en análisis de rasgos. La consideración de la diversidad de interacciones y de la diversidad filogenética ha sido infrecuente, tanto en polinización como en dispersión de semillas (Fig. 3C).

La variación en las funciones ecosistémicas a lo largo del gradiente de biodiversidad en las IMPA se ha analizado en términos tanto de magnitud como de estabilidad de dichas funciones (Fig. 2C). No obstante, la mayor parte de los vínculos BFE analizados se enfocan hacia la magnitud de la polinización (86,4% de los casos) o de la dispersión de semillas (92,3%). La forma de medir la magnitud de la función varía enormemente entre distintos estudios. En el caso de la polinización, se recurre a medidas directas de éxito en el proceso de fecundación de las plantas, bien mediante tasas como el cuajado de frutos (proporción de flores que pasan a fruto; Martínez-Sastre et al., 2020) y el cuajado de semillas (proporción de óvulos florales que generan semillas; Martins et al., 2015), o bien mediante valores absolutos como el número y

peso de los frutos (p. ej. Kendall et al., 2020). A la hora de estimar la magnitud de los servicios de polinización puede ser importante controlar la variabilidad intrínseca de la capacidad de cuajado de las plantas (o sitios). Para ello, las tasas de cuajado de frutos y semillas se pueden relativizar respecto a una situación de exceso de polen (cuajado en saturación/cuajado con polen que llega de manera natural). En este caso, se mide limitación de polen y, por ende, la respuesta esperable a la biodiversidad es de signo negativo (Blitzer et al., 2016). Ocasionalmente, las medidas funcionales de la polinización se basan en la magnitud de reclutamiento de las plantas (Fontaine et al., 2006). En el ámbito agroecológico se representa también la cosecha del cultivo (Woodcock et al., 2019) o la calidad de los frutos (Ellis et al., 2017). Finalmente, se puede recurrir también a medidas indirectas de la intensidad de polinización como la densidad de tubos polínicos (Brittain et al., 2013) o la propia frecuencia de visita de polinizadores en las flores (Ebeling et al., 2008).

La función ecosistémica de dispersión de semillas se mide, idealmente, mediante parámetros que representan la intensidad de deposición de semillas del conjunto de especies de plantas (p. ej. abundancia total, riqueza de especies, equitatividad; Pejchar et al., 2008; García et al., 2018; Camargo et al., 2022). También se representan aspectos cualitativos de la dispersión como su patrón espacial, mediante la probabilidad de ocurrencia o la frecuencia de aparición en áreas deforestadas (García & Martínez, 2012). Como en el caso de la polinización, las medidas de función basadas en reclutamiento de plantas son escasas (p. ej. Martínez & García, 2017; Morán-López et al., 2020b). Por otra parte, se recurre frecuentemente a medidas indirectas de la dispersión de semillas basadas en la magnitud de frugivorismo, como la tasa de remoción de frutos (Ferger et al., 2016) o estimadores globales a partir de la estructura de las redes de interacciones planta-frugívoro (Peña et al., 2020).

La medida de la estabilidad de las funciones ecosistémicas de las IMPA se aborda desde dos perspectivas (Fig. 2C). Por una parte, se analiza la variación espacio-temporal de la magnitud de la función (p. ej. coeficiente de variación entre localidades del cuajado de frutos, en la polinización; Lázaro & Alomar, 2019), interpretándose mayor estabilidad ante menor variabilidad. Por otra parte, se analiza la resiliencia frente a las perturbaciones, asumiendo como mayor estabilidad una mayor capacidad para resistir y/o recuperar la función ecológica ante una perturbación (p. ej. el declive de la magnitud de dispersión de semillas ante la pérdida de hábitat se suaviza en situaciones de mayor diversidad de frugívoros y plantas; García et al., 2013).

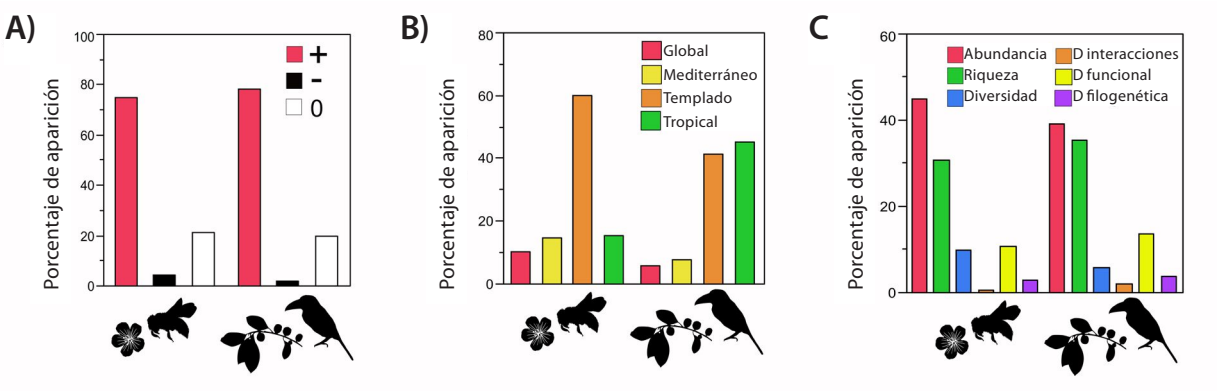


Figura 3. Prevalencia del vínculo biodiversidad-función ecosistémica (BFE) en estudios de polinización y dispersión de semillas (representados por distintos íconos de parejas planta-animal) A) Proporción de casos de estudio que muestran relaciones positivas, negativas o nulas en el vínculo BFE. B) Distribución de casos de estudio en distintos ámbitos biogeográficos. C) Proporción de distintos parámetros utilizados para representar el gradiente de biodiversidad en el conjunto de casos de estudio (D: diversidad).

5. Mecanismos del vínculo BFE

5.1. Biodiversidad en las IMPA y magnitud de las funciones ecosistémicas

La respuesta positiva de la magnitud de las funciones ecosistémicas al incremento de biodiversidad en las comunidades ecológicas puede surgir de diversos mecanismos, que pueden, a su vez, actuar de forma simultánea (Loreau 2010; Tilman et al. 2014). Un primer tipo de mecanismos hace referencia al hecho de que comunidades más diversas tienen, simplemente debido al azar, mayor probabilidad de albergar especies con una alta capacidad de aporte funcional, de forma que su presencia deriva en niveles altos de función ecosistémica. Este mecanismo se denomina, de forma genérica, efecto de muestreo o de selección (Loreau et al., 2010), y de forma específica, efecto de razón de masa o de dominancia cuando la especie de alto aporte funcional es dominante en abundancia o biomasa (Grime, 1998; Mokany et al., 2008). Así, en el caso de las IMPA (Fig. 4A), se ha demostrado que la abundancia total de polinizadores o frugívoros dispersantes —o incluso la incorporación específica del polinizador o dispersor dominante— es frecuentemente el principal regulador de la magnitud de polinización o dispersión de semillas (p. ej. Winfree et al., 2015; García et al., 2018).

Un segundo conjunto de mecanismos atribuye el incremento de función ecosistémica ante el aumento de biodiversidad al hecho de que las especies se complementan unas a otras a la hora de proporcionar dicha función. Dicho de otro modo, cuando distintas especies aportan distintas facetas funcionales en las IMPA, su coocurrencia lleva a un incremento en la magnitud de la función ecosistémica. Esta complementariedad se basa, en gran medida, en las diferencias entre especies en distintas componentes de su nicho ecológico (i.e. segregación de nicho; Bluthgen & Klein, 2011), bien de tipo trófico (p. ej. distintos animales frugívoros consumen distintas especies de frutos en función de características morfológicas, como el tamaño corporal; o comportamentales, como el hábito forestal; Fig. 4B; García et al., 2018), o bien de tipo ambiental (p. ej. distintas especies de polinizadores muestran distribuciones no solapadas en el tiempo y en el espacio porque responden de forma diferente a factores ambientales como la temperatura o la humedad; Miñarro & García, 2018). La complementariedad funcional puede también surgir entre especies que, de forma aislada, muestran nichos ecológicos solapados, pero que, cuando coinciden en la misma comunidad, segregan dichos nichos para evitar la competencia. Este caso, denominado complementariedad interactiva, se ha observado entre especies de polinizadores que cambian sus preferencias florales en coocurrencia porque, a pesar de ser generalistas, se especializan momentáneamente en determinados taxones florales (Fig. 4C; Fründ et al., 2013). Si la segregación no es posible y las especies participantes en las IMPA compiten de entre sí por sus interacciones, lo esperable es que la coocurrencia repercuta negativamente en la función ecosistémica (Fig. 4D).

Finalmente, existe un tercer grupo de mecanismos subyacentes al vínculo BFE basado, como la complementariedad, en diferencias cualitativas entre las especies, pero que, a diferencia de esta, operan en situaciones de solapamiento de nicho ecológico. Este grupo engloba la facilitación y la funcionalidad aumentada. La facilitación implica que la presencia de una determinada especie, proveedora de la función ecosistémica, favorece la incorporación de otras que mejorarán la contribución funcional (Fig. 4E; Loreau, 2010). La facilitación en las IMPA puede ocurrir porque unas especies animales utilizan a otras como señal de disponibilidad de recursos en las plantas con las que interactúan (p. ej. frugívoros que identifican rodales seguros para el consumo de frutos a través de la presencia de otras especies; Donoso et al., 2017a) y también porque las especies de plantas que florecen o fructifican de forma conjunta generan rodales de recursos proporcionalmente más atractivos para los animales (Martínez et al., 2014; Grab et al., 2017).

En la funcionalidad aumentada, se produce un incremento de la función ecosistémica cuando alguna de las especies participantes sobredimensiona su función en situación de coocurrencia con otras (Fig. 4F; Loy & Brossi, 2022). Es el caso de polinizadores que incrementan notablemente su efecto sobre determinados taxones florales, por ejemplo, debido a aumentos de velocidad de movimiento o cambios de patrón de vuelo que incrementan la calidad polínica mientras siguen visitando a otras plantas que comparten con otras especies (Loy & Brossi, 2022).

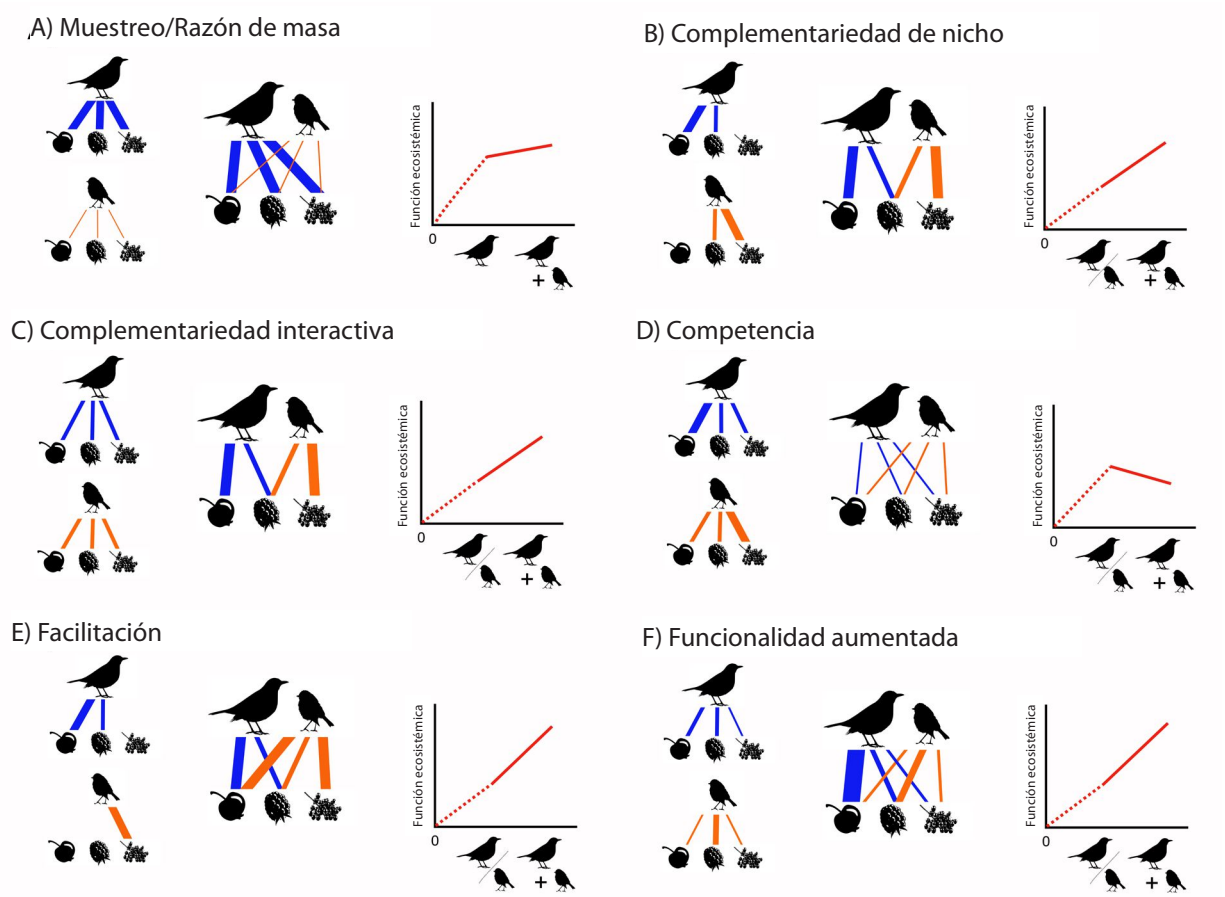


Figura 4. Mecanismos subyacentes a la relación entre biodiversidad en las IMPA y sus funciones ecosistémicas derivadas En cada mecanismo: (A-F) se representa la función ecosistémica (suma de vínculos en la red planta-animal) proporcionada por dos especies animales en aislamiento y coocurrencia, así como la relación esperable entre biodiversidad (se representa un gradiente simplificado incorporando cero especies, una o el conjunto de las dos especies) y función ecosistémica.

Los estudios de IMPA revisados identificaron algún mecanismo subyacente al vínculo BFE en el 53,4% de los casos. De estos, los estudios de polinización atribuyeron más del 60% de los vínculos a la complementariedad, y el resto a efectos de muestreo en su mayor parte (Fig. 5A). Los estudios de dispersión de semillas asignaron el 50% de los vínculos a efectos de muestreo, el 40% a efectos de complementariedad y el 10% a efectos de facilitación entre frugívoros o entre plantas (Fig. 5A). La mayoría de los casos de complementariedad en polinización se describieron como complementariedad espacio-temporal y/o interactiva (Fig. 5B). Eso puede deberse al hecho de que la mayoría de los estudios se centran en una única especie de planta, frecuentemente de cultivo, lo que limitaría la detección de complementariedad trófica usualmente basada en la segregación de distintos taxones florales entre distintos polinizadores. En los estudios de dispersión de semillas se detectó con frecuencia similar la complementariedad trófica y la espacio-temporal (Fig. 5B).

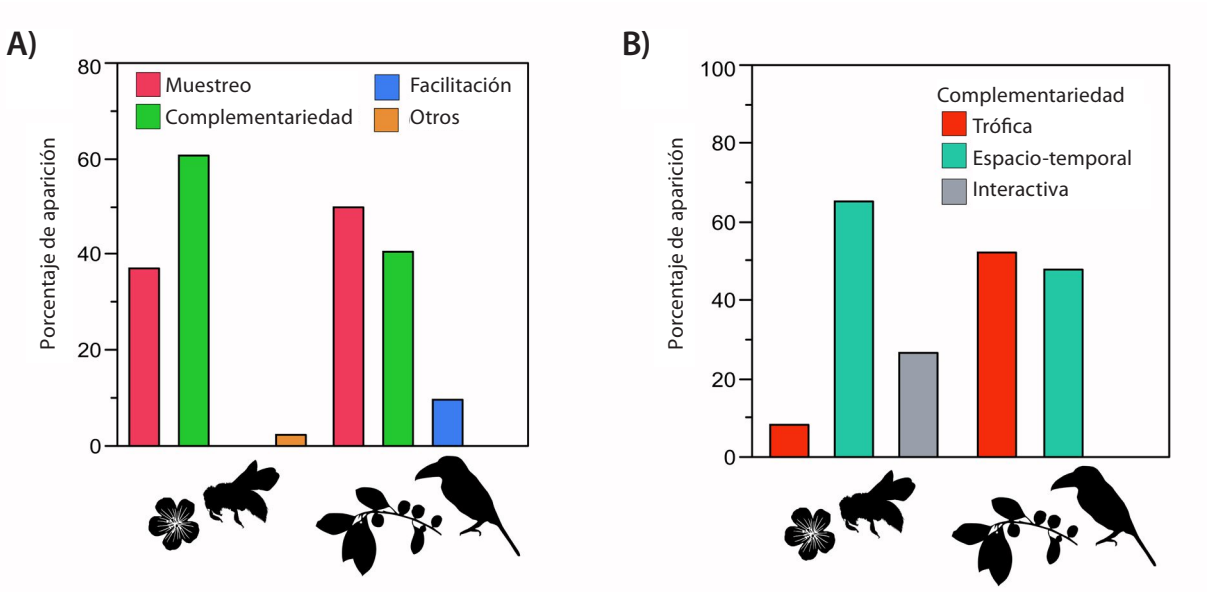


Figura 5. Prevalencia de mecanismos del vínculo entre biodiversidad y la magnitud de la función ecosistémica en estudios de polinización y dispersión de semillas (representados por distintos iconos de parejas planta-animal). A) Proporción de distintos mecanismos en el conjunto de casos de estudio. B) Distribución de distintos tipos de complementariedad en los casos de estudio que identifican este mecanismo.

5.2. Biodiversidad en las IMPA y estabilidad de las funciones ecosistémicas

Para explicar el vínculo positivo entre biodiversidad y estabilidad de las funciones ecosistémicas, también se recurre a varios mecanismos que pueden operar de forma simultánea en un mismo ecosistema. En relación con la reducción de la variabilidad espacio-temporal, se han identificado tres mecanismos relacionados con cómo se amortiguan las oscilaciones en la abundancia y/o actividad de las distintas especies participantes. En primer lugar, el mecanismo denominado efecto portafolio establece que las distintas especies proveedoras de la función pueden mostrar variaciones (aleatorias o no) en su aporte funcional desacompasadas en el espacio o en el tiempo. En consecuencia, cuanto mayor es el número de especies, mayor es la probabilidad de que las variaciones de las distintas especies se compensen unas con otras (si una especie disminuye su aportación, existirá alguna otra que la aumente) y, por ende, de que la función agregada del conjunto oscile menos (Fig. 6A; Loreau, 2010). En segundo lugar, el mecanismo de compensación de densidad asume que la abundancia global de las especies proveedoras de la función (p. ej. polinizadores) se mantiene con pocas oscilaciones, porque cuando una especie disminuye otras especies aumentan, con lo cual se compensan sus densidades (Fig. 6B; Winfree, 2013). Este mecanismo asume que las variaciones de las distintas especies participantes están en gran parte moduladas por la competencia interespecífica, de forma que los mencionados incrementos compensatorios se producen por liberación competitiva. En tercer lugar, la diversidad de respuesta, entendida como las diferencias entre especies en la manera de responder demográfica o comportamentalmente a la variabilidad ambiental, permitiría también reducir las oscilaciones en la función global al incrementar la biodiversidad (Winfree, 2013). Por ejemplo, distintas especies de polinizadores varían en su ritmo de actividad en función de la temperatura y la humedad, de forma que, en conjunto, pueden mantener la función de polinización a lo largo de distintas condiciones meteorológicas alternando sus aportes (Fig. 6C; Miñarro & García, 2018). La diversidad de respuesta no deja de ser una forma de complementariedad de nicho en el contexto de la variabilidad ambiental.

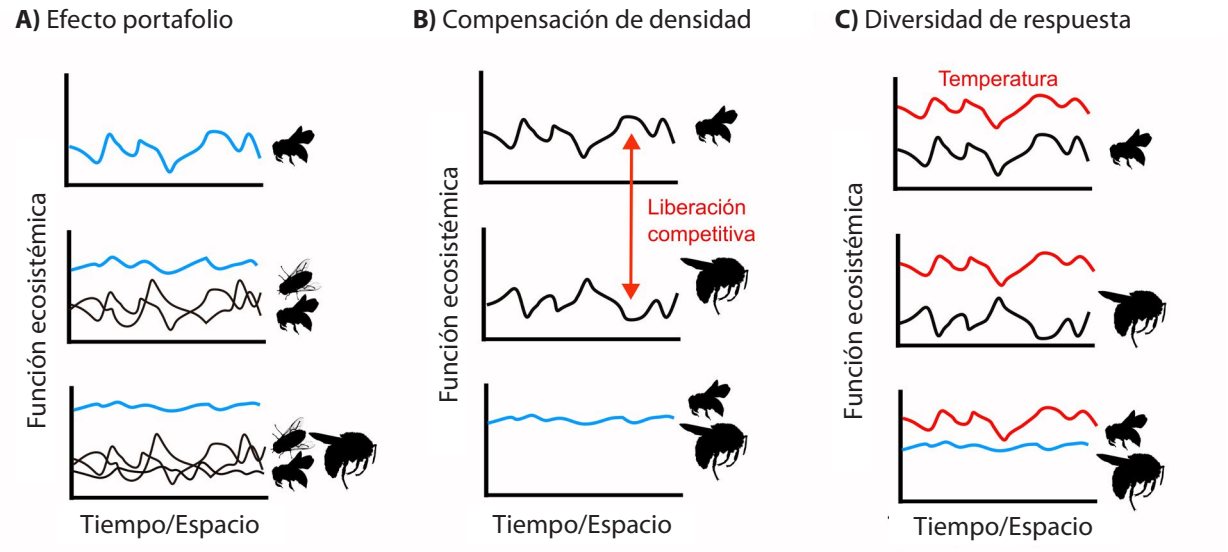


Figura 6. Mecanismos subyacentes a la relación entre biodiversidad en las IMPA y la estabilidad de sus funciones ecosistémicas derivadas Se representa la función aportada por distintas especies animales de forma aislada (en negro) o agregada (azul) a lo largo de un eje de tiempo o espacio. Las oscilaciones de las funciones de las especies individuales pueden ser (A) aleatorias, (B) debidas a la competencia interespecífica o (C) debidas a un factor ambiental exógeno a las interacciones (la línea roja representa la variación en la temperatura). En todos los casos, la función agregada oscila menos al aumentar la biodiversidad.

Todos estos mecanismos (efecto portafolio, compensación de densidad y diversidad de respuesta) pueden incrementar la resiliencia de las IMPA y sus funciones ecosistémicas frente a las perturbaciones (i.e. cambio ambiental drástico). No obstante, la diversidad de respuesta ha sido el mecanismo de resiliencia descrito con mayor frecuencia. Así, por ejemplo, distintos animales frugívoros pueden responder de forma diferente a la pérdida de bosque; incluso existen especies capaces de ejercer la función en los hábitats deforestados (García et al., 2013; González-Varo et al., 2017). Complementariamente, la redundancia funcional, o el hecho de que distintas especies tengan un alto grado de equivalencia en su aporte funcional (p. ej. animales que muestran un alto grado de solapamiento en el abanico de interacciones con las distintas especies de planta que aparecen en su dieta; Plein et al., 2013), posibilita que la pérdida funcional de una especie susceptible a la perturbación pueda ser amortiguada por la permanencia de una especie resistente.

La revisión de estudios de polinización y dispersión de semillas ofrece muy pocos casos en los que se vincula la biodiversidad con la estabilidad de estas funciones. Así, tan solo cinco estudios de polinización señalaron mecanismos de vínculo BFE-estabilidad, indicando todos ellos la diversidad de respuesta. En los seis casos de dispersión de semillas analizados, cuatro señalaron la redundancia funcional y dos, la diversidad de respuesta.

6. Los rasgos de las especies en las IMPA y la persistencia de las funciones ecosistémicas

La identificación de los mecanismos subyacentes al vínculo BFE en las IMPA resalta el hecho de que no todas las especies son iguales a la hora de contribuir al funcionamiento ecosistémico y a su resiliencia. Una forma de integrar y unificar el papel de las especies en la provisión y la estabilidad de las funciones ecosistémicas es a través de los rasgos específicos, entendidos como características fenotípicas mensurables de individuos y especies (de morfología, comportamiento, fisiología, ciclo de vida; Díaz & Cabido, 2001). En este sentido, los rasgos de las especies pueden clasificarse como rasgos de efecto (i.e. aquellos que determinan la contribución *per cápita* de las especies en las funciones ecosistémicas) y como rasgos de respuesta (i.e. aquellos que influyen en la susceptibilidad de las especies frente a los cambios ambientales y las perturbaciones) (Lavorel & Garnier, 2002). Un ejemplo de rasgo de efecto es el tamaño corporal en los peces frugívoros tropicales, ya que un mayor tamaño determina una mayor cantidad de frutos y de especies de plantas consumidas, así como mejoras en la germinabilidad de las semillas, todo lo cual determina mejoras cuantitativas y cualitativas en la dispersión de semillas (Correa et al., 2015, 2016). El tamaño corporal también puede considerarse un rasgo de respuesta, como ocurre, por ejemplo, en los insectos polinizadores en los que tamaños mayores se asocian a mayor susceptibilidad frente a la pérdida de hábitats seminaturales en los paisajes agrícolas (Roquer-Beni et al., 2021).

Evaluar la coincidencia entre efecto y respuesta en los rasgos específicos permite predecir cómo se mantienen las funciones ecosistémicas ante las perturbaciones, ya que, si existe un vínculo entre biodiversidad y función ecosistémica, podemos esperar un declive de las funciones cuando las perturbaciones eliminan especies de las comunidades ecológicas (Fig. 7A). Así, esperamos un declive de la función ecosistémica ante la perturbación (Fig. 7B) si un determinado rasgo está asociado positivamente tanto a la contribución funcional de las especies como a su grado susceptibilidad frente a una perturbación (Fig. 7B). Por ejemplo, la sobreexplotación cinegética en los bosques tropicales está afectando de forma desproporcionada a los grandes vertebrados, cuyo efecto en la dispersión de semillas y el reclutamiento de los árboles es mayor que el de los frugívoros de pequeño tamaño. En consecuencia, la defaunación conlleva pérdidas en la regeneración del bosque (Gardner et al., 2019). La correlación entre rasgos de efecto y de respuesta es, no obstante, coyuntural al tipo de perturbación. Así, podemos encontrar situaciones en las que la contribución funcional de las especies depende de un rasgo con escasa relevancia en términos de susceptibilidad frente a una perturbación (Fig. 7C).

Por ejemplo, en los bosques templados, el tamaño corporal de los vertebrados frugívoros modula su efecto como dispersores de semillas, pero apenas influye en su respuesta frente a la pérdida de hábitat, ya que algunos frugívoros de gran tamaño —como ciertos ungulados o los mamíferos carnívoros de dieta mixta— soportan bien los hábitats deforestados y mantienen la función ecosistémica a pesar de la perturbación (Fig. 7C; Peredo et al., 2013).

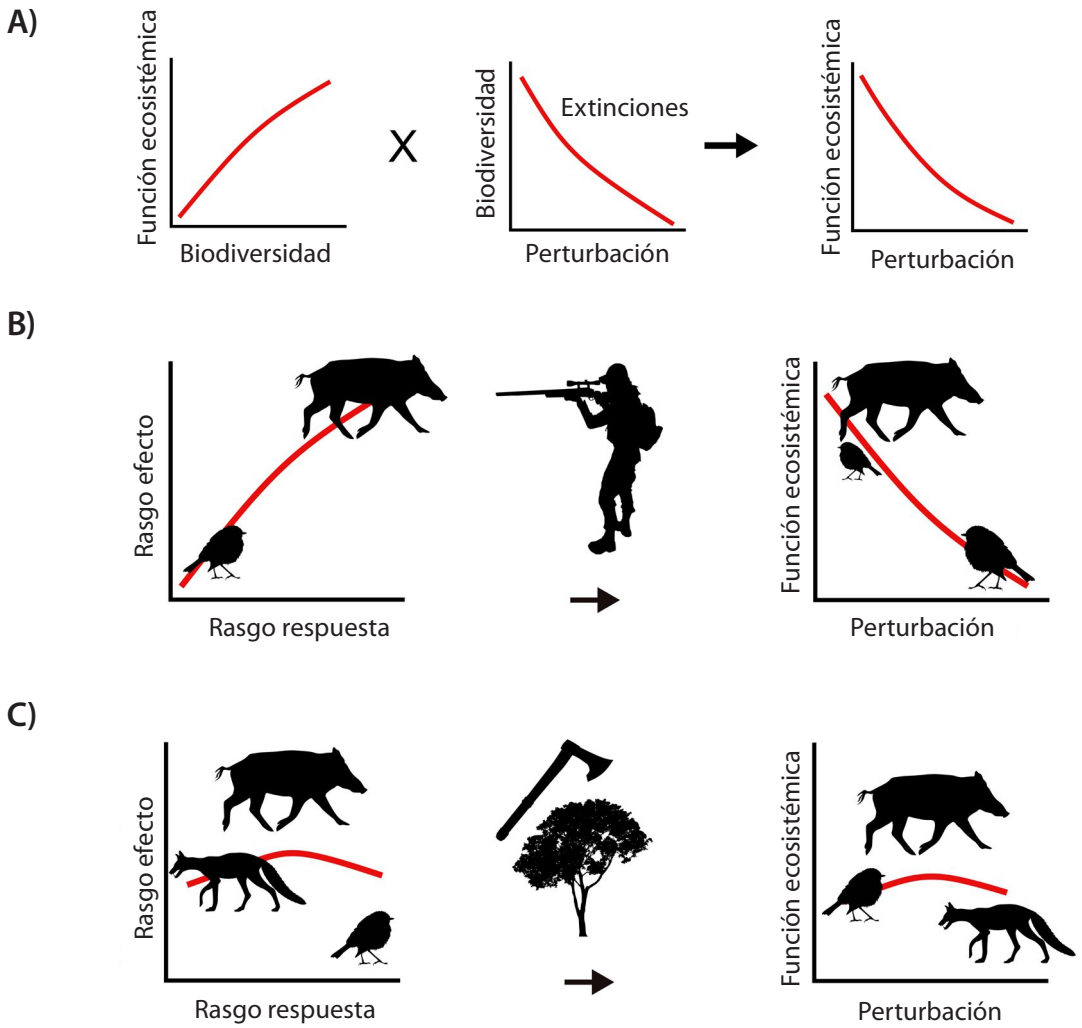


Figura 7. A) Relaciones esperables entre biodiversidad, función ecosistémica y perturbaciones que suponen extinción de especies. B) Correlación positiva entre el rasgo de efecto (tamaño corporal) de una función (dispersión de semillas) y el de respuesta (tamaño corporal) frente a una perturbación antrópica (explotación cinegética). Es este caso esperamos un declive de la dispersión de semillas proporcional a la perturbación antrópica. C) Ausencia de relación entre el rasgo de efecto (tamaño corporal) de una función (dispersión de semillas) y el de respuesta (hábito forestal) frente a una perturbación antrópica (deforestación). En este caso, la dispersión de semillas es resiliente frente a la perturbación. En B y C, valores mayores del rasgo de respuesta implican más susceptibilidad a la extinción ante la perturbación.

Consideraciones finales

La presente revisión evidencia la existencia de una sólida base de conocimiento, pero también de carencias conceptuales y empíricas, sobre los efectos de la biodiversidad en las funciones ecosistémicas derivadas de las IMPA. Como colofón de este capítulo, señalamos los aspectos principales que, en nuestra opinión, deberían marcar el avance futuro de la temática.

En primer lugar, es necesario compensar los diversos sesgos de conocimiento, especialmente de cara a obtener inferencias generales mediante herramientas cuantitativas como metaanálisis. Esto atañe a los tipos de IMPA, los grupos taxonómicos implicados y las regiones y ecosistemas estudiados. Así, deberían abordarse estudios de polinización en vegetación silvestre y con agentes polinizadores más allá de los insectos, así como estudios de dispersión de semillas en ecosistemas fuera de los trópicos y los bosques. Del mismo modo, convendría incrementar los análisis que cuantifican la biodiversidad mediante medidas integradoras, no solo de riqueza y abundancias relativas de las especies, sino también de su variedad de rasgos y linajes. En relación con la aproximación a las funciones, es necesario dotar de un mayor sentido ecosistémico con las medidas de las IMPA, acercándolas a la acumulación y transferencia de energía y elementos. Esto puede llevarse a cabo mediante estimas de reclutamiento a medio-largo plazo en las poblaciones de plantas y animales que se traducen con relativa facilidad en almacenaje y flujo de carbono y nitrógeno. Ante la dificultad metodológica de desarrollar este tipo de análisis mediante estudios de campo, los análisis in silico basados en modelos mecanicistas de polinización o dispersión por animales se plantean como una potente herramienta (p. ej. Bello et al., 2015; Morán-López et al., 2020a; Morales & Morán-López, 2022). Por otra parte, parece crucial, especialmente en el contexto actual de crisis ambiental global ocasionada por el impacto antrópico sobre los ecosistemas, ahondar en el estudio de la relación entre biodiversidad y resiliencia de las funciones ecosistémicas de polinización y dispersión de semillas.

En segundo lugar, el desarrollo conceptual debería enfocarse hacia la evaluación de la contingencia en las relaciones entre biodiversidad y función ecosistémica en las IMPA. Es decir, saber cuándo, cómo y por qué la relación BFE deja de ser positiva y lineal, para ser nula o negativa, o bien asintótica o unimodal. Para ello, a la hora de estudiar las relaciones BFE, es importante establecer el mecanismo subyacente esperado y su escala espacio-temporal.

Por un lado, el tipo de mecanismo condicionará el parámetro utilizado para representar la biodiversidad (p. ej., la diversidad de rasgos será clave bajo complementariedad de nicho mientras que la abundancia prevalecerá en un mecanismo de muestreo; Peña et al., 2022). Por otro lado, escalas mayores implican mayor heterogeneidad ambiental (y de gradientes de biodiversidad) y pueden fortalecer las relaciones BFE (Tylianakis et al., 2008b; Albretch et al., 2021). Además, la forma y signo de la relación BFE dependerán del tipo de función estudiada, del grado de similitud de las especies proveedoras de funciones y de las interacciones que establecen. Por ejemplo, la respuesta será asintótica si la función se expresa como una tasa máxima que se puede alcanzar (p. ej. el cuajado de frutos en la polinización, ya que el número de óvulos es finito; Martínez-Sastre et al., 2020). Las trayectorias BFE saturadas también aparecen cuando existe una fuerte redundancia funcional entre las especies proveedoras de la función (Schleuning et al., 2015). Por otra parte, esperamos una respuesta BFE positiva cuando se establecen relaciones de facilitación (Donoso et al., 2017a) pero negativa si existe competencia por los mismos recursos (Loy & Brossi, 2021). Por último, las relaciones BFE pueden cambiar su forma dependiendo del tipo de perturbación y del sentido de las posibles correlaciones entre rasgos de efecto y de respuesta. Así, cuando efecto y susceptibilidad frente a una perturbación dependen del mismo rasgo, el declive de la función ecosistémica ante la pérdida de especies se hace exponencial, ya que tienden a desaparecer primero las especies de mayor efecto funcional (Schleuning et al., 2015).

En tercer lugar, el avance del campo requiere una mejor integración de los mecanismos ecológicos subyacentes al vínculo BFE, así como de los que modulan la emergencia de las interacciones mutualistas entre plantas y animales. En este sentido, es preciso ahondar en la dicotomía entre procesos neutrales (mediados por la abundancia de las especies) y procesos de segregación de nicho. Tanto la emergencia de las interacciones entre especies como la estructura global de las redes de polinización y dispersión de semillas se atribuyen a un balance entre la probabilidad de que las especies se encuentren, dependiendo de sus abundancias relativas, y la posibilidad de que interactúen una vez que se encuentran, en función del ajuste de sus rasgos (Vizentin-Bugoni et al., 2014; Peralta et al., 2020). De forma comparable, la abundancia de las especies y la complementariedad en sus rasgos funcionales intervendrían como mecanismos principales a la hora de provocar una respuesta de la polinización y la dispersión de semillas a los cambios en la biodiversidad de plantas, polinizadores y frugívoros (Winfree et al., 2015; Peña et al., 2022).

Por otra parte, independientemente de los efectos de la abundancia, los rasgos de las especies permiten establecer un marco unificador entre teoría de interacciones y BFE (Schleuning et al., 2015), ya que las funciones ecosistémicas de polinización y dispersión de semillas son el resultado secuencial de 1) cómo las especies coocurren localmente tras sufrir el filtrado de las condiciones ambientales en función de sus rasgos de respuesta; 2) cómo surgen las interacciones entre pares de especies en función de la correspondencia (o ajuste) de sus rasgos, y 3) cómo emergen los resultados cuantitativos y cualitativos de las interacciones, en función de los rasgos de efecto de las especies participantes en las mismas.

En un mundo donde multitud de especies vegetales y animales sufren declives poblacionales y extinciones locales generalizados, y donde el bienestar diario de millones de personas se ve progresivamente erosionado por la pérdida de servicios de los ecosistemas, resulta prioritario estudiar los mecanismos que regulan el resultado funcional de las interacciones ecológicas. Esperamos que los conocimientos sintetizados en este capítulo contribuyan a enfrentar estos hechos como científicos y sirvan como inspiración para abordar las interacciones mutualistas planta-animal como procesos dependientes de la biodiversidad.

Agradecimientos

Para la elaboración de este capítulo, DG y MM han recibido apoyo del proyecto PID2020-120239RR-I00 (financiado por MCIN/ AEI/10.13039/501100011033/ y «FEDER Una manera de hacer Europa»), y TML del contrato IJC2020-043765-I (financiado por MCIN/AEI, Juan de la Cierva Incorporación).

CAPÍTULO

6



LAS PLANTAS PARÁSITAS PROMUEVEN NUEVAS REGLAS DE ENSAMBLAJE EN LAS REDES ECOLÓGICAS

Regino Zamora[1 *]

Francisco E. Fontúrbel[2]

Alba Lázaro-González[1,3]

Ana Mellado[1]

Rodrigo Medel[4]

La imagen muestra la floración de un macho de muérdago europeo (*Viscum album* subsp *austriacum*) en la Sierra de Baza, al sudeste de la Península Ibérica (España). Crédito de la fotografía: Alba Lázaro-González.

[1] Departamento de Ecología, Universidad de Granada, 18071 Granada, España.

[2] Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.

[3] INRAE, University of Bordeaux, BIOGECO, F-33610 Cestas, France.

[4] Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

* Autor de correspondencia. Email: rzamora@ugr.es

Resumen

Los estudios sobre las interacciones entre plantas parásitas y sus hospedadores se han centrado tradicionalmente en analizar los efectos negativos directos causados por el parásito en el hospedador. Sin embargo, en las últimas décadas se ha evidenciado el papel de las plantas parásitas en la mediación de otras interacciones en las comunidades ecológicas, muchas de las cuales tienen efectos positivos. Estas interacciones adoptan muchas formas, como la mejora de la disponibilidad de recursos, la disminución del estrés ambiental o la supresión de competidores. De este modo, las plantas parásitas pueden desencadenar nuevas y complejas redes de interacciones multiespecíficas directas e indirectas, en las cuales usualmente predominan las retroalimentaciones positivas. Estos efectos pueden verse alterados en un futuro próximo por las actividades antrópicas.

Introducción

El parasitismo es la forma de vida más abundante y extendida en la Tierra (Toft, 1986). El pequeño tamaño y la escasa biomasa de la mayoría de los parásitos han hecho pensar históricamente que tales organismos no son importantes en la transferencia de energía y materia en la mayoría de los ecosistemas. Por ello, los parásitos usualmente han sido omitidos de las redes de interacciones ecológicas, lo que ha dificultado la comprensión del papel de esta forma de vida omnipresente en los ecosistemas. Recientemente se ha planteado que los parásitos pueden representar una proporción sustancial de la biomasa y la productividad de algunos ecosistemas (Kuris et al., 2008), por lo que solo en el último tiempo se comienza a desenmascarar su papel en la regulación de los flujos de energía, la dinámica de las redes tróficas (Hatcher et al., 2006; Lafferty et al., 2006) y el mantenimiento de los ecosistemas (Hudson et al., 2006).

Las plantas parásitas, con aproximadamente 4 550 especies (1,2% de todas las angiospermas), pertenecientes a 280 géneros y 20 familias (Rubiales & Heide-Jørgensen, 2011), están ampliamente distribuidas en todas las zonas climáticas y ecosistemas terrestres, desde zonas tropicales hasta desiertos y la tundra (Kuijt, 1969; Press & Graves, 1995). Las plantas parásitas presentan haustorio, una raíz modificada para penetrar la planta hospedadora, y la mayoría de ellas son hemiparásitas que realizan la fotosíntesis de sus propios carbohidratos, pero dependen de sus hospedadores para obtener agua y nutrientes a través del haustorio (Riches & Parker, 1995), lo cual las sitúa a medio camino en la cadena trófica entre los productores y los consumidores primarios herbívoros. La mayoría de los estudios realizados sobre estos parásitos se han centrado en la taxonomía, anatomía

y fisiología (Kuijt, 1969; Press & Graves, 1995), así como en los intereses medicinales para numerosas culturas, pero muchos aspectos de su ecología son aún desconocidos. Paralelamente, es usual que el término «parásito» se ligue a connotaciones negativas como agentes dañinos y patógenos. Por este motivo, tradicionalmente, las plantas parásitas, y en especial los muérdagos (parásitos aéreos), también han sido estudiados desde el punto de vista de sus efectos negativos en el crecimiento, reproducción y supervivencia del hospedador. Los estudios sobre estos efectos perjudiciales se magnifican sobre todo en sistemas agrícolas (Parker & Riches, 1993; Riches & Parker, 1995; Watson et al., 2020) y plantaciones forestales, donde se trata a los muérdagos como plagas (Pérez-Laorga et al., 1999; Sallé & Frochot, 2002). El enfoque de todos estos estudios tiene como denominador común una visión antropocéntrica del ecosistema, definiendo las plantas parásitas como patógenas cuando estas causan pérdidas económicas por su impacto negativo sobre hospedadores utilizados en actividades agrícolas y plantaciones comerciales (Geils & Hawksworth, 2002; López-Sáez et al., 2002; Reid & Shamoun, 2009). Sin embargo, es imperativo disociar los conceptos de parásito y patógeno, dejando de lado la visión antropocéntrica tradicional para tener una visión más integrada desde una perspectiva ecosistémica.

1. Las plantas parásitas como detonantes de complejas redes de interacciones

Las consecuencias ecológicas de las interacciones en las que las plantas parásitas están implicadas se han comenzado a conocer solo recientemente. Los estudios clásicos han evaluado al parásito principalmente como un enemigo natural del hospedador, sobre todo en agricultura y plantaciones forestales. Sin embargo, debido a la íntima relación parásito-hospedador, las plantas parásitas pueden tener un efecto desproporcionado en relación con su biomasa y abundancia (Fadini et al., 2020; Watson, 2001; Watson & Herring, 2012), causando profundos cambios ecofisiológicos en la planta hospedadora, como la pérdida en el crecimiento y la reproducción, y finalmente la muerte (Pennings & Callaway, 2002). Las plantas parásitas también han sido consideradas recursos clave en su ecosistema al proporcionar alimento y/o refugio a diferentes especies animales (Cooney et al., 2006; Pennings & Callaway, 1992; Watson, 2001), causando efectos directos sobre su hospedador y sobre sus herbívoros. El último y más reciente papel ecológico estudiado de las plantas parásitas es su papel facilitador para otras especies a través de sus efectos indirectos sobre el ecosistema. Por un lado, mediante la caída de hojarasca las plantas parásitas promueven el enriquecimiento y reciclaje de nutrientes del suelo (March & Watson, 2007;

Mellado et al., 2016; Muvengwi et al., 2015; Ndagurwa et al., 2013), lo cual beneficia a las comunidades microbianas, herbáceas y de artrópodos del suelo (Bardgett et al., 2006; Mellado et al., 2019, 2016; Ndagurwa et al., 2016). Por otro lado, las parásitas de suelo también desempeñan un papel facilitador incrementando indirectamente la competitividad de especies herbáceas vecinas y aumentando la diversidad en estas comunidades (Bardgett et al., 2006; Hartley et al., 2015; Pennings y Callaway, 1996). Por todo esto, las plantas parásitas se han considerado como especies clave en el ecosistema (Press & Phoenix, 2005; Watson, 2001; Watson et al., 2022), capaces de desencadenar una multitud de interacciones con consecuencias ecológicas al nivel de comunidad que difícilmente se pueden comprender a partir de interacciones pareadas parásito-hospedador (Hartley et al., 2015; Hartley & Gange, 2009; Mellado et al., 2016). Esto nos ofrece la posibilidad de considerar las plantas parásitas como organismos con un papel determinante en la organización de las comunidades y un excelente modelo para explorar y poner a prueba los paradigmas actuales en el ámbito de las interacciones ecológicas.

Desde su posición dentro de la red ecológica, las plantas parásitas desvían los flujos de energía del hospedador hacia la producción de hojas, flores, néctar, polen, frutos y hojarasca, proporcionando abundantes recursos alimenticios y estructurales para una amplia gama de organismos incluyendo herbívoros, frugívoros, polinizadores, descomponedores, animales que viven en la hojarasca, microorganismos y hongos del suelo (Watson, 2001; Watson et al., 2022). En este sentido, las plantas parásitas pueden alterar los procesos biológicos y físicos de los ecosistemas a través de sus efectos directos sobre sus hospedadores o influyendo en el entorno inmediato, por lo cual son consideradas frecuentemente como ingenieros de los ecosistemas (Bardgett et al., 2006; Ndagurwa et al., 2016; Quested et al., 2003; Spasojevic & Suding, 2011). Al concentrar la actividad o aparición de múltiples especies en el espacio y el tiempo, las plantas parásitas facilitan la ocurrencia de nuevos complejos multiespecíficos (Watson, 2016) que pueden dar lugar a nuevos patrones de interacción en los ecosistemas. Por ejemplo, facilitando la aparición de ciclos de retroalimentación que podrían contribuir a mantener la identidad del sistema a lo largo del tiempo y el espacio.

Sin embargo, la mayoría de las redes de interacción descritas hasta el momento no sirven para entender el papel que los parásitos ejercen en la organización de las redes ecológicas. En primer lugar, a menudo los estudios se concentran en pequeños subconjuntos del sistema de interacción (por ejemplo, hospedador-parásito, parásito-vector de dispersión) y omiten las conexiones entre productores, consumidores y descomponedores, que son esenciales para entender la organización de los sistemas naturales (Bardgett y

Van Der Putten, 2014; Schrama et al., 2012; Wardle et al., 2004). En segundo lugar, rara vez los estudios incorporan interacciones no tróficas, aunque estas son bastante frecuentes entre los parásitos (Carlo & Aukema, 2005; Quested et al., 2003; Watson, 2009) y de considerable importancia para la organización y el funcionamiento de los ecosistemas (Kéfi et al., 2016, 2012; Olff et al., 2009). En tercer lugar, por lo general los estudios no consideran las interacciones indirectas mediadas por los parásitos (Buck, 2019; Buck et al., 2018; Hatcher et al., 2012, 2006). En cuarto lugar, la mayoría de los estudios presuponen flujos unidireccionales de energía y materia, mientras que los ecosistemas se caracterizan mayoritariamente por estructuras de interacción circular (Crespi, 2004; Patten & Odum, 1981; Veldhuis et al., 2018). En este capítulo analizamos la diversidad de especies e interacciones ecológicas que aportan las plantas parásitas al ecosistema, usando como casos de estudio dos especies de muérdago y destacando el gran potencial de la interacción huesped parásito para desencadenar bucles de retroalimentación positiva que mantienen las funciones clave del ecosistema.

2. Los muérdagos desencadenan múltiples interacciones directas e indirectas

Los muérdagos son plantas parásitas aéreas, comunes en diversos ecosistemas del mundo (Fig. 1). Son un grupo polifilético del orden Santalales, con más de 1500 especies pertenecientes a 5 familias y 84 géneros (Těšitel, 2016). La familia más ancestral, Misodendraceae, con solo 8 especies, se originó hace 80 millones de años, seguida de Viscaceae (72 Ma), Eremolepidaceae en la familia Santalaceae (53 Ma) y Amphorogynaceae (46 Ma). Finalmente se originó la familia Loranthaceae (28 Ma), la más numerosa (940 especies), distribuida por zonas tropicales y subtropicales (Nickrent et al., 2010; Vidal-Russell & Nickrent, 2008).

Los muérdagos se comportan a la vez como plantas autotróficas, pues producen sus propios hidratos de carbono a través de la fotosíntesis, y parcialmente heterotróficas, debido a que extraen agua y nutrientes de su hospedador a través del haustorio que penetra en la planta hospedadora (Ehleringer et al., 1985; López-Sáez et al., 2002). La retirada de nutrientes puede debilitar y disminuir el crecimiento, desarrollo, reproducción y morfología del hospedador (Geils & Hawksworth, 2002; Koenig et al., 2018; Medel, 2001; Mellado & Zamora, 2020; Silva & Martínez del Río, 1996), e incluso provocar la muerte de este (Sallé & Frochot, 2002; Sangüesa-Barreda et al., 2012).

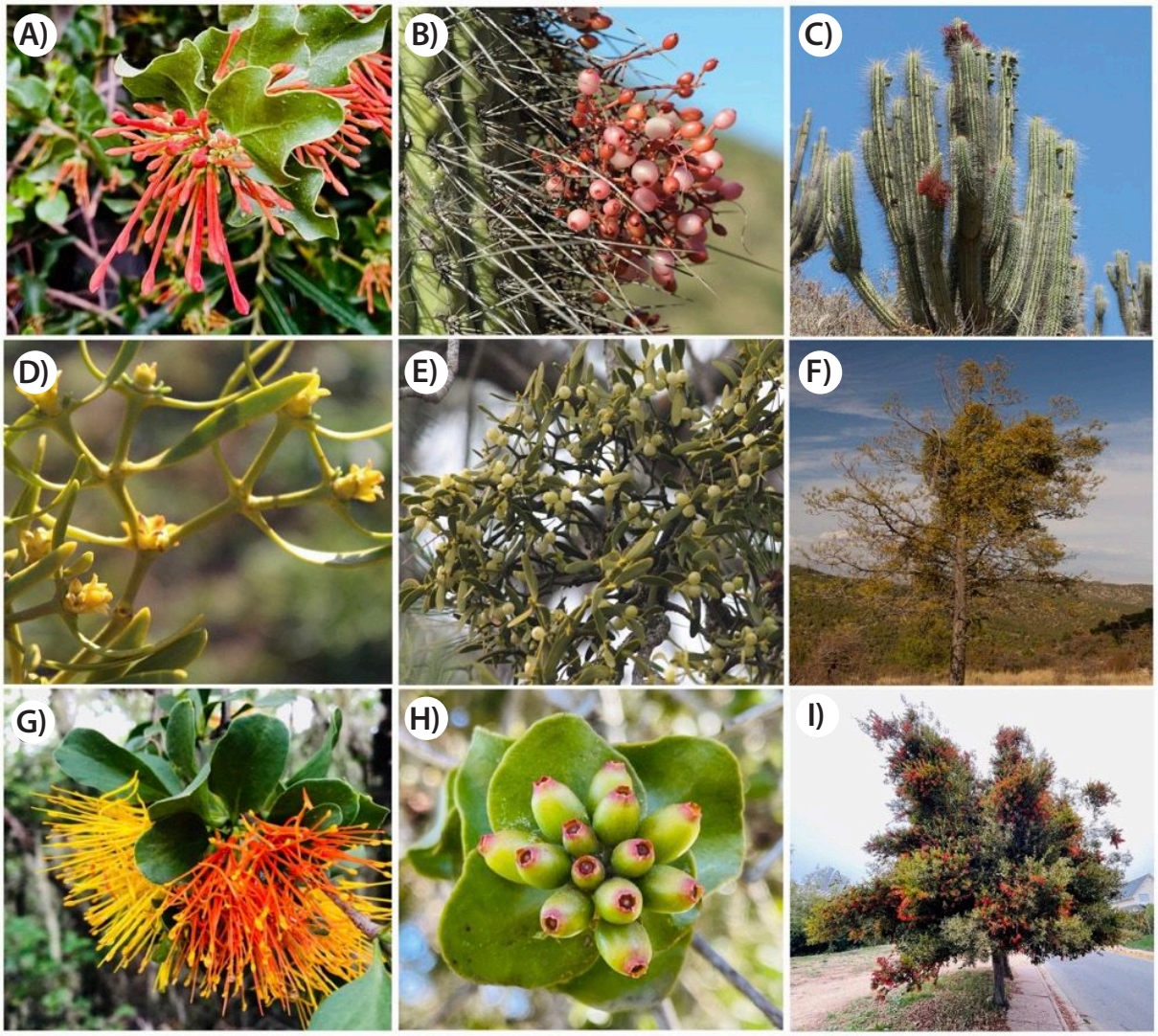


Figura 1. Panel de imágenes que ilustran la diversidad de recursos florales (A, D, G) y frutos (B, E, H) que aportan los muérdagos al ecosistema, así como la elevada carga parasítica que pueden alcanzar los hospedadores (C, F, I) (A) Flores y (H) frutos de *Tristerix corymbosus*; (B) frutos de *Tristerix aphyllus*; (D) flores y (E) frutos de *Viscum album austriacu*m; (G) flores de *Desmaria mutabilis*; (C, F, I) hospedadores intensamente parasitados.

La presencia del muérdago es el detonante de una serie de interacciones directas e indirectas con el hospedador y con una multitud de otras especies de la comunidad situadas en diferentes niveles tróficos (Pennings & Callaway, 1996; Press & Phoenix, 2005). Por un lado, estas plantas parásitas pueden representar un recurso adicional en el dosel forestal, al atraer a una nueva comunidad de consumidores como polinizadores, herbívoros, aves frugívoras y mamíferos herbívoros (Burns, 2009; Burns et al., 2014; Umucalilar et al., 2007; Zamora et al., 2020), con lo cual generan nuevas interacciones planta-animal.

Por otro lado, mediante el impacto desproporcionado en sus hospedadores, estas plantas parásitas generan interacciones no-tróficas indirectas de facilitación, mediadas por la planta hospedadora, con especies que usan el hospedador como hábitat y/o alimento (Mooney et al., 2006; Werner & Peacor, 2003). Por ejemplo, los cambios ecofisiológicos que sufre el hospedador provocan patrones de crecimiento anómalo (Marshall et al., 1994; Marshall & Ehleringer, 1990; Medel, 2001; Schulze & Ehleringer, 1984), cambiando su morfología y arquitectura, y generando con ello un nuevo refugio para aves e insectos (Bennetts et al., 1996; Mathiasen et al., 2008; Stevens et al., 1970; Watson, 2001). Al mismo tiempo, pueden darse interacciones tritróficas antagónicas de competencia con consumidores del hospedador, ya que representan un recurso compartido potencialmente limitante (Gómez, 1994; Ohgushi, 2005; Puustinen & Mutikainen, 2001). Finalmente, pueden intervenir de manera indirecta en la actividad y dinámica de nutrientes del suelo (March & Watson, 2010, 2007). Gracias a la caída de la hojarasca, de baja reabsorción y por tanto rica en nutrientes (Lamont, 1983; López-Sáez et al., 2002; Quested et al., 2002), y la llegada de nuevas semillas mediante la deposición de aves y mamíferos frugívoras (Candia et al., 2014; Mellado & Zamora, 2014; Watson, 2009), los muérdagos son capaces de generar una «isla de fertilidad» bajo la copa de sus hospedadores (Mellado et al., 2016). Esto mejora las condiciones del establecimiento de nuevas semillas, pues actúan como facilitadores y favorecen la dinámica de sucesión al nivel de comunidad (Mellado & Zamora, 2017). Así pues, los muérdagos son una importante fuente de nutrientes, especialmente en suelos pobres (March & Watson, 2007; Ndagurwa et al., 2016), que facilitan la actividad de la comunidad herbácea y microbiana del suelo (Mellado et al., 2016). Igualmente, la oferta de recursos (flores y frutos) de alto valor energético que presentan los muérdagos se traduce un beneficio indirecto para los hospedadores por la mayor atracción de polinizadores y dispersores de semillas, incrementando el éxito reproductivo de las plantas que son parasitadas por los muérdagos (Candia et al., 2014).

Por todo lo comentado anteriormente, los muérdagos, además de ser considerados como especies clave, pueden ejercer un papel fundamental como ingenieras del ecosistema (Watson, 2001; Watson et al., 2022; Watson y Herring, 2012). Así pues, una visión ecosistémica actualizada debe considerar los muérdagos como una parte integral de la comunidad forestal, lo que nos obliga a cambiar nuestra visión antropocéntrica, basada exclusivamente en la eliminación y control de plagas, hacia una nueva forma de gestión que debe buscar el mantener un balance entre plantas parásitas, sus hospedadores y las restantes especies con las que ambos interaccionan en la comunidad forestal (Fontúrbel, 2020; Stanton, 2006; Watson, 2001).

3. Casos de estudio

3.1 Caso de estudio 1: *Viscum album subsp. austriacum*

La segunda familia más numerosa de muérdagos es la familia monofilética Viscaceae, con 7 géneros y aproximadamente 350 especies que se distribuyen por zonas templadas y tropicales (López-Sáez et al., 2002; Nickrent et al., 2010). Esta familia contiene el género *Viscum*, donde se encuentra el muérdago europeo *Viscum album* (V. a.), nativo de muchas regiones de Europa, cuya distribución limita al sur con el mar Mediterráneo, al oeste con el océano Atlántico y llega por el norte hasta Suecia y al este hasta el Mar Negro (Zuber, 2004). *Viscum album* se compone de 4 subespecies, *V. a. album, V. a. abietis, V. a. creticum* (restringido a la isla de Creta), y finalmente *V. a. austriacum*. Esta última es una planta dioica, con flores inconspicuas, sésiles, pequeñas y de color amarillo verdoso, y forma unos frutos carnosos blanquecinos presentes la mayor parte del año (López-Sáez et al., 2002; Zuber, 2004). Es un arbusto leñoso y perenne con un crecimiento anual dicotómico que le confiere un aspecto globoso, y llega a tener una envergadura de hasta 1,5 m de diámetro. *Viscum a. austriacum* está especializado en la parasitación de coníferas del género *Pinus*, concretamente en la Península Ibérica parasita a 5 especies: *P. nigra, P. sylvestris, P. halepensis, P. pinaster y P. uncinata* (López-Sáez et al., 1992). El proceso de parasitación ocurre mediante la fijación en ramas (generalmente) y tronco (menos común) de su hospedador. Esta fijación se produce a través del haustorio, una estructura compuesta por cordones corticales que no solo penetran, sino que se fusionan con el xilema del hospedador, a través del cual el muérdago adquiere agua y macronutrientes (Zuber, 2004). *Viscum a. austriacum* muestra diferentes preferencias de hospedador a lo largo de su rango de distribución latitudinal y altitudinal en Europa, adaptándose localmente a la especie de hospedador dominante (Dobbertin et al., 2005; Varga et al., 2014; Zamora & Mellado, 2019). La virulencia del parásito puede diferir también entre rodales de la misma especie hospedadora que tienen distintas características (por ejemplo, rodales con mayor o menor densidad de árboles, Mellado & Zamora, 2020). Esta variación en el impacto local del muérdago contribuye al aumento de la heterogeneidad del bosque, a la vez que favorece su complejidad estructural y biológica.

3.1.1 *Viscum a. austriacum* añade diversidad de especies e interacciones ecológicas en el dosel forestal

La presencia de *V. a. austriacum* en el dosel de un pinar mediterráneo representa la adición de un nuevo recurso y heterogeneidad en el ecosistema, disponible para la fauna como alimento y/o refugio, capaz de desencadenar una diversa red de interacciones a distintos niveles tróficos (Fig. 2). Por un lado, una entomofauna diferente a la del pino hospedador es capaz de colonizar y establecerse en los muérdagos que parasitan los pinares mediterráneos. Se trata de una nueva comunidad compuesta por solo dos herbívoros especialistas del muérdago: *Cacopsylla visci* y *Pinalitus viscicola,* y su depredador también especialista, *Anthocoris visci* (Lázaro-González et al., 2017). Las plantas de muérdago representan islas ecológicas para su fauna asociada, inmersas en la matriz que forma las copas de los pinos (Burns & Watson, 2013; Lázaro-González et al., 2017). Además, esta nueva infracomunidad (Holmes & Price, 1986) que habita en los muérdagos que parasitan los pinares mediterráneos es altamente estable, ya que se rige por una regla de ensamblaje determinista y constante bajo diferentes factores ecológicos, siendo el factor más importante el tamaño de la planta parásita. Esta regla consiste en una secuencia trófica de colonización, en la cual el especialista más abundante, *C. visci*, coloniza en primer lugar la planta de muérdago, seguido del segundo herbívoro especialista, *P. viscicola*, y de su depredador, *A. visci* (Lázaro-González et al., 2020). Al mismo tiempo, el muérdago no solo representa un recurso para los herbívoros, sino que su potencial como recurso alcanza a otros gremios, como los visitantes florales. Durante la floración del muérdago, muy temprana con respecto a otros recursos florales, el dosel forestal de un pinar parasitado funciona como un atrayente para este gremio (Zamora et al., 2020). Se amplían así tanto el rango temporal en el que los polinizadores (himenópteros, dípteros y lepidópteros) están activos como el rango espacial, extendiendo su área de forrajeo desde las plantas herbáceas que florecen temprano en el sotobosque hasta el dosel forestal. Por tanto, la presencia del muérdago reestructura la comunidad entomológica del ecosistema forestal, pues genera nuevas interacciones planta–animal e incrementa la biodiversidad local y regional. Así pues, los muérdagos actúan como especies fundadoras secundarias, que introducen mayor diversidad y abundancia de consumidores, como los polinizadores de sus flores y la entomofauna especialista de herbívoros y sus depredadores (Lázaro-González et al., 2020; Zamora et al., 2020). Adicionalmente, los muérdagos introducen también en el dosel forestal un diverso gremio de aves frugívoras y omnívoras atraídas por sus frutos carnosos (Fig. 2; Mellado & Zamora, 2016, 2014).

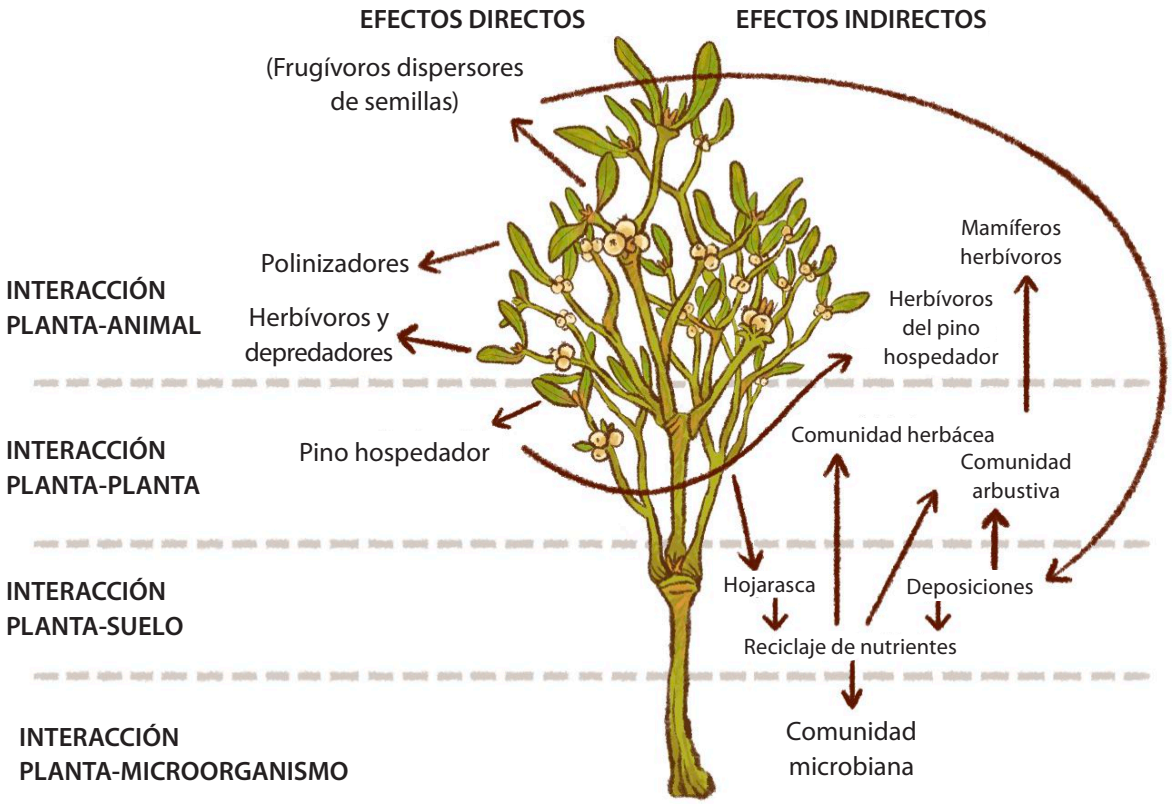


Figura 2. Esquema conceptual del conjunto de interacciones directas e indirectas desencadenadas por la presencia de *V. a. austriacum* al nivel de comunidad en los pinares de montaña (modificada de la publicada en Lázaro-González, 2020).

3.1.2 *Viscum a. austriacum* provoca cambios en el hospedador que afectan a otros consumidores

Además de las interacciones planta–animal y sus efectos directos sobre la biodiversidad de artrópodos en el dosel forestal, el muérdago tiene una relación planta–planta muy íntima con su hospedador. Se trata de una interacción entre dos plantas de vida larga (*V. a. austriacum* puede vivir hasta 40 años mientras que los pinos pueden ser centenarios), donde el muérdago presenta un mecanismo de dispersión con una alta frecuencia de reinfección sobre el mismo hospedador (Mellado & Zamora, 2016) favorecido, a su vez, por sus principales dispersores (Mellado & Zamora, 2014). De este modo, se genera una reacción crónica y permanente en el pino hospedador que se va intensificando acorde a su grado de parasitación. Los pinos con una baja carga parasítica apenas modifican su perfil químico; sin embargo, a partir de cargas parasíticas medias (>50% de la copa ocupada por muérdago),

el pino responde a la parasitación modificando las concentraciones de diferentes compuestos (Lázaro-González et al., 2019a; Lázaro-González et al., 2021). Los compuestos químicos de defensa, como fenoles, taninos y monoterpenos, incrementan sus concentraciones proporcionalmente a su grado de parasitación, mientras que el contenido de nitrógeno y otros compuestos costosos de sintetizar y movilizar, como sesqui– y diterpenos (Gershenzon, 1994), disminuyen su concentración en pinos altamente parasitados (Lázaro-González et al., 2019a). Además de reorganizar los compuestos de defensa de su hospedador, el muérdago actúa como un sumidero constante de recursos derivados del metabolismo primario del pino. Mediante esta extracción de recursos, el muérdago obtiene los nutrientes necesarios para su desarrollo, así como aquellos componentes esenciales para la síntesis de sus propios compuestos tóxicos contra la herbivoría. Esto hace que el pino tenga que activar diferentes rutas metabólicas para reponer y acumular estos recursos, forzando al hospedador a trabajar en beneficio del muérdago, con lo cual reduce su crecimiento e inversión reproductiva (Fig. 3; Zamora & Mellado, 2019). Además de tener una reacción permanente, el pino responde sistémicamente a la parasitación por muérdago, modificando el perfil metabolómico de las acículas en toda la copa (Lázaro-González et al., 2021), no solo de la rama infestada, lo que hace que el pino se comporte como un organismo unitario.

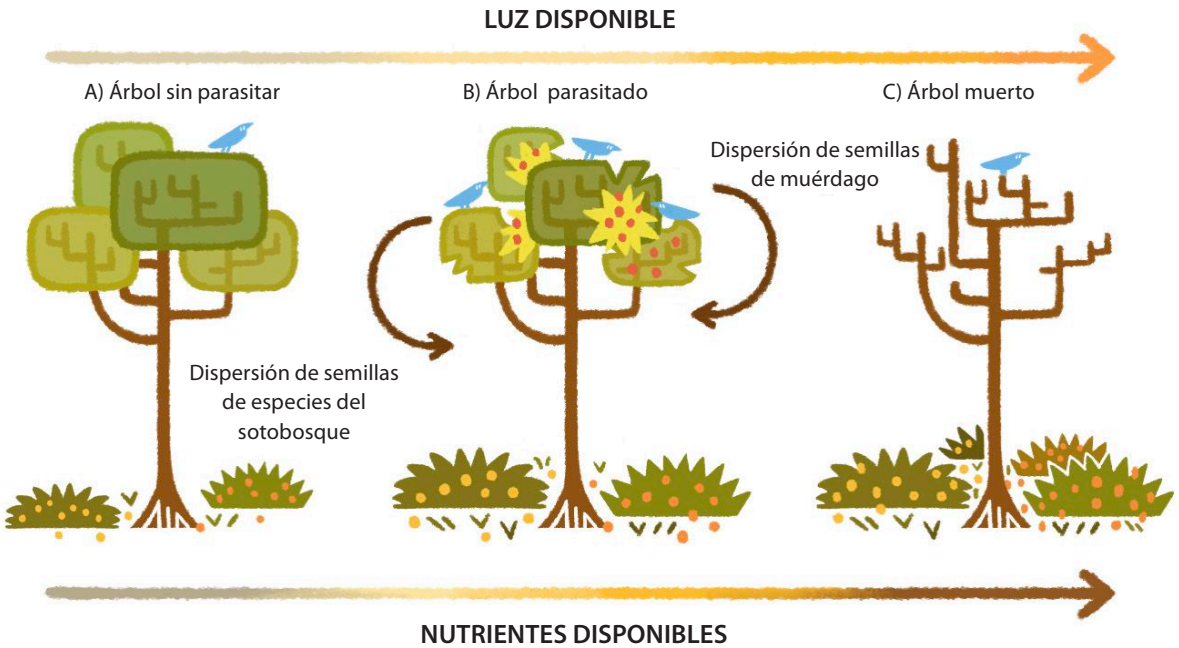
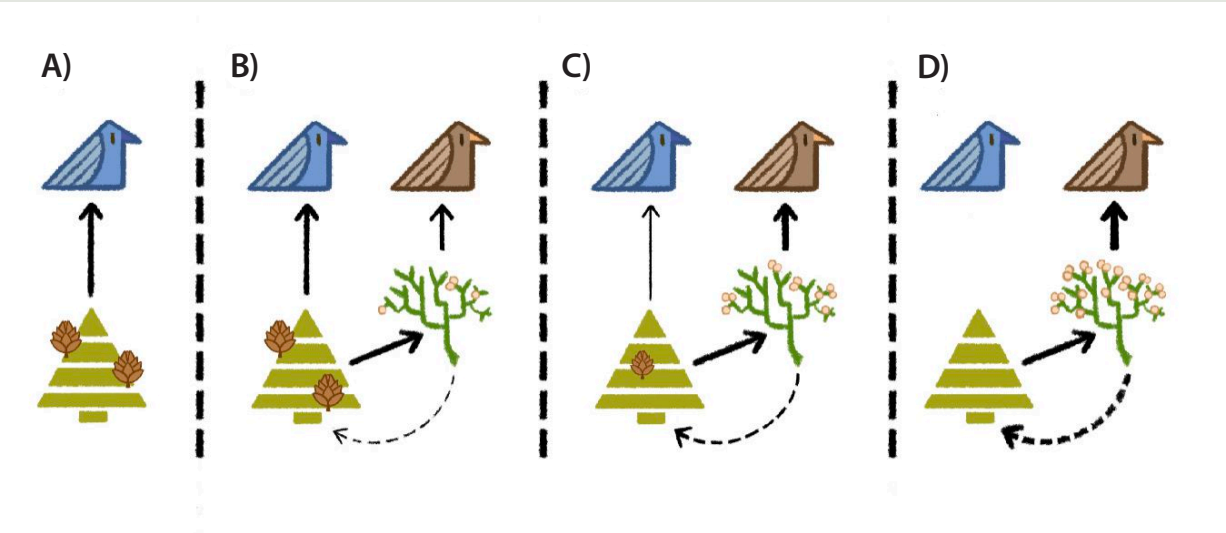


Figura 3. Proceso temporal de infección en *Viscum album* (modificada de la publicada en Functional Ecology, Mellado & Zamora, 2017)

Ejemplo de los efectos indirectos que causa el muérdago en la red trófica al aumentar la carga parasitaria. Los muérdagos pueden promover cambios en la red de consumidores de sus hospedadores, desviando la dirección de los flujos energéticos. Los árboles parasitados pueden reducir su inversión en crecimiento y reproducción. En el caso del impacto de *V. a. austriacum* sobre *Pinus* spp., se produce una disminución de la producción de piñas y piñones (Mellado & Zamora, 2020) en paralelo a un aumento de los frutos carnosos producidos por los muérdagos en el dosel de los árboles parasitados. En consecuencia, la abundancia de aves granívoras que se alimentan de piñones disminuye en los pinos parasitados, al tiempo que aumenta la abundancia de aves frugívoras que se alimentan de los frutos del muérdago. El efecto neto de los muérdagos en la red de interacción del hospedador y en los flujos de energía en las cadenas tróficas dependerá, en gran medida, de la fuerza de la interacción parásito-hospedador.



En la figura, las plantas hospedadoras están representadas por pinos que producen piñas; el parásito está representado por el muérdago que produce frutos carnosos; las aves granívoras y frugívoras están simbolizadas por las aves azul y marrón respectivamente. Las líneas continuas señalan la dirección de la transferencia de energía, el espesor de la línea representa directamente la fuerza del flujo y las líneas discontinuas curvas indican el efecto de un rasgo del muérdago sobre la planta hospedadora. El primer caso (A) muestra el flujo de energía que pasa de los pinos no parasitados a las aves granívoras que se alimentan de los piñones. Los siguientes casos (B), (C) y (D) representan los flujos de energía a niveles crecientes de cargas de muérdago en los hospedadores. A medida que aumentan las cargas parasitarias, también aumenta el impacto negativo sobre la producción de piñas en los pinos infestados (cada vez menos producción de semillas y cada vez más producción de frutos de muérdago). Los flujos de energía se representan como transferencia de los pinos hospedadores a las aves granívoras y a las plantas de muérdago, así como de los muérdagos a las aves frugívoras que se alimentan de los frutos carnosos ofrecidos por el parásito.

La nueva identidad metabólica del pino parasitado lo convierte en un recurso de menor calidad como alimento para sus herbívoros. El resultado es que el muérdago genera interacciones indirectas no tróficas mediadas por el hospedador, lo cual causa una disminución en la supervivencia de los herbívoros principales del pino, como áfidos, curculiónidos y orugas de la procesionaria del pino (Lázaro-González et al., 2019b), siendo esta última especie la plaga más severa en los pinares mediterráneos (Hódar et al., 2003, 2002). En consecuencia, podríamos considerar el muérdago como un agente de control biótico de esta plaga, ya que los pinos parasitados apenas presentan infección por procesionaria (Lázaro-González et al., 2019b).

En conclusión, los efectos promovidos por el muérdago en un dosel forestal mediterráneo van mucho más allá de un simple efecto perjudicial sobre sus hospedadores, al perder vigor vegetativo, reproductivo o incluso provocarles la muerte (Dobbertin et al., 2005; Sangüesa-Barreda et al., 2012). Por ello, consideramos el muérdago como el detonante de un cóctel de interacciones que provoca una cascada de efectos y retroalimentaciones, y deja una huella ecológica muy patente que combina efectos directos e indirectos tanto en su red trófica (efectos de tipo *top–down* y *bottom–up*) como en relaciones no tróficas (Fig. 2), con lo cual aumenta el número de interacciones mutualistas, diversidad y heterogeneidad en el ecosistema. Así pues, nuestros resultados resaltan el papel de los muérdagos como facilitadores y especies clave en el ecosistema forestal (Watson, 2017, 2016), lo que tiene importantes consecuencias para la conservación y gestión forestal de los pinares de montaña.

3.1.3 *Viscum a. austriacum* genera bucles de retroalimentación que aceleran los procesos del ecosistema

La concentración espacial de diversos organismos y tipos de interacciones en los pinos parasitados da lugar a múltiples bucles de retroalimentación positiva que refuerzan la estructura espacial del sistema parásito-hospedador a lo largo del tiempo. Esto se hace más evidente en los sistemas parásito-hospedador, puesto que los parásitos forman agregados de plantas en los hospedadores, generando concentraciones discretas en el espacio (Medel, 2000; Medel et al., 2004). Los bucles de autorrefuerzo los inician los frugívoros que, atraídos por los copiosos frutos carnosos que produce el parásito, desencadenan un bucle de infección-reinfección en el huésped al promover la dispersión de las semillas del parásito (Fig. 3; Watson & Rawsthorne, 2013).

Los frugívoros dispersan también las semillas de las plantas carnosas vecinas que se establecen en las proximidades del árbol hospedador (Mellado & Zamora, 2017, 2016), lo que a su vez atrae a más frugívoros. La rica materia orgánica producida por el parásito (en términos de hojarasca), junto con todos los restos producidos por los frugívoros, son una fuente de recursos más nutritivos y lábiles que los aportados por el hospedador (Mellado et al., 2016), y dan lugar a suelos enriquecidos que favorecen tanto a la comunidad microbiana del suelo (Mellado et al., 2016) como a las especies arbustivas (Mellado & Zamora, 2017) y herbáceas que crecen bajo el árbol hospedador (Hódar et al., 2018). El aumento de la cobertura vegetal atrae a más animales herbívoros que devuelven parte de los recursos a través de la deposición de excrementos (Hódar et al., 2018), con lo cual se refuerza el bucle del ciclo de nutrientes al incorporar más materia orgánica alóctona a escala local. Estos bucles de retroalimentación entre la dispersión de semillas, la acumulación de materia orgánica, la actividad de los descomponedores, los niveles de nutrientes, los productores primarios y los consumidores superiores generan un rápido reciclaje de nutrientes en el ecosistema forestal con profundos efectos en el funcionamiento del ecosistema.

Una consecuencia importante de los bucles de retroalimentación mediados por los parásitos es la aceleración de muchos procesos del ecosistema a escala local, que pueden alterar rápidamente el estado y la trayectoria de un ecosistema. Como se ha detallado anteriormente, al desviar los recursos del pino hospedador, *V. a. austriacum*, transforma el «ciclo lento de nutrientes», dominado por la hojarasca recalcitrante del pino, en un «ciclo rápido de nutrientes», dominado por la hojarasca del parásito y los restos procedentes de animales alóctonos (Hódar et al., 2018; Mellado et al., 2016). Además, el parásito acelera los procesos sucesionales, pues aumenta la tasa de mortalidad de los pinos hospedadores a la vez que facilita el establecimiento de una rica comunidad de plantas zoócoras (Mellado & Zamora, 2017). En el sistema de estudio, estos ciclos de retroalimentación podrían ocurrir durante décadas hasta que las cargas parasitarias se vuelven tan grandes que el hospedador se debilita y muere (Mellado & Zamora, 2017).

3.1.4 *Viscum album* altera la composición y estructura espacial de la comunidad forestal y acelera la sucesión ecológica

La proyección espacial de todos los procesos derivados de las interacciones directas e indirectas descritas anteriormente aumenta la complejidad estructural del bosque y dejan una huella en el paisaje. Por un lado, los muérdagos favorecen la muerte prematura de los árboles infestados. A largo plazo, los muérdagos aclaran el bosque de forma natural, pues reducen la densidad de los árboles infestados, que suelen ser las especies dominantes en la comunidad forestal (Mellado & Zamora, 2020) y promueven su sustitución por un conjunto diferente de especies subdominantes, la mayoría de las cuales son especies leñosas zoócoras (Fig. 3). Debido a la estructura espacial del parásito, estos cambios en la vegetación también ocurren de forma heterogénea, y los parches de árboles no parasitados suelen coexistir con parches con diferentes intensidades de parasitismo, incluidos árboles parasitados muertos, lo que aumenta la heterogeneidad dentro del bosque, al proporcionar una complejidad estructural para muchos organismos (Vanderwel et al., 2006). Por otro lado, los muérdagos modifican la distribución vertical de las ramas y el follaje en el dosel del bosque. Los árboles fuertemente parasitados suelen presentar una mayor proporción de follaje del parásito que del propio pino. Este cambio en la estructura vertical aumenta la complejidad estructural del bosque y contribuye significativamente a la diversidad de muchas especies animales asociadas al muérdago (Watson, 2001).

Otro efecto importante del parasitismo del muérdago es la redistribución de la biomasa y el flujo de energía entre los múltiples componentes del ecosistema forestal. En lugar de concentrarse en el estrato dominante del dosel, la biomasa y la productividad se distribuyen hacia los estratos inferiores de la vegetación, y hacen que lleguen al suelo del bosque la hojarasca del hospedador y del muérdago y sus especies asociadas, lo que probablemente aumente la diversidad de la biota del suelo y estimule diferentes procesos del ecosistema, como la descomposición de la hojarasca, el ciclo de los nutrientes y la productividad (Fig. 3; Gessner et al., 2010).

Por tanto, el muérdago desempeña un papel clave en la organización de las comunidades forestales, pues promueve cambios desproporcionados a su abundancia y biomasa, y deja una huella ecológica aparentemente sutil pero muy patente en la organización espacial y temporal de la comunidad a largo plazo. Como la infección y contagio posterior de los vecinos es un proceso agregado, los cambios son mucho más intensos en los rodales donde

hay una mayor infestación, pues se crea una dinámica de parches en la cual el diferente grado de infestación se traduce en diferencias en la velocidad de la sucesión ecológica entre rodales dentro del mismo bosque. Así, los muérdagos en el bosque podrían mostrar un efecto similar al de las hierbas parásitas en las praderas (Gibson & Watkinson, 1992; Pennings & Callaway, 1996), al cambiar la configuración y la dinámica de los parches (Mellado & Zamora, 2020). De esta manera, los muérdagos crean una ruta alternativa en la sucesión ecológica forestal, en la cual los rodales de pinos parasitados siguen una trayectoria diferente a los rodales de pino no parasitados, con lo cual aumenta la heterogeneidad del paisaje en el espacio y el tiempo.

3.2 Caso de estudio 2: El género *Tristerix* en el sur de Sudamérica

3.2.1 *Tristerix corymbosus*

Los muérdagos de la familia Loranthaceae son conocidos como «muérdagos llamativos» (*showy mistletoes* en inglés) debido a que presentan despliegues florales y frutales muy evidentes (Fig. 1), que atraen una amplia diversidad de animales que consumen esos recursos. Muchos de estos muérdagos presentan flores con un claro síndrome ornitolífico (flores tubulares, con el néctar en la base y colores llamativos que contrastan cromáticamente con el follaje) y frutos ricos en azúcares que son mayormente consumidos por aves frugívoras (Fontúrbel, 2020; Watson & Rawsthorne, 2013). Una de las especies de muérdago más comunes de Sudamérica austral es *Tristerix corymbosus*, un muérdago hemiparásito que se encuentra en gran parte de Chile y en algunas áreas de Argentina (Amico et al., 2007).

Tristerix corymbosus representa un caso particular de especialización ecológica. Por una parte, este muérdago presenta interacciones altamente especializadas con los animales de los que depende para la polinización y la dispersión de semillas, pero presenta un amplio rango de especies hospedadoras (siendo capaz de parasitar al menos 30 especies nativas y varias otras especies exóticas de árboles) (Atencio et al., 2021). Este amplio rango de hospedadores permite que *T. corymbosus* tenga una amplia distribución geográfica desde los bosques esclerófilos de la zona mediterránea hasta los bosques lluviosos templados (Amico et al., 2011), siendo común tanto en áreas de bosque maduro como en áreas más intervenidas —incluso en áreas urbanas— donde parasitan masivamente árboles exóticos ornamentales.

En esta amplia variedad de ambientes y hábitats en que se encuentra *T. corymbosus* parasitando una gran diversidad de especies de plantas, las interacciones planta-animal son especializadas y se mantienen a lo largo de todo el rango de distribución, siendo su principal polinizador el picaflor *Sephanoides sephaniodes* (responsable del 95% de la polinización del muérdago; Tadey & Aizen, 2001). En cuanto a los dispersores de semillas, el ave frugívora Mimus thenca es el principal dispersor de semillas en las zonas de bosque esclerófilo (Amico et al., 2011), mientras que en el bosque templado lluvioso sus semillas son dispersadas casi exclusivamente por el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides* (Amico et al., 2011; Amico & Aizen, 2000). Esta segregación de los dispersores de semillas responde a un polimorfismo de color de los frutos, dado que en el bosque esclerófilo los frutos maduros tienen una coloración naranja–rojiza y son atractivos para las aves, mientras que en el bosque templado los frutos maduros mantienen el color verde (debido a la menor incidencia de radiación solar durante el proceso de maduración del fruto) y, por lo tanto, no son detectables por aves frugívoras debido a la falta de contraste cromático con las hojas (Amico et al., 2011, 2022).

Debido a su amplia distribución geográfica y rango de hospedadores, *T. corymbosus* constituye un recurso alimenticio valioso para los animales con los que interactúa. Esto es particularmente relevante para el caso del polinizador, dado que el néctar que ofrecen las flores de *T. corymbosus* es casi la única fuente de alimento para los picaflores durante el invierno (Aizen, 2003), dado que este muérdago florece entre marzo y octubre (otoño e invierno austral). Por consiguiente, la presencia de este muérdago parece ser un factor importante para la existencia de poblaciones residentes de picaflores, puesto que, donde el muérdago está ausente, las poblaciones de picaflores migran estacionalmente. En cuanto a la dispersión de semillas, este muérdago es un recurso alimenticio clave para *D. gliroides* y permite que este marsupial acumule reservas energéticas para sobrevivir la etapa de hibernación (Fontúrbel et al., 2022). Dada esta dependencia, la estructura espacial del muérdago está determinada por la conducta del dispersor (García et al., 2009), lo cual a su vez determina en gran medida su interacción con los animales (Fontúrbel & Medel, 2017). Además de ser un importante recurso alimenticio para los animales en distintos hábitats, *T. corymbosus* puede ejercer efectos positivos indirectos en las plantas hospedadoras al atraer polinizadores y dispersores de semillas que además polinizan las flores y dispersan las semillas de la planta hospedadora, lo cual incrementa significativamente su reclutamiento (Candia et al., 2014).

3.2.2 El doble efecto de la infección agregada de *Tristerix aphyllus*

Tristerix aphyllus es un muérdago de la familia Loranthaceae que es endémico en la región árida y semiárida de Chile. Una de las peculiaridades de esta especie es que posee hojas reducidas a pequeñas escamas (Follmann & Mahu, 1964; Kuijt, 1988, 1969), lo que se encuentra asociado al parasitismo exclusivo de especies de cactáceas (Kuijt, 1988). La porción vegetativa del muérdago consiste en un endófito que crece al interior de la cactácea y que, a diferencia de la mayoría de los muérdagos hemiparásitos que se adhieren a los tejidos xilemáticos de las plantas que parasitan, extrae el agua y nutrientes de los vasos floemáticos de sus hospedadores (Mauseth et al., 1985, 1984). El componente reproductivo del muérdago es la única porción que emerge de los tejidos de sus hospedadores, una vez transcurrido un año desde la infección (Botto-Mahan et al., 2000). El muérdago es parcialmente autocompatible, detectándose importantes efectos de depresión por endogamia sobre rasgos asociados a la infección, a la producción de frutos y a la dispersión de las semillas (Gonzáles et al., 2007). Respecto a la polinización, algunas especies de mariposas y dípteros visitan esporádicamente las flores de *T. aphyllus,* aunque no contactan los estigmas de las flores. Asimismo, hormigas de los géneros *Camponotus*, *Solenopsis* y *Conomyrma* son frecuentes visitantes florales que «roban» néctar mediante incisiones en la cámara de néctar, sin interferir directamente con el servicio de polinización del polinizador más importante, el picaflor *Sephanoides sephaniodes*, cuyas visitas dependen más del número de flores del muérdago que al estado de robo de las mismas flores (Caballero et al., 2013). La dispersión de semillas de *T. aphyllus* se extiende a lo largo del año, cubriendo desde fines de marzo a fines de noviembre. Los frutos son seudobayas alargadas de color verde-rojo opaco en estados de inmadurez, tornando a formas esféricas blanquecinas y translúcidas al madurar. Las semillas son elongadas y, por efectos de la deshidratación originada por su exposición al sol, se recubren enteramente de una viscina pegajosa que facilita su adhesión a cualquier superficie. El único agente responsable de la remoción y dispersión efectiva de las semillas de *T. aphyllus* es el ave *Mimus thenca* (Mimidae), cuyo límite norte de distribución coincide con las poblaciones más norteñas del muérdago. *Mimus thenca* tiende a defender territorios bien definidos y a usar cactus altos y previamente infectados como perchas, desde donde defeca las semillas de *T. aphyllus* que se pegan directamente sobre la superficie del cactus o quedan adheridas en sus espinas, lo que contribuye a la reinfección del propio hospedador (Martínez del Río et al., 1996, 1995). La reinfección sostenida en algunos individuos genera distribuciones altamente agregadas del muérdago en el paisaje, lo que contribuye a contener la propagación del muérdago a los hospedadores no infectados de la población (Fig. 4a) (Medel et al., 2004).

El efecto de *T. aphyllus* ha sido bien documentado, demostrándose que la infección reduce significativamente la producción de frutos y semillas de sus hospedadoras cactáceas (Medel, 2000; Silva & Martínez del Río, 1996). Asimismo, los individuos parasitados tienen una probabilidad de mortalidad un orden de magnitud mayor que los individuos no parasitados (Medel et al., 2002). Además de su efecto sobre los componentes de la adecuación de los hospedadores, la planta parásita tiene un notorio impacto en la arquitectura de los hospedadores. Al secuestrar el agua del floema, *T. aphyllus* deseca el extremo apical de las columnas infectadas, con lo cual origina su escisión y total pérdida de dominancia apical de los módulos. Esto provoca una reorganización hormonal que se traduce en la producción de nuevas columnas laterales con una mayor ramificación en los cactos parasitados en comparación con los no parasitados, especialmente en el rango entre 1.0 y 2.2 m de altura (ver Figura 1 en Medel, 2001). Es frecuente encontrar hospedadores con altas cargas parasitarias, altamente ramificados y con múltiples cicatrices reflejo de la pérdida histórica de sus columnas. Este fenómeno se ha interpretado como un mecanismo evolutivo de tolerancia al parasitismo (Medel, 2001). Cualquiera que sea el mecanismo causal, la agregación de *T. aphyllus* en los hospedadores ramificados representa un motor de creación de parches de sombra en el paisaje que actúan como refugios nodriza para la sobrevivencia y establecimiento de plántulas, que de otra manera no sobrevivirían a las altas temperaturas y desecación (Fig. 4b) (ver Cares et al., 2013).

4. Las plantas parásitas en el Antropoceno

Los seres humanos han intervenido todos los ecosistemas de la Tierra, alterando las condiciones ambientales y los flujos de materia y energía. Los impactos antropogénicos en la biodiversidad no solo afectan a las especies, sino también a las interacciones que ocurren entre ellas (Valiente-Banuet et al., 2015). En la era del Antropoceno, el cambio de uso del suelo, la sobreexplotación de los recursos naturales, las especies invasoras y el cambio climático son las cuatro grandes fuerzas de cambio de la biodiversidad (Sala et al., 2000). Estos cuatro grandes agentes han alterado el escenario ecológico para muchas especies, incluidos los muérdagos. En Norteamérica, Australia y Nueva Zelanda, la densa estructura de los bosques y repoblaciones, la supresión de incendios y la caza incontrolada de los principales herbívoros (como los koalas y los pósum en Australia) han contribuido al aumento de las poblaciones de muérdagos (Conklin, 2000; Hawksworth & Wiens, 1996; Shaw et al., 2004). Por otra parte, la proliferación de repoblaciones de coníferas, unida al aumento de las temperaturas, ha abierto una nueva oportunidad para

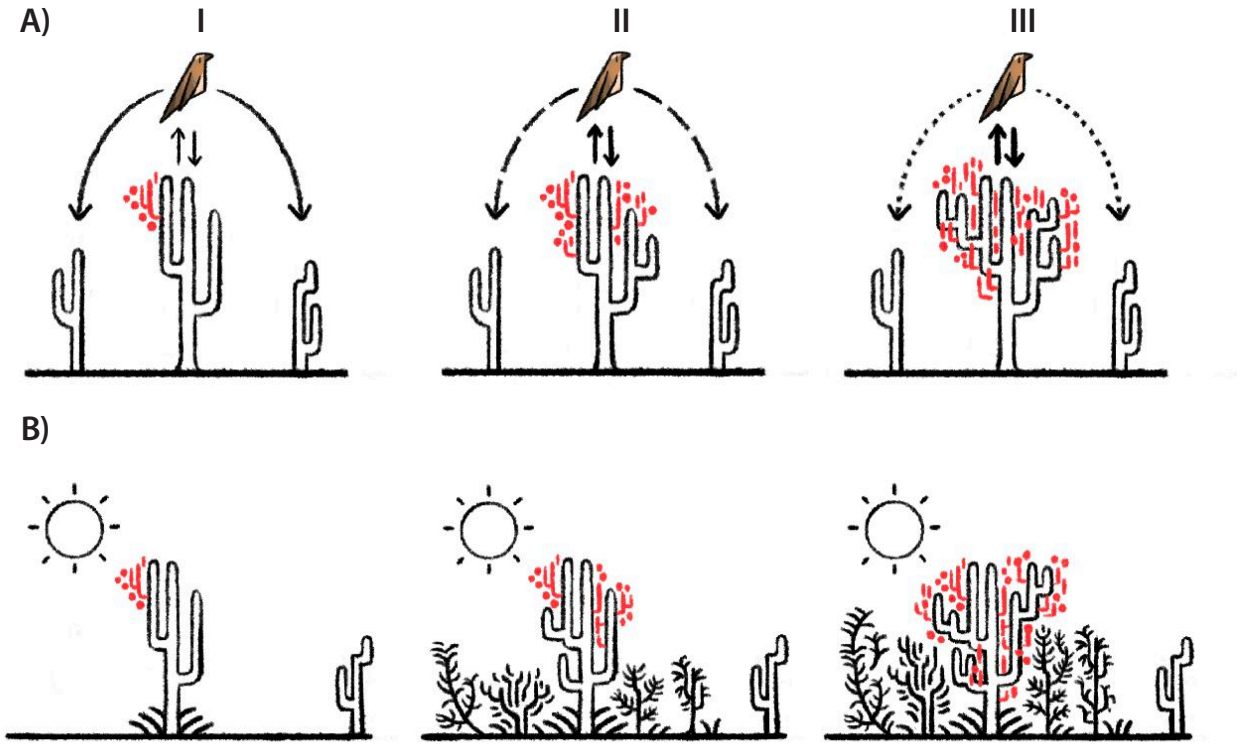


Figura 4. El doble efecto del parasitismo sobre cactáceas columnares. A) Efecto del muérdago *Tristerix aphyllus* sobre la contención de la propagación hacia otros hospedadores cactáceas. *I. Mimus thenca* se alimenta de los frutos del muérdago que infecta a un individuo de cactus. Usa preferencialmente los individuos en actividades territoriales. II. El ave aumenta sus visitas preferenciales sobre los cactus previamente infectados que poseen más muérdagos y mayor oferta de frutos, y disminuye las visitas sobre otros cactus no infectados. III. El ave concentra todas sus visitas en los cactus previamente infectados con una gran oferta de frutos del muérdago. Prácticamente no visita otros cactus sin muérdago y la propagación de la planta parásita se contiene en la población de hospedadores. B) Efecto del muérdago *T. aphyllus* sobre el reclutamiento de especies de plantas. I. Estado inicial del proceso con un hospedador infectado y otro vecino sin infección con mínimo efecto de sombreado. II. La infección provoca la pérdida de columnas y ramificación del cactus, además del establecimiento de nuevos muérdagos. El sombreado ya es suficiente para facilitar el establecimiento de plántulas de especies arbustivas (*Flourensia thurifera*, *Porlieria chilensis*, *Heliotropium stenophyllum* y *Bridgesia incisifolia*). III. Las plántulas de las especies arbustivas crecen y a su vez actúan como plantas nodrizas que favorecen la regeneración de la vegetación y su diversidad, efecto que no se observa en la vecindad del cactus vecino sin muérdagos.

la expansión del muérdago a mayor latitud y altitud en Europa (Dobbertin et al., 2005; Varga et al., 2014; Zamora & Mellado, 2019). Además, el aumento de las temperaturas y las sequías recurrentes pueden provocar que los efectos del muérdago sobre sus hospedadores sean más severos.

Por lo general, las especies de muérdagos son capaces de persistir en ambientes perturbados —o inclusive verse beneficiados— por una mayor incidencia de radiación solar o por la presencia de árboles exóticos que constituyen hospedadores de alta calidad (Bowen et al., 2009; Fontúrbel et al., 2017b). Por ello, no es de extrañar que algunas especies de muérdagos sean muy comunes en ambientes agrícolas o en ciudades, y den origen a nuevas interacciones con especies de plantas y animales. Sin embargo, la proliferación de algunas especies de muérdagos en ambientes perturbados puede interpretarse erróneamente como un efecto positivo. La concentración espacial de muérdagos que forma grandes agregaciones altera el flujo de genes a nivel del paisaje por medio de cambios conductuales de los polinizadores y los dispersores de semillas (que deben desplazarse menos en busca de alimento), lo cual disminuye la diversidad genética y aumenta la endogamia de las plantas parásitas (Fontúrbel et al., 2019). De igual manera, se pierden las interacciones de facilitación hacia plantas nativas y en cambio se facilita el establecimiento de especies exóticas, comunes en ambientes perturbados.

La alta dependencia de los muérdagos a las interacciones con ciertas especies de animales también los hace sensibles a la perturbación. Por ejemplo, se ha visto que la fragmentación de los bosques puede causar la extinción local de los muérdagos en fragmentos pequeños debido a la desaparición previa de su dispersor de semillas (Amico et al., 2011; Rodríguez-Cabal et al., 2007). Dado el papel clave que muchos muérdagos cumplen en los bosques, la recombinación de interacciones planta-planta y planta-animal en los muérdagos puede llevar a distintos resultados (ver Fig. 2 en Fontúrbel, 2020) como, por ejemplo, el colapso de las interacciones de facilitación o bien la hiperinfestación de hospedadores exóticos (Fig. 1i), que genera un efecto de atractor de polinizadores y frugívoros que va en detrimento de otras especies nativas que dejan de ser visitadas. El establecimiento de nuevas interacciones también puede interrumpir los bucles de autorrefuerzo en las comunidades. Por ejemplo, la llegada de herbívoros exóticos que se alimenten del muérdago o del hospedador pueden generar un efecto en cascada en la comunidad por medio de interacciones indirectas mediadas por el muérdago (Rodríguez-Cabal et al., 2013).

Finalmente, el calentamiento global aparece como una de las principales amenazas a los muérdagos y sus interacciones. Por un lado, se espera que el aumento de las temperaturas lleve a las especies interactuantes a cambiar —en alguna medida— sus rangos de distribución y fenología, provocando desacoplamientos espaciales y temporales de interacción. Por ejemplo, la distribución y abundancia del muérdago en Europa está siendo moldeada por el cambio climático y la disponibilidad de hospedadores adecuados (Zamora & Mellado, 2019). Por otro lado, el aumento de las temperaturas va acompañado de una disminución en las precipitaciones, lo que provoca estrés hídrico en las plantas (Griebel et al., 2022b, 2022a) y, con ello, un mayor impacto de los muérdagos sobre la fecundidad y sobrevivencia de las plantas hospedadoras. Adicionalmente, el estrés hídrico hace que las plantas produzcan menos flores y menos frutos, lo cual impacta negativamente a los polinizadores y dispersores de semillas en las comunidades (Fig. 5; Watson et al., 2022). En conjunción con el cambio en el uso de suelo y las especies invasoras, el calentamiento global es capaz de alterar los bucles de autorrefuerzo de los muérdagos, pues cambia las reglas del juego en muchos ecosistemas. Por consiguiente, la recombinación de especies e interacciones en un escenario de climas nunca antes registrados puede llevar a una reorganización de la biodiversidad, en la cual los muérdagos tendrán, sin duda, un papel protagónico en la reconfiguración de los nuevos ecosistemas que están surgiendo en el Antropoceno.

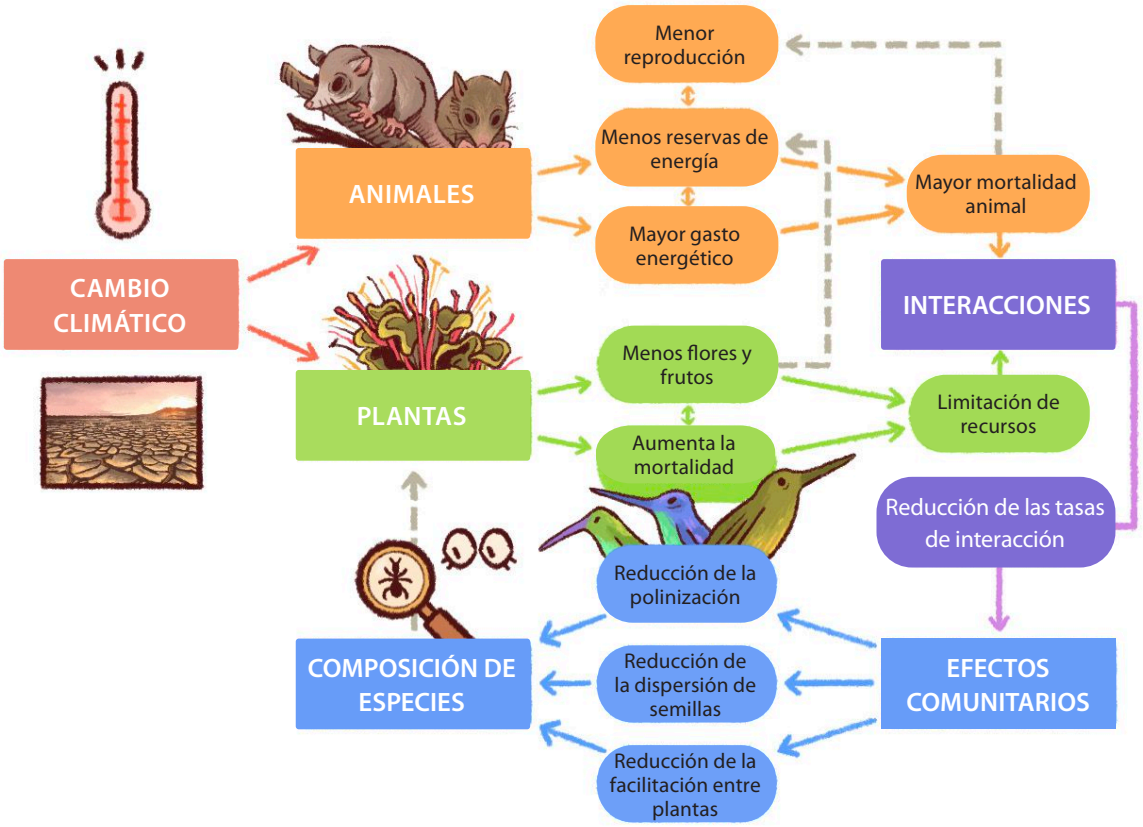


Figura 5. Efectos directos (líneas continuas) e indirectos (líneas punteadas) del cambio climático en las interacciones mediadas por muérdagos a distintos niveles de la comunidad (modificado a partir de Fontúrbel et al., 2021)

Agradecimientos

Los autores agradecen la revisión del Dr. Guillermo Amico una versión previa de este capítulo. Este trabajo fue posible gracias al financiamiento otorgado por el proyecto 418RT0555 del Programa CYTED.

CAPÍTULO

7



LA PÉRDIDA DE INTERACCIONES POSITIVAS PRECEDE A LA PÉRDIDA DEL PATRIMONIO BIOCULTURAL

Alfonso Valiente-Banuet[1,2 *]
Miguel Verdú[3]

La imagen ilustra el proceso de dispersión de semillas de la cactácea columnar *Pachycereus weberi* por el murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuenae* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Crédito de fotografía: Iván Reséndiz Cruz.

[1] Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, C.P. 04510, México D.F., México.
[2] Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510, México D.F., México.
[3] Centro de Investigaciones sobre Desertificación (CSIC-UV-GV), Ctra Moncada-Náquera, km 4.5, 46113 Moncada, (Valencia), España.
* Autor de correspondencia. Email: avali@ unam.mx

Resumen

En un ecosistema, animales, plantas y microorganismos dependen unos de otros para su coexistencia a través de interacciones ecológicas. Estas no se producen al azar, sino que siguen una serie de determinantes que varían en su importancia y que dependen de la abundancia de los interactuantes, la complementariedad morfológica y la complementariedad fenológica. La abundancia, que puede variar en el corto plazo debido principalmente a procesos ecológicos como las perturbaciones antropogénicas, adquiere gran relevancia, ya que una disminución de las densidades poblacionales de las especies interactuantes puede provocar que las interacciones no se lleven a cabo. Por su parte, la complementariedad morfológica y la complementariedad fenológica dependen, en última instancia, de la herencia filogenética que limita cambios rápidos. Sin embargo, corresponden a factores extremadamente importantes para evitar, por ejemplo, la competencia en interacciones de facilitación o que se desacoplen fenológicamente los interactuantes como efecto del cambio climático. En este capítulo se hace un análisis de la importancia relativa de estos componentes tomando como ejemplo el caso del auge del mezcal, que ha generado una sobreexplotación de leña en hábitats naturales y de agaves, lo que ha provocado la pérdida de interacciones y el colapso ecosistémico, y ha generado deudas de extinción del patrimonio biocultural de México.

Introducción

Uno de los problemas centrales en ecología ha sido, desde sus orígenes, entender cómo coexisten las especies, ya que la coexistencia es el mecanismo que subyace al mantenimiento de la diversidad (Chesson, 2000). La complejidad de los patrones de coexistencia se magnifica en las comunidades biológicamente más diversas, en las que la coexistencia no es solo una señal de interacciones pareadas, sino más bien de interacciones indirectas (Strauss, 1991). Así, la probabilidad de que dos especies coexistan depende de la presencia de una tercera, cuarta, quinta o n-ésima especie. Aunque se han utilizado enfoques experimentales para explorar los patrones de coexistencia, estos necesariamente solo contemplan pares o unas pocas especies, lo que no reproduce la situación natural de muchas comunidades ecológicas en las que las especies interactúan con muchas otras (van Kleunen et al., 2014).

Consecuentemente, la complejidad de la biodiversidad no puede entenderse adecuadamente analizando cada uno de sus componentes por separado. En su lugar, hay que considerar las propiedades emergentes que surgen como consecuencia de las interacciones entre todos los componentes. El estudio de

las interacciones ecológicas tiene una larga tradición en ecología y ha aportado numerosas pruebas de cómo la adecuación biológica de una especie depende, en última instancia, del resultado de las interacciones que mantiene con otras especies. Estos estudios suelen centrarse en una interacción concreta (p. ej., la polinización, la depredación o la dispersión de semillas), pero está claro que las especies participan en múltiples interacciones simultáneamente (Pilosof et al., 2017). Sin embargo, nuestro conocimiento sobre cómo las diferentes interacciones ecológicas se relacionan entre sí condicionando la aptitud de los individuos es aún muy incipiente.

Las interacciones ecológicas no se producen al azar, sino que siguen una serie de determinantes que varían en su relevancia en función del ecosistema y del tipo de interacción. Entre estos determinantes, destacan:

1) **Abundancia de los interactuantes**. La interacción solo se podrá dar cuando existan abundancias suficientes para que el encuentro de los interactuantes sea probable.
2) **Complementariedad morfológica.** La interacción se dará cuando no existan restricciones morfológicas para que se produzca (p. ej., frutos más grandes que las bocas de los dispersantes; tubos florales más largos que las probóscides de sus polinizadores).
3) **Complementariedad fenológica.** La interacción se verificará cuando no existan restricciones fenológicas para que se produzca (p. ej., fructificación estival para dispersantes invernales; floración primaveral para polinizadores otoñales).

Los determinantes de las interacciones suelen actuar de manera combinada. Al respecto, existen diversos estudios encaminados a detectar los determinantes de distintos tipos de interacciones ecológicas, algunos de los cuales se indican en la Tabla 1. Para cada estudio se muestra el tipo de interacción, el modelo que mejor recoge los determinantes de las interacciones observadas, el hábitat y el país donde se ha realizado el estudio, y su referencia bibliográfica. A partir de estos ejemplos, es posible apreciar la complejidad que subyace a las interacciones, ya que el modelo que mejor las predice suele necesitar de la interacción de varios factores, incluida en muchos casos la abundancia de los interactuantes.

Es importante hacer notar que, por muy complejos que sean estos modelos estadísticos, aún están muy lejos de predecir en su totalidad las interacciones que se producen en la naturaleza. Aunque se están realizando continuas mejoras de los modelos, que incluyen aproximaciones sofisticadas mediante el uso de Big Data e inteligencia artificial (Strydom et al., 2021; Hirn et al., 2022), la complejidad de las interacciones que se relacionan unas con otras, como se ejemplificará en este capítulo, nos sitúa aún muy lejos de poder predecirlas en su totalidad.

Tabla 1. Determinantes de interacciones ecológicas

Tipo de interacción	Mejor modelo	Hábitat	País	Referencia
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Desierto	México	Verdú & Valiente-Banuet (2011)
Polinización por insectos	Abundancia x fenología	Desierto	Argentina	Vázquez et al. (2009)
Polinización por colibríes	Morfología x fenología	Mata atlántica	Brasil	Vizentin-Bugoni et al. (2014)
Polinización por insectos	Fenología	Pradera alpina	Canadá	Olito & Fox (2015)
Epífito-forófito	Abundancia x textura de corteza x tamaño de planta x solapamiento espacial x densidad de madera	Bosque seco tropical	México	Sáyago et al. (2013)
Polinización por colibríes	Fenología x morfología x solapamiento espacial	Sabana tropical	Brasil	Maruyama et al. (2014)
Facilitación entre plantas	Abundancia x similitud en micorrizas	Desierto	México	Montesinos-Navarro et al. (2012)
Facilitación entre plantas	Abundancia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia x filogenia	Bosque mediterráneo	España	Alcántara et al. (2019)
Facilitación entre plantas	Abundancia	Ecotono sabana-bosque	Brasil	Marcilio-Silva et al. (2015)
Facilitación entre plantas	Abundancia	Ecotono sabana-bosque	Brasil	Marcilio-Silva et al. (2015)
Epífito-forófito	Abundancia x textura de corteza x tamaño de planta	Bosque subtropical	Argentina	Ceballos et al. (2016)
Plantas y florívoros	Fenología	Bosque de restinga	Brasil	Cordeiro et al. (2020)

De los tres determinantes de las interacciones descritos anteriormente (abundancia de los interactuantes, complementariedad morfológica y complementariedad fenológica), los dos últimos son responsables de las llamadas «interacciones prohibidas» (ver González-Varo et al., 2016). Las características morfológicas y fenológicas responden fundamentalmente a la herencia filogenética de las especies y, por lo tanto, no suelen fluctuar a corto plazo. La gran mayoría de los rasgos, incluidos los supuestamente lábiles, como los morfológicos y los conductuales, muestran esta herencia filogenética que limita en cierto modo un cambio rápido (Blomberg et al., 2003). Sin embargo, la abundancia de las especies es el resultado de procesos ecológicos que pueden hacerla variar fácilmente en un corto intervalo de tiempo. Entre esos procesos está la destrucción del hábitat causada por el ser humano, que disminuye drásticamente la abundancia de las poblaciones y hace altamente improbable que se lleven a cabo las interacciones.

1. Facilitación entre especies de plantas

Una interacción que ha sido muy estudiada, especialmente en ambientes sometidos a altos niveles de estrés abiótico, es la facilitación entre plantas (Callaway, 2007). En estos sistemas, una planta modifica el microhábitat bajo su copa (p. ej., reduciendo la insolación e incrementando la humedad y materia orgánica del suelo), lo que promueve el establecimiento de otras plantas bajo ella. De esta manera, entre la planta benefactora y la beneficiada se establece una interacción, ya que están compartiendo un espacio físico, lo que podría implicar competencia por los recursos o también cooperación para conseguirlos. En el momento en el que el resultado de la interacción tiene costes o beneficios para las especies interactuantes, es razonable pensar que algunos de los determinantes antes planteados entran en juego.

Actualmente tenemos evidencias, provenientes de distintos ecosistemas sometidos a estrés abiótico, de que las interacciones de facilitación se dan entre especies que son complementarias morfológicamente. Por ejemplo, en los desiertos de Chihuahua, Sonora y Mojave, las plantas facilitadas son más altas, tienen semillas más grandes e invierten más en raíces que las facilitadoras (Butterfield & Briggs, 2011); en ecosistemas mediterráneos, las plantas facilitadas son especies perennifolias de dispersión animal, rebrotadoras de raíces largas y hojas grandes, mientras que las facilitadoras tienen rasgos opuestos (Valiente-Banuet et al., 2006); en minas abandonadas del semiárido español, las nodrizas tienden a tener un metabolismo CAM/C4, capacidad de rebrotar y son más altas y con hojas más largas y raíces más grandes que las especies facilitadas (Navarro-Cano et al., 2021). De esta gran

variabilidad de caracteres, se deduce que no existe un carácter universal de plantas facilitadoras o de facilitadas, y que lo relevante es que ambas difieran en su morfología.

La explicación inmediata al hecho de que la complementariedad morfológica sea un determinante de las interacciones de facilitación es la reducción de la competencia, ya que plantas morfológicamente parecidas tienden a utilizar los mismos recursos. Sin embargo, en los últimos años se está obteniendo evidencia de que plantas diferentes morfofisiológicamente podrían no solo estar evitando la competencia, sino que ayudándose mutuamente (Sortibrán et al., 2014). Así, se ha podido dilucidar que en este mutualismo existe transferencia de agua y de nutrientes entre especies morfofuncionalmente muy distintas, lo que redunda en el beneficio mutuo de las especies interactuantes (Montesinos-Navarro et al., 2017, 2019).

La complementariedad fenológica es un determinante poco explorado en las interacciones de facilitación, a pesar del papel que puede jugar en el éxito de la interacción a través de procesos de germinación (Leverett, 2017) o de polinización (Sargent & Ackerly, 2008). Conocer los determinantes fenológicos de las interacciones ecológicas es crucial especialmente ante los cambios que ya están ocurriendo como consecuencia de cambio climático (Duchenne et al., 2021).

Hasta aquí hemos visto que dos especies de plantas complementarias morfológica y funcionalmente tienen mayor probabilidad de interaccionar por distintas razones. Sin embargo, por más complementarias que sean dos especies, si no son lo suficientemente abundantes como para que se propicie el encuentro, la interacción no podrá darse. De la misma manera que las poblaciones con bajas densidades pueden tener tasas de crecimiento poblacional negativas y llegar a la extinción (Allee, 1931), las interacciones con bajas densidades de interactuantes pueden tener bajas probabilidades de ocurrir y, consecuentemente, llegar a extinguirse (Valiente-Banuet et al., 2015).

En las redes de interacción entre plantas cuyos múltiples determinantes han sido estudiados simultáneamente, la abundancia por sí sola o en combinación con otros rasgos (recogidos a través de la distancia filogenética) ha sido siempre un factor significativo (Valiente-Banuet & Verdú, 2011; Alcántara et al., 2019; Tabla 1). Este resultado indica claramente que la probabilidad de que dos especies interactúen es proporcional a sus abundancias y que, una vez superado un determinado umbral de abundancias, otros determinantes de complementariedad entre especies juegan un papel importante.

La extinción de las interacciones ecológicas, aun cuando las especies interactuantes permanecen en la comunidad, puede tener consecuencias devastadoras en la biodiversidad dados los efectos en cascada que se derivan de la concatenación de interacciones que ocurren en la naturaleza. Para ejemplificar cómo los diferentes determinantes pueden afectar combinadamente las interacciones ecológicas y sus servicios ecosistémicos, presentaremos a continuación el caso del colapso de las redes de facilitación, polinización y dispersión de cactáceas columnares y agaves en sistemas desérticos mexicanos como el del Valle Tehuacán-Cuicatlán (ver Fig. 1) (Valiente-Banuet & Verdú, 2013).

El colapso de estas redes ecológicas concatenadas se ha producido en los últimos años de una manera directamente relacionada con la sobreexplotación de especies de agaves y leña de distintos arbustos para satisfacer la demanda creciente de mezcal. El mezcal es una bebida alcohólica que se obtiene de la destilación de las «piñas» de decenas de especies diferentes del género Agave (Colunga-García Marín, 2006). Para la destilación de estas piñas, es necesario cocinarlas; por eso, la explotación de agaves acarrea también la sobreexplotación de leña de las especies de arbustos de las comunidades vegetales.

En estas comunidades, además de los agaves que pueden llegar a formar densidades de hasta 2 600 individuos por hectárea, abundan las cactáceas columnares que forman densos bosques de entre 1 200 y 1 900 plantas por hectárea (Valiente-Banuet et al., 2000). Como se verá a continuación, estos tres elementos —arbustos, agaves y cactus— conectan a través de sus diferentes estados ontogenéticos las redes de facilitación, polinización y dispersión.

Para empezar, sabemos que las cactáceas columnares en este ecosistema son fundamentalmente polinizadas por murciélagos nectarívoros, como *Leptonycteris yerbabuenae* (ver Fig. 2), *L. nivalis* y *Choeronycteris* mexicana, debido a la complementariedad morfológica y fenológica que presentan con la floración. La complementariedad morfológica se conoce desde hace mucho tiempo y queda muy clara si atendemos al síndrome quiropterofílico de las flores, cuyas características facilitan la polinización por murciélagos: antesis nocturna, flores blanquecinas en forma de cuenco con un intenso y desagradable olor, grandes cantidades de néctar y polen, anteras grandes y numerosas flores simples de boca grande y fuerte (Faegri & van der Pijl, 1979; Grant & Grant, 1979). La complementariedad fenológica en el valle de Tehuacán se ha descrito para la mayor parte de especies de cactus columnares, que tienen su pico de floración casi simultáneamente entre abril y junio, y se ha demostrado que las especies con síndrome quiropterofílico son autoincompatibles y fructifican solamente si la polinización ha sido llevada

a cabo por murciélagos (Valiente-Banuet et al., 1997). Pero estos murciélagos no solo polinizan cactáceas columnares, sino también múltiples especies de agaves como *A. marmorata*, *A. peacockii*, *A. salmiana* o *A. potatorum*. De esta manera, el destino demográfico de los agaves y de las cactáceas columnares está ligado en la red de polinización a través de los mismos polinizadores.

Sin embargo, existen más conexiones entre distintas redes de interacciones, ya que estos mismos murciélagos que se alimentan de néctar de agaves y cactáceas columnares son, a su vez, los más importantes dispersores de semillas de varias especies de cactus columnares (Godínez-Alvarez et al., 2002). Así pues, el destino demográfico de muchas cactáceas vuelve a depender de la existencia de murciélagos dispersores en la red de dispersión de la comunidad. Los murciélagos ingieren el fruto y descartan las semillas depositándolas debajo de los arbustos en los que se perchan. El arbusto bajo el cual cae la semilla proporciona un microhábitat que es determinante para garantizar el éxito de reclutamiento de esta (Castillo et al., 2010). Mientras algunos arbustos facilitan enormemente el establecimiento de las cactáceas, otros lo hacen en menor medida o incluso lo dificultan. De esta manera, el éxito de una cactácea columnar depende también de la presencia de especies de arbustos nodrizas en la red de facilitación (Verdú & Valiente-Banuet, 2008).

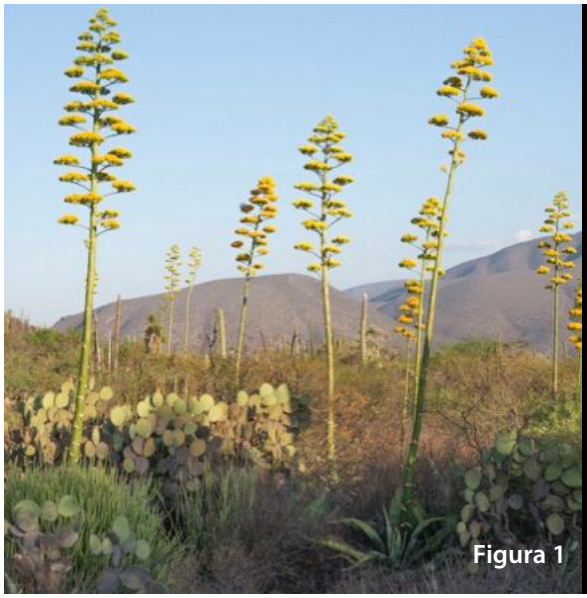




Figura 1. Típico paisaje en el valle de Tehuacán-Cuicatlán durante marzo cuando uno de los agaves mezcaleros (*Agave marmorata*) se encuentra en floración. Esta alta densidad de plantas con flores ha sido el argumento para proponer que se deje que el 30% de los agaves en las plantaciones cumplan su ciclo de vida para alimentar a sus interactuantes ecológicos (p. ej. murciélagos nectarívoros). Foto de A. Valiente-Banuet.

Figura 2. Ejemplar de murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuenae*. Este murciélago es el polinizador más efectivo tanto de agaves como de cactáceas columnares. Foto de Jacinto Treviño.

En esta concatenación de redes de interacción polinización/dispersión/facilitación, es evidente que hay actores cuya presencia es indispensable. Así, de entre todos los murciélagos, la especie *L. yerbabuenae* es la más efectiva polinizando flores y dispersando semillas de cactáceas columnares. Su presencia en la región es continua durante todo el año, siempre y cuando existan agaves floreciendo durante 7 meses y cactáceas columnares floreciendo y fructificando el resto del año (Rojas-Martínez et al., 1999). De nuevo, la complementariedad fenológica entre plantas y sus dispersantes y polinizadores es crucial para la persistencia de las interacciones en las redes de interacciones. Obviamente, ante una escasez de recursos florales o de frutos para los murciélagos en ciertos periodos del año, la gran mayoría de ellos opta por migrar a otras zonas del valle (Rojas-Martínez et al., 1999). Estaríamos ante un escenario en el que la abundancia de los interactuantes compromete la existencia de la interacción, es decir, aunque las especies coexisten en la comunidad, lo hacen a una densidad tan baja que la interacción es virtualmente nula. Por este motivo, los servicios tanto de polinización como de dispersión de los murciélagos tienden a desaparecer de manera drástica por debajo de un umbral de abundancias (McConkey & Drake, 2006). Estudios realizados sobre la especie de murciélago que se ha evidenciado que conecta estas redes, *L. yerbabuenae*, muestran claramente que su polinización de *A. potatorum* —uno de los agaves más importante para la producción de mezcal— es eficiente solo a densidades florales altas, pero ineficiente a densidades medias y nula a densidades bajas (Estrella, 2007).

Todos estos estudios particulares apuntan en el mismo sentido que los modelos teóricos que predicen que la extinción de las interacciones precede a la de las especies y que, además, esta pérdida puede acarrear una destrucción acelerada de servicios ecosistémicos (Valiente-Banuet et al., 2015). En otras palabras, la deuda que una comunidad contrae al extinguirse sus interacciones se pagará en forma de servicios ecosistémicos (polinización, dispersión, regeneración de la vegetación) que se irán perdiendo con el tiempo. Obviamente, esta deuda puede magnificarse si el colapso de una interacción afecta al de otras concatenadas con ella. A pesar de los muchos trabajos que han documentado el papel de las extinciones secundarias (i. e., la extinción de una especie acarrea la extinción de su especie interactuante) en las cascadas de coextinción, la contribución de estas en la pérdida de funciones ecosistémicas es menos conocida (Figueiredo et al., 2019).

2. Determinantes de extinciones y coextinciones

El estudio del impacto de la sobreexplotación humana de agaves y arbustos en los ecosistemas áridos del valle de Tehuacán (para producir mezcal) en relación con las abundancias de las especies involucradas en interacciones clave de la comunidad de plantas y murciélagos proporciona un escenario único para poner a prueba la idea de que la desaparición de las interacciones concatenadas genera, a pesar de la presencia de las especies, una deuda de extinción que hipoteca distintos servicios ecosistémicos. Para ello, Valiente-Banuet & Verdú (2013) desarrollaron un modelo teórico basado en datos reales de cascada de coextinciones a través de distintas redes de interacciones ecológicas en las que se podía modular el umbral de abundancia que determinaba la extinción secundaria de una especie. Este umbral refleja precisamente el hecho de que las interacciones no se producen por debajo de una abundancia mínima de los interactuantes. De esta forma, aunque las especies estén presentes en la comunidad, funcionalmente están extinguidas y sus servicios ecosistémicos también. El hecho adicional de que las redes estén concatenadas a través de los mismos interactuantes —como es el caso de murciélagos polinizando y dispersando bajo plantas nodrizas a las cactáceas columnares— introduce un efecto de reverberación entre redes. Este efecto consiste simplemente en que la extinción local de una especie de murciélago en la red de polinización reverbera en la de dispersión y en la de facilitación.

Concatenando las redes de facilitación, polinización y dispersión de semillas, el modelo simuló cómo la sobreexplotación de leña para mezcal disminuía la abundancia de nodrizas bajo las cuales reclutaban los agaves y los cactus columnares, que son polinizados principalmente por murciélagos. El efecto inmediato de la sobreexplotación de ciertas nodrizas es la reducción de su abundancia poblacional y, por lo tanto, la disminución en la probabilidad de encuentro con sus plantas facilitadas. Este efecto es especialmente pernicioso en los procesos de dinámica cíclica, como el descrito en estas comunidades (Verdú et al., 2009), en los que la especie A facilita la especie B, la especie B facilita C y la C facilita A. Es obvio que, en esta dinámica cíclica de facilitación, la desaparición de una única interacción pareada (p. ej., A sobre B) implica un colapso en el resto de las interacciones. Además, si la extinción de interacciones de facilitación compromete el reclutamiento de cactáceas columnares y agaves, los polinizadores y dispersantes que dependen de ellos se verán colateralmente afectados. Con esta dinámica en mente, se simularon cascadas de coextinción en las distintas redes de interacciones que estaban conectadas por especies comunes, tanto de plantas como de dispersantes y polinizadores.

A diferencia de otros estudios de simulación en los que la coextinción de una especie solo se computa cuando su interactuante desaparece totalmente de la población (Rezende et al., 2007; Verdú & Valiente-Banuet, 2008), en este trabajo se incorporaron umbrales de abundancia de las especies por debajo de los cuales la interacción era virtualmente nula y, por lo tanto, implicaba la coextinción del interactuante (Valiente-Banuet &Verdú, 2013). En particular, se tomó el índice de dependencia de la especie *i* sobre la *j* (*dij*) propuesto por Bascompte et al. (2006), siendo este, en el caso de la facilitación, la proporción de individuos de la especie *i* reclutando bajo la especie nodriza *j*. De esta manera, cuando la suma de las dependencias de una especie facilitada a través de todas las nodrizas (incluido también el suelo desnudo) es inferior a un umbral determinado, la especie se considera coextinguida. Las simulaciones incluyeron varios umbrales, de tal manera de tener una idea de la magnitud en que debía reducirse la abundancia de nodrizas para que sus facilitadas se vieran coextintas. Un umbral 0 indica que la especie facilitada solo se extingue cuando todas sus nodrizas desaparecen de la comunidad y, en un umbral 0.5, la facilitada se extinguiría solamente si desaparece el 50% de la cobertura de nodrizas disponible. Este último caso podría ocurrir tanto si desapareciera una nodriza muy abundante o muchas nodrizas poco abundantes.

Los resultados de las simulaciones develaron que eliminar totalmente el 16% de las especies nodrizas es suficiente para desencadenar una cascada de coextinciones acelerada. Además, independientemente de la identidad de las nodrizas, si la cobertura global de estas se reduce por debajo del 76%, las coextinciones en la red de facilitación reverberan en las de polinización y dispersión, provocando el colapso ecosistémico, situación de la cual las comunidades difícilmente se recuperan por falta de los servicios ecosistémicos que las especies extinguidas proveen.

Los resultados de estas simulaciones reflejaron razonablemente bien las extinciones locales observadas en las comunidades en las que la explotación de agaves y madera para la producción de mezcal redujeron las abundancias de nodrizas y sus interacciones posteriores. De hecho, las simulaciones predijeron correctamente 75 de las 77 extinciones locales que se registraron en la comunidad sobreexplotada en relación con la comunidad control. Por el contrario, el modelo predijo erróneamente 14 extinciones. Este error se debió a que dichas especies pudieron persistir en la comunidad gracias a la capacidad de rebrotar, al manejo humano o a la recolonización por vectores distintos a los murciélagos (aves, viento o gravedad). Ninguna de las especies dispersadas por murciélagos volvió a recolonizar la comunidad degradada a pesar de que todavía quedaban nodrizas disponibles, aunque en muy baja abundancia. De hecho, de manera experimental se demostró que, de

haber llegado semillas de cactus columnares bajo estas nodrizas, hubieran germinado sin problemas. Por tal motivo, se puede deducir fácilmente que la regeneración de las cactáceas columnares claves en el ecosistema estaba limitada por falta de sus dispersantes, los murciélagos. Como se explicó anteriormente, ante tan baja densidad de agaves y cactus que sustenten con su polen y néctar a los murciélagos, estos migran a otras áreas del valle privando a las comunidades de sus servicios claves de polinización y dispersión. Todos estos resultados ponen de manifiesto que la perturbación de las interacciones tiene consecuencias en la extinción de especies que pueden permear a través de niveles tróficos y expandirse geográficamente.

3. El contexto social de las interacciones

El ejemplo aquí descrito no es un caso aislado. De hecho, aunque el Convenio sobre la Diversidad Biológica reconoce oficialmente el papel de la biodiversidad para el bienestar humano, el ritmo al que esta se pierde a escala mundial sigue aumentando (Cardinale et al., 2012; Dornelas et al., 2014). Por ello, se están dedicando grandes esfuerzos a las actividades de restauración ecológica destinadas a revertir los cambios en la biodiversidad y mejorar los servicios ecosistémicos de los ecosistemas degradados (Benayas et al., 2009). De hecho, la ecología de la restauración pretende actualmente pasar de la reconstrucción del ecosistema a la restauración de los servicios ecosistémicos basados en la biodiversidad (Montoya et al., 2012). Cada vez hay más pruebas que indican que las funciones de los ecosistemas mejoran cuando la diversidad vegetal es elevada, no solo en número de especies, sino también en términos de diversidad funcional y filogenética (Navarro-Cano et al., 2016). Así, por ejemplo, la diversidad filogenética al interior de comunidades explica significativamente más la variación en la producción de biomasa que cualquier otra medida de diversidad (Cadotte et al., 2008).

En esa misma dirección, se dirigen los esfuerzos del proyecto de restauración ecológica en el área de estudio afectada por la sobreexplotación de plantas y agaves en la producción de mezcal. Este proyecto pone el conocimiento sobre los procesos que subyacen al ensamblado y colapso de las interacciones ecológicas al servicio de las actividades de restauración y prácticas agroecológicas en el cultivo de magueyes, a fin de proponer una alternativa sustentable para la producción de mezcales ancestrales y artesanales (llamados en conjunto tradicionales), como se detalla a continuación. Para ello, es fundamental explicar el contexto social que constituye el motor de la acelerada degradación de los ecosistemas áridos y semiáridos, lo cual está fuertemente relacionado con la marginación y la pobreza. Primeramente, hay

que señalar que el mezcal se produce en 27 de los 32 estados de México, para lo cual se utilizan por lo menos 40 especies de agave a nivel nacional (Colunga-García et al., 2007; García-Mendoza, 2002, 2012; Hernández-López, 2018). Por iniciativa del gobierno mexicano, desde hace más de cuatro décadas su producción ha tenido un crecimiento exponencial con fines de exportación. Esta estrategia basada en intereses económicos ha favorecido principalmente la producción industrial que se basa en establecer grandes extensiones de monocultivos de agave, según los principios de la agricultura tecnificada, y simplificar los procesos tradicionales de producción (Plascencia de la Torre & Peralta, 2018). Por ello, el mezcal pasó de ser una bebida del pueblo asociada a ritos y celebraciones a ser popular en más de 60 países (CRM, 2020). De acuerdo con el Consejo Regulador del Mezcal (CRM), su producción ha seguido una tasa de incremento exponencial: en 2015 fue de 2.7 millones de litros y en 2020 de 8 millones de litros. Esta tasa de producción constituye una subestimación, ya que el CRM registra en sus estadísticas solo a miembros asociados y no contempla a los miles de productores artesanales y ancestrales no registrados.

La producción tradicional de mezcal, ya sea artesanal o ancestral (cuya diferencia más notoria es la destilación en olla de barro con montera de barro o madera, en la ancestral) es las más practicada. Se basa en la extracción de agaves y leña de sus hábitats naturales. No se hace uso de tecnologías dependientes de electricidad o combustibles fósiles. En el proceso de cocimiento de las plantas jimadas (piñas) se usa leña, se las macera manualmente usando marros o tahona, y la fermentación se realiza en una diversidad de recipientes de madera o piel de animales, haciendo uso de levaduras asociadas a los agaves (ver Fig. 3). Las características del ambiente, como clima, suelo y microorganismos, así como el tiempo de fermentación, la destilación y el almacenamiento e infraestructura varían entre regiones e inclusive entre productores en una misma región. Esta riqueza de técnicas contribuye a la reconocida diversidad organoléptica del mezcal (Colunga-García et al., 2007; Gutiérrez, 2015) y es resultado de un acervo de saberes, tradiciones, cultura y religión con una larga historia de siglos (Zizumbo-Villarreal et al., 2009; Serra & Lazcano, 2015).

Pese a esta larga tradición biocultural, paradójicamente solo 10 de los 27 estados productores tienen denominación de origen. Esto quiere decir que los productores tradicionales de mezcal de 17 estados —que lo elaboran desde tiempos inmemoriales— no pueden llamar mezcal a su producción, lo que les genera una barrera que los excluye del mercado de bebidas alcohólicas (Colunga-García, 2012). Ante esto, grupos de intermediarios compran a granel sus mezcales, para luego revenderlos a precios muy superiores, lo que

mantiene a miles de productores tradicionales en condiciones de pobreza e incentiva, a su vez, la sobreexplotación de magueyes y de leña de sus hábitats naturales como estrategia de subsistencia. Este fenómeno está dejando sin magueyes a un gran número de municipios mexicanos a una tasa sin precedentes, lo que ha propiciado también la sobreexplotación de leña, la deforestación de grandes superficies y, por ende, la erosión del suelo, así como la contaminación por el uso de insecticidas para controlar plagas y malezas en los monocultivos (ver Fig. 4). Este fenómeno reproduce fielmente el auge tequilero, el cual promovió la destrucción de miles de hectáreas de vegetación natural para convertirlas en monocultivos de *Agave tequilana* (Colunga-García et al., 2007). La sobreextracción de agaves extinguió sus poblaciones silvestres, y la producción de plantas se mantuvo gracias a que esta especie se propaga de forma vegetativa formando hijuelos a partir de rizomas que crecen de los tallos. Lo anterior condujo a la erosión de la diversidad genética y aumentó la vulnerabilidad de la especie al ataque por patógenos y plagas. De hecho, el ataque de una roya, en 1998, diezmó la producción, lo que hizo que el Consejo Regulador del Tequila autorizara el uso del agave mezcalero *A. angustifolia* para complementar la producción. Así, desde 2002, se exportan anualmente 200 000 toneladas de piñas de esta especie de Oaxaca a Jalisco, la región de producción de tequila por antonomasia (Pérez et al., 2016).





Figura 3. Proceso de cocimiento de «piñas» de *Agave potatorum* en Santa Maria Ixcatlán, Oaxaca. Foto de A. Valiente-Banuet.

Figura 4. La instauración de monocultivos de especies de agave constituye un paradigma social que no solo caracteriza la producción industrial, sino que también ya empieza a ser la principal forma de producción de agaves de muchos pequeños y medianos productores de mezcal. Esta práctica, además de ser contraria a la agricultura mesoamericana, basada en el policultivo, destruye de cientos a miles de hectáreas de vegetación natural cada año. Foto de A. Valiente-Banuet.

Ante un fenómeno tan complejo como el explicado previamente, es claro que si se integra a los productores tradicionales a las redes de interacción, es posible mostrar que la pérdida de las interacciones ecológicas alrededor de los agaves no solo genera una deuda de extinción de especies en el ecosistema, sino también una deuda cultural que incluirá no tanto los conocimientos, tradiciones, propiedades organolépticas asociadas a la producción de mezcal como también a los mismos productores (Valiente-Banuet, 2022). En otras palabras, las deudas de extinción pasarán a los productores tradicionales una vez que los agaves mezcaleros hayan sido completamente diezmados de sus hábitats naturales. De hecho, aun cuando queden plantas en las plantaciones, el acceso a las materias primas se acabará rápidamente si los agaves son semélparos, como es el caso de *Agave marmorata* y *A. potatorum* en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. En este escenario, la producción de plantas solo se podría mantener usando técnicas de cultivo in vitro, lo cual requiere de recursos económicos de los que carecen los productores tradicionales.

En este contexto, nuestra propuesta, que ha sido planeada junto con comunidades campesinas e indígenas del valle, radica primeramente en producir y mantener plantaciones en la vegetación natural que al mismo tiempo funcionen como bancos de germoplasma (ver Fig. 5). Para este fin, se realizan colectas de semillas de agave de no más del 5% de las semillas producidas por cada individuo para un total de más de 30 agaves separados espacialmente por más de 20 a 50 m. Con este simple procedimiento se reduce significativamente la probabilidad de que dos semillas sacadas al azar sean medios hermanos o hermanos completos.

Dado que, bajo condiciones naturales, la probabilidad de que una semilla alcance el estadio de plántula es de 1×10^{-4} (Estocapan & Valiente-Banuet, datos no publicados), la producción de plántulas y juveniles se realiza en casas de sombra, lo cual incrementa la sobrevivencia casi hasta en 100%. Dos años después de su germinación se realizan trasplantes de individuos crecidos en casas de sombra. El método basado en los procesos ecológicos anteriormente descritos consiste en crecer las plantas asociadas a plantas perennes retomando los mecanismos asociados en el proceso de facilitación. El objetivo es producir agaves con alta diversidad genética, de los cuales el 70% será usado para la producción mezcalera y el 30% restante para que completen su ciclo vida y alimenten a sus interactuantes ecológicos, manteniendo así las complejas redes de interacción.

Dado que los agaves del Valle tienen sistemas reproductivos autoincompatibles se pretende que este 30% de agaves sean polinizados por murciélagos, sus polinizadores más efectivos, y se logre la fecundación de la mayoría de los óvulos que produce cada planta. El objetivo central es mantener la producción mezcalera tradicional en manos de los productores tradicionales, propiciando el desarrollo rural sustentable que permita revertir la destrucción de recursos con énfasis en sus agentes causales.



Figura 5. Nuestra propuesta sustentable de producción de agaves mezcaleros se basa en instaurar plantaciones de agave en la vegetación natural tomando como principal proceso de crecimiento de las plantas los mecanismos de facilitación entre ellas. Foto de A. Valiente-Banuet.

Agradecimientos

Este capítulo describe el resultado de años de trabajo de un equipo de gente sin cuya participación hubiera sido imposible. Queremos expresar a todos ellos nuestro más sincero agradecimiento.

Esta publicación es parte de los proyectos de I+D+i PID2020- 113157GB-I00 (financiado por MCIN/AEI/10.13039/501100011033, FEDER Una manera de hacer Europa y por la Unión Europea NextGenerationEU/PRTR) y Facilitón (CIPROM/2021/63, Generalitat Valenciana). Así mismo, los trabajos de campo son apoyados por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA- UNAM-PAPIIT-IN214020) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto-319061-Socioecológicos).

CAPÍTULO

8



IMPACTO DEL CAMBIO GLOBAL EN LAS INTERACCIONES ENTRE ESPECIES

José Ramón Obeso[1 *]
Isabel Donoso[2]
Anna Traveset[2]

En la imagen se observa un abejorro (*Bombus sichelii*), con carga de polen en la corbícula, visitando una flor del endemismo cantábrico (*Serpervivum cantabricum*) en la cumbre del Cueto Arbás (cordillera Cantábrica, España).

[1] Biodiversity Research Institute (IMIB, UO-CSIC-PA), University of Oviedo, E33600 Mieres, Spain.
[2] Mediterranean Institute of Advanced Studies (CSIC-UIB), Terrestrial Ecology Group, Mallorca, Balearic Islands, Spain.
* Autor de correspondencia. Email: jrobeso@uniovi.es

Resumen

El impacto ecológico de los motores de cambio global (cambio en los usos del suelo, sobreexplotación de recursos bióticos, invasiones biológicas y alteraciones de los ciclos biogeoquímicos, con efectos sobre el cambio climático y la deposición de nitrógeno) constituye una amenaza para la biodiversidad. Sus efectos están siendo bien documentados a nivel específico (cambios en abundancia y composición de la comunidad), pero la biodiversidad depende de la existencia de complejas redes de interacciones entre especies que abarcan, entre otras, relaciones de competencia, mutualistas, de depredación o de facilitación. La pérdida de estas interacciones suele estar desacoplada de la pérdida de especies y, por tanto, puede constituir la avanzadilla de la extinción de especies. Son varios los procesos a través de los cuales los motores de cambio global afectan las interacciones bióticas. Tal es el caso de los cambios en la abundancia de las especies, que modifican las interacciones de competencia y depredación, entre los cuales destacan el aumento de la intensidad de la herbivoría y los efectos de los parásitos. Estos cambios también pueden modificar la intensidad de las interacciones mutualistas, en particular las de polinización y dispersión de semillas. Además, la extinción de interacciones puede ser consecuencia de disrupciones causadas por cambios en el área de distribución de las especies, modificaciones en la fenología de las interacciones y cambios en los rasgos fenotípicos que determinan las interacciones. El conocimiento de cómo afecta el cambio global a las redes de interacciones permitirá comprender mejor las pautas de pérdida de biodiversidad y los mecanismos que confieren estabilidad a esas redes.

Introducción

La comunidad científica está documentando que en la actualidad se está perdiendo diversidad biológica a tasas mucho mayores de lo esperable a partir del registro fósil (Barnovsky et al., 2011). Además, esta pérdida está siendo subestimada porque fundamentalmente se cuantifica la pérdida de especies y la mayoría de ellas aún no han sido descritas, y porque hay otros parámetros de medida de la riqueza biológica que normalmente no son evaluados, tal como la riqueza de interacciones bióticas (Valiente-Banuet et al., 2015).

La diferencia entre la tasa de pérdida de diversidad actual respecto de lo esperable es atribuible al cambio global, cuyos motores principales son los cambios en los usos del suelo (que conllevan la pérdida de hábitat), la modificación de los ciclos biogeoquímicos (con el consecuente efecto sobre el clima), las invasiones biológicas y la sobreexplotación de recursos biológicos (IPBES, 2019). Estos motores de cambio global afectan también las interacciones bióticas, lo que da lugar a

las denominadas extinciones secundarias o extinciones en cadena a través de varios procesos. Así, cambios en la abundancia de las especies o en sus pautas fenológicas modifican las interacciones tanto antagonistas como mutualistas, aumentando o disminuyendo su intensidad.

Los enfoques actuales de la predicción de los efectos del cambio global en la biodiversidad se basan en el análisis de especies individuales, o conjuntos de especies similares. Sin embargo, las predicciones del efecto del cambio global —y en particular de los cambios en el clima— sobre la biodiversidad basadas en el análisis de especies individuales no incluyen la complejidad que emana de la red de interacciones existentes entre ellas. Así, la inclusión de las interacciones mutualistas (Bruno et al., 2003) o las de depredador-presa (Micheli et al., 2004; Baskett et al., 2007) en los modelos puede cambiar sustancialmente las predicciones de distribución de especies en comparación con las estimaciones hechas a partir de una sola especie. Este problema podría ser aún más importante en el contexto de la predicción de respuestas de las especies al cambio global.

Sin embargo, la consideración de una perspectiva de redes de interacciones entre especies en el estudio del cambio global constituye un enorme desafío. La dinámica que rige las interacciones, que por lo general es de naturaleza no-lineal e incluye muchas especies interconectadas, supone una gran complejidad para entender cómo la alteración de la abundancia o biomasa de una especie, como consecuencia del cambio global, puede afectar a otra especie (Pascual & Dunne, 2006). A pesar de ello, a menos que se consideren dichas interacciones entre especies, no es posible hacer predicciones realistas de los efectos del cambio global sobre los ecosistemas ni desarrollar políticas apropiadas para mitigar dichos efectos. Predecir, por ejemplo, cómo la desaparición de depredadores afectará a la abundancia de presas de importancia comercial resulta difícil, o incluso imposible, si se obvian las interacciones tróficas entre las especies (Yodsiz, 2000). Incluso los efectos más predecibles de especies que han sido bien estudiadas, como las especies clave —aquellas que tienen un efecto desproporcionado sobre la estructura de una comunidad en relación con la biomasa que representan—, pueden variar en el espacio y en el tiempo de forma importante (Power et al., 1996). Esta «indeterminación» y «dependencia del contexto» deben considerarse características intrínsecas de los sistemas ecológicos y, por tanto, su incorporación en los modelos constituye un desafío que debe ser abordado.

Los cambios provocados por las actividades humanas pueden originar cambios en la abundancia, la fenología, el comportamiento y la coexistencia de especies. Por lo tanto, la «sensibilidad» de las interacciones entre especies depende de su capacidad para hacer frente a los cambios que pueden perturbar y alterar la estructura y la dinámica de las redes ecológicas, aunque no impliquen necesariamente la extinción de especies.

Este capítulo se centra en los impactos que tienen los distintos motores del cambio global en las interacciones entre especies. Se enfocará en (1) los cambios en usos del suelo, (2) la sobreexplotación de los recursos biológicos, (3) el cambio climático y (4) otras alteraciones de los ciclos biogeoquímicos (Fig. 1). Aunque las invasiones biológicas constituyen un importante motor de cambio global, no se consideran aquí, ya que se tratan en otro capítulo de este libro (Capítulo 11). Para cada uno de los motores de cambio global, describiremos los patrones encontrados hasta ahora, así como los principales mecanismos que determinan los impactos.



Figura 1. Impactos del cambio global en las interacciones entre especies. Los principales motores de cambio global no solo suponen la pérdida de especies, sino que son causantes de alterar sus interacciones. (A) Los cambios en el uso del suelo, en particular la pérdida y fragmentación del hábitat, suponen, por ejemplo, impactos en redes de interacción planta-frugívoro. En el bosque montano tropical de Bellavista (sur de Ecuador), el efecto de la fragmentación es más pronunciado a mayor altitud, donde existe un mayor declive de la riqueza de especies de aves que de plantas, con una mayor especialización de las aves en los hábitats fragmentados. Fotografía: Vinicio Santillán. (B) Procesos de extracción para la producción de mezcal en la Mixteca Poblana (México). La sobreexplotación de leña y agaves para producir mezcal está reduciendo los espacios de regeneración vegetal natural de varias especies (p. ej. cactus columnares) en Tehuacán, ya que estas dependen muy estrechamente de relaciones de facilitación planta-planta. Fotografía: Alfonso Valiente Banuet. (C) El cambio climático puede provocar modificaciones en la fenología de las especies, afectando a interacciones planta-polinizador. Así, por ejemplo, el aumento de la aridez en regiones mediterráneas ha supuesto cambios en la fenología de especies de mariposas como la *Lycaena phlaelas*, provocando un menor solapamiento temporal con sus recursos florales. Fotografía: Pau Colom. (D) Explotación de carbón a cielo abierto en la cordillera Cantábrica (N de España), donde se ha perdido la cubierta vegetal original (bosque de *Quercus petraea*). La oxidación de la materia orgánica aérea y del suelo, así como la combustión del carbón extraído, produce gases de efecto invernadero que suponen la alteración de los ciclos biogeoquímicos y de las interacciones bióticas a escala global. Fotografía: José Ramón Obeso.

1. Efectos de los cambios en el uso del suelo

A pesar del creciente número de estudios a nivel de comunidad enfocados en evaluar el efecto de la pérdida y la fragmentación de hábitat o cambios en el uso de suelo, existe todavía poca evidencia empírica de las consecuencias finales de dicho efecto sobre las interacciones ecológicas y el funcionamiento ecosistémico. Se conoce desde hace tiempo, sin embargo, que la reducción en la calidad del hábitat y en la heterogeneidad del paisaje causa la pérdida de especies y promueve cambios en el patrón de interacción entre especies, es decir, en la estructura de las redes (Tylianakis et al., 2007; González et al., 2011; Valiente-Banuet et al., 2015).

En un paisaje fragmentado encontramos distintas comunidades que no son entidades independientes, sino que están interconectadas e influenciadas por una dinámica de colonizaciones y extinciones al interior de lo que se ha denominado una meta–red (Hagen et al., 2012). El estudio de redes ecológicas que enlazan distintos tipos de hábitats, por ejemplo, naturales con perturbados o con productivos (como los dedicados a la agricultura), nos permite determinar cómo se mezclan en esas interfaces y ver si es posible distinguirlas según esos tipos de hábitat delimitados por los humanos. Las redes en dichas intersecciones tienden a estar más conectadas de lo que se esperaría por azar debido a una mayor presencia de especies generalistas (Ernston et al., 2010). Las especies móviles son también muy importantes en estas zonas adyacentes, ya que actúan como conectoras en esos paisajes fragmentados.

Un patrón recurrente en estos estudios a nivel de comunidad es que las interacciones raras y especializadas son las primeras en desaparecer después de una reducción o una alteración del hábitat, y se observa, por tanto, un aumento en la frecuencia de especies generalistas (Vanbergen et al., 2014; Valiente-Banuet et al., 2015). Un mayor grado de generalismo suele llevar consigo un aumento en el nivel de anidamiento de la red (las especies especialistas tienden a interaccionar con especies generalistas) en hábitats perturbados, además de un descenso de la modularidad (formación de compartimentos aislados al interior de la red y donde las especies están más conectadas entre sí que con otras especies de la red) (Emer et al., 2013; Liao et al., 2022), lo que puede conducir a una mayor estabilidad en el caso de las redes mutualistas. Además, en el caso de las redes antagonistas, las cuales tienden a ser más estables cuando son modulares y con poca conexión entre sus nodos, un aumento de las especies generalistas las hace menos resilientes a futuras perturbaciones (Fortuna et al., 2013; Valiente-Banuet et al., 2015; Gilarranz et al., 2017; Laigle et al., 2018). Distintos modelos han mostrado que la distribución del número de interacciones se vuelve más

sesgada al pasar de un sistema prístino a uno perturbado, y que las redes mutualistas podrían colapsar a partir de unos niveles críticos de destrucción de hábitat (Fortuna et al., 2013).

La degradación del hábitat puede causar una homogeneización de las redes al promover mayor diversidad de interacciones, pero con un menor recambio de enlaces («*interaction rewiring*») en zonas perturbadas comparadas con las no perturbadas (Nielsen & Totland, 2014). Además, el rol funcional de una especie en particular puede cambiar a lo largo de un gradiente de perturbación. Así, por ejemplo, una especie puede actuar como «especie *hub*» (nodo con un número de interacciones muy superior al promedio) en una zona y como especialista (estando en la periferia de la red) en otra zona (Nielsen & Totland, 2014). Las especies *hub* de los módulos y de las redes, junto con las especies conectoras (especies que enlazan distintos módulos), son consideradas como especies clave en el mantenimiento de la estructura de la red y, por tanto, su desaparición debido a una perturbación tiene importantes efectos e incluso puede conducir al colapso de la red (Olesen et al., 2007; Fortuna et al., 2013).

En todas las redes hay unas especies más sensibles que otras a las perturbaciones. Diversos estudios han mostrado, por ejemplo, que las abejas sociales son más sensibles a cambios en la distribución de los hábitats de forrajeo y nidificación en el paisaje, mientras que las abejas solitarias pueden estar más afectadas por la destrucción del hábitat, ya que están más especializadas en recursos tróficos o de nidificación (Ferreira et al., 2015). Precisamente, el hecho de que cada grupo funcional responda de forma distinta a las perturbaciones dificulta la predicción de las consecuencias finales de la pérdida de hábitat en la composición y el funcionamiento de la comunidad (Traveset et al., 2018).

También hay que tener en cuenta que la variabilidad en las interacciones de las redes es alta, tanto en el espacio como en el tiempo. Algunas revisiones han sugerido que muchas especies podrán ser capaces de persistir y responder de forma rápida a los cambios ambientales, aunque la identidad de sus parejas pueda cambiar (Burkle & Alarcón, 2011). Conocer las causas y consecuencias de dicha variabilidad es importante para entender la estructura y función de las comunidades, la evolución de rasgos y el desarrollo de estrategias óptimas de conservación, especialmente en un escenario de cambio global. El recambio de interacciones puede ser estocástico o determinado por los cambios estacionales o fenológicos de la presencia y abundancia de las distintas especies. De hecho, la duración de la fenología puede ser tan relevante como la abundancia en determinar la estructura de la red (CaraDonna et al., 2017; Glaum et al., 2021; Guzmán et al., 2021).

Hace ya más de una década, González et al. (2011) reivindicaron la necesidad de investigar las relaciones entre redes espaciales y las redes de interacción. La mayoría de los estudios se han centrado en los efectos ascendentes (*bottom-up*) originados por el cambio de estructura de la red de hábitats (a través de efectos de área o de conectividad) en la red de interacción, mientras que la retroalimentación que implican los cambios de la red de interacción sobre la red espacial ha permanecido casi inexplorada. Por tanto, el cambio en la biodiversidad en paisajes fragmentados se comprenderá mejor si se considera como una retroalimentación entre la topología y la dinámica de redes de hábitat y redes de interacción. Se han utilizado modelos de metacomunidad para dicha dinámica de redes y, en particular, el desensamblaje y la estabilidad de las redes de interacción resultantes de la destrucción de hábitat (González et al. 2011). El ensamblaje y el desensamblaje de las redes de interacción no son equivalentes, por lo que se hace necesaria más investigación para comprender esta asimetría (Bascompte & Stouffer, 2009). La convergencia de conceptos y la aplicación de métricas y modelos comunes entre las redes de hábitats y las redes de interacción sugieren que una síntesis basada en el estudio de «redes de redes» es factible y probablemente traerá enormes avances en la comprensión del complejo proceso de pérdida de biodiversidad en paisajes transformados, además de mejorar la capacidad para mitigar los impactos de la pérdida de hábitat en los tiempos venideros.

1.1 Impactos sobre las interacciones mutualistas

Gran parte de los estudios del impacto del cambio global en las interacciones entre especies a nivel de comunidad se han enfocado en redes de polinización (Traveset et al., 2018 y referencias allí citadas). Sabemos que, ante la reducción de la disponibilidad y diversidad de polinizadores por una disminución de los recursos florales y de zonas de nidificación, una alteración del hábitat puede influir en los niveles de polinización cruzada y, en última instancia, en la producción de frutos y semillas. Asimismo, la variación en las densidades de plantas de la misma especie como consecuencia de perturbaciones o pastoreo puede afectar, a distintas escalas, el éxito reproductivo al cambiar la conectividad entre individuos mediada por polinizadores (Vanbergen et al., 2014). Esto indica que, al alterar las interacciones interespecíficas entre plantas a nivel de comunidad, la perturbación del hábitat puede tener efectos en cascada y modificar el flujo de genes entre distintos niveles de organización. Incluso puede conducir a cambios evolutivos (Eckert et al., 2010). Sabemos también que la riqueza de interacciones puede disminuir mucho más rápidamente que la riqueza de especies a medida que disminuye el tamaño de hábitat.

En las pampas argentinas, por ejemplo, Sabatino et al. (2010) encontraron que la tasa de pérdida de interacciones doblaba la tasa de pérdida de especies en fragmentos pequeños, mientras que Aizen et al. (2012), en estos mismos hábitats, desvelaron que configuraciones particulares de redes de interacción, junto con relaciones ecológicas únicas y caminos evolutivos, podrían perderse para siempre después de la reducción del hábitat. Otros estudios, sin embargo, no han encontrado que el número de interacciones aumente más rápidamente que el de especies con el área, lo que se ha atribuido a una mayor proporción de especialistas en áreas más grandes (Burkle & Knight, 2012). Además, en un reciente estudio realizado en un gradiente de fragmentación de hábitats (Librán-Embid et al., 2021), se ha visto que fragmentos pequeños contienen muchas interacciones de polinización únicas que no se encuentran en fragmentos de mayor tamaño, a pesar de que estos contienen las especies con mayor «centralidad» (especies clave en la red como conectoras de muchas otras especies). Por tanto, paisajes muy manejados suelen llegar a un punto a partir del cual todos los pequeños remanentes de fragmentos son importantes, y la pérdida de más hábitat puede conllevar consecuencias desconocidas para el funcionamiento del ecosistema.

Otro tipo de redes mutualistas, como las redes hormiga-planta, pueden tener propiedades que promuevan su persistencia en paisajes fragmentados, tal y como sugiere un estudio por Passmore et al. (2012) que encontró una estructura similar en bosque continuo y en fragmentos de 25 años. Recientemente se ha demostrado que la relación biodiversidad-tamaño de área puede extenderse de la riqueza de especies a niveles más altos de complejidad de la red y, por tanto, las consecuencias de la destrucción de hábitat van más allá de la pérdida de especies, hacia una simplificación de las comunidades naturales (Galiana et al., 2022).

Las interacciones mutualistas suelen ser más sensibles a cambios en la fenología, el comportamiento, la fisiología y las abundancias relativas de múltiples especies (Tylianakis et al., 2008a) y, por ello, pueden ser más susceptibles al cambio global que las simples medidas de diversidad específica. Debido a que los animales mutualistas (polinizadores, dispersores de semillas) responden a la composición y abundancia de recursos (flores, frutos) a nivel de comunidad, la respuesta de algunas plantas al cambio ambiental puede indirectamente estar mediada por la competencia o facilitación entre las plantas por dichos mutualistas. Además, las retroalimentaciones positivas inherentes a las interacciones mutualistas en forma de efectos Allee las hacen desproporcionadamente sensibles a la destrucción del hábitat (Amarasekare, 2004). Hace ya más de una década, Keitt (2009) demostró por primera vez la existencia de un umbral de hábitat crítico (50 – 60% de pérdida de hábitat) a partir del cual la red de

interacciones entre plantas y polinizadores colapsaba. Encontró, además, que una estructura de hábitat continuo favorece la persistencia y los servicios de polinización en comparación con paisajes fragmentados. Estudios más recientes han confirmado que la pérdida y la fragmentación de hábitat pueden tener efectos importantes sobre las interacciones de polinización, creando pequeñas redes altamente conectadas y menos especializadas (Jauker et al., 2019; Ferreira et al., 2020), y también disminuyendo el nivel de anidamiento (Vanbergen et al., 2017; Traveset et al., 2018; Beltrán & Traveset, 2018). Estas redes más simplificadas pueden ser más resistentes a la pérdida de especies periféricas, aunque también más susceptibles a la extinción de las más generalistas que están cohesionando la red. Asimismo, se ha encontrado que tanto las abejas silvestres como los sírfidos pueden contribuir de igual manera al descenso en la especialización de la red, lo que ha llevado a concluir que la diversidad de caracteres entre polinizadores no es una garantía frente a la homogeneización funcional existente después de la pérdida de hábitat (Jauker et al., 2019). Por otro lado, las redes planta-abejas solitarias han mostrado ser más complejas y estables en cultivos orgánicos en paisajes relativamente heterogéneos comparados con cultivos manejados convencionalmente (Martínez-Núñez et al., 2019).

La asimetría en las interacciones es una métrica de redes importante para predecir la vulnerabilidad de las especies a la fragmentación de hábitat. Las redes mutualistas suelen ser asimétricas o anidadas (Bascompte et al., 2003; Vázquez & Aizen, 2004); así, por ejemplo, plantas especialistas suelen interaccionar con polinizadores generalistas y, viceversa, polinizadores especialistas suelen visitar plantas generalistas. Una red asimétrica es, por lo general, menos vulnerable a las perturbaciones. La asimetría de una red puede explicar, por ejemplo, por qué plantas especialistas y generalistas pueden responder de forma similar a la pérdida de hábitat (Ashworth et al., 2004), ya que la mayor pérdida de polinizadores especialistas en paisajes fragmentados deja a las plantas especialistas y generalistas con una dependencia similar de los polinizadores generalistas.

Algunos modelos de metacomunidades basados en caracteres predicen que la pérdida de hábitat puede seleccionar plantas con una capacidad mayor de autopolinización y de dispersión, que disminuirá la incidencia de plantas generalistas —polinizadas por varias o muchas especies de polinizadores— y que esas comunidades mantendrán una mayor riqueza de especies raras cuando la diversidad de polinizadores disminuya (Astegiano et al., 2015). Predicen, además, que la variabilidad en la capacidad de dispersión podría evitar el colapso de la metacomunidad en caso de pérdida de polinizadores. Otros modelos de metacomunidades han mostrado, también, cómo la destrucción del hábitat y los cambios fenológicos causados por el cambio climático pueden

actuar de forma sinérgica, haciéndolas aún más vulnerables al colapso global (Revilla et al., 2015). Por otro lado, en los modelos de coextinción, es importante incorporar la dependencia real que las plantas tienen de sus parejas (ej. polinizadores, dispersores) a la hora de predecir con mayor precisión cuán robusta es la red ante cualquier perturbación y, por tanto, para evaluar su probabilidad de co-extinciones en cascada (Astegiano et al., 2015; Tur et al., 2015).

El efecto de la fragmentación sobre las redes de interacciones mutualistas entre plantas mirmecófitas-hormigas ha recibido todavía poca atención, pero un estudio realizado en la Amazonia ha revelado que dichas redes se han visto muy alteradas después de la creación de embalses que fragmentan el paisaje. Una de esas alteraciones se ha dado en la compartimentación de la red, la cual es muy alta en bosques no perturbados mientras que desaparece (por un mayor grado de generalismo) en los bordes de los embalses y en las islas, perdiendo así robustez frente a las extinciones de especies (Emer et al., 2013).

Un considerable número de estudios ha examinado cómo la fragmentación de bosques influye sobre las redes de frugivoría y dispersión de semillas, aunque buena parte de ellos se han realizado en el bosque atlántico de Brasil y no emerge una pauta única como resultado de estos estudios. En algunos casos, el efecto de la fragmentación puede causar una pérdida de dispersores, pero se mantiene la estructura anidada y/o modular de la red, tal y como se ha visto en las comunidades de plantas y sus murciélagos dispersores en el bosque atlántico en Brasil, aunque dicho efecto tenga impactos negativos en la dinámica del bosque y en su funcionamiento (Laurindo et al., 2019). En otro estudio, Marjakangas et al. (2020) encontraron que la pérdida de área, más que el efecto borde, es la causa principal de pérdida de interacciones planta-dispersor en dicho tipo de bosque y que tanto los dispersores clave como los no-clave son afectados negativamente por la fragmentación, con lo cual se reducen las posibilidades de recableado o recambio de enlaces (*rewiring*). Otros dos trabajos, también en el bosque atlántico de Brasil, han mostrado que la deforestación disminuye notablemente el número de plantas y aves, así como sus interacciones (Menezes et al., 2021), y que las aves de pequeño tamaño y generalistas, junto con los frutos ricos en lípidos y también de pequeño tamaño, son centrales en la mantención de la estructura de la comunidad en los parches de bosque (Fuzessy et al., 2022). Un trabajo previo, sin embargo, había documentado que dos especies de cotingas y un tucán, muy amenazadas por la pérdida de hábitat y por la caza, ejercían también un papel primordial en la estructura de la red, dispersando semillas de gran tamaño (Vidal et al., 2014).

Algunos trabajos en el bosque templado europeo, sin embargo, han mostrado que la fragmentación provoca cambios en la comunidad de frugívoros asociados a la especialización y al tamaño corporal; así, en fragmentos de bosques se han encontrado menos especialistas forestales y especies de menor tamaño que en el bosque continuo (Farwig et al., 2017). No obstante, estas especies pueden ser importantes y contribuir a mantener el proceso de dispersión en los fragmentos. En otro bosque templado, en el centro de Alemania, sin embargo, no se vieron grandes cambios en la composición de frugívoros ni en su diversidad funcional en un gradiente de perturbación, lo cual indica una robustez alta de la frugivoría por aves a niveles moderados de modificación del paisaje (Plein et al., 2013).

Recientemente, Chaves et al. (2022) han construido las redes de dispersión en el bosque subhúmedo del oeste de África, encontrando pocas diferencias en la estructura cuando se compararon los bordes de bosque con el bosque maduro. No obstante, el bosque maduro mostró mayor conectancia, mayor homogeneidad (evenness) en las interacciones y mayor robustez ante la extinción de especies. La mayoría de las especies del bosque maduro son generalistas, aunque prevalecen los frugívoros de gran tamaño; estos, juntos con algunas especies de árboles de fruto carnoso, han mostrado ser especies clave que deben considerarse en cualquier programa de manejo de estos bosques. Por el contrario, un estudio previo, realizado en el bosque lluvioso en Kenia, había mostrado una menor especialización y una mayor robustez en los bordes de bosque que en su interior (Menke et al., 2012) debido precisamente a una mayor presencia de plantas con frutos de pequeño tamaño. Finalmente, es también importante realizar estudios de fragmentación considerando el factor elevación, tal y como demostraron Quitián et al. (2018) en el bosque montano tropical del sur de Ecuador al encontrar un mayor efecto de la fragmentación en las redes planta-frugívoro a mayor altitud, donde la especialización de las aves en los fragmentos es mucho más alta (Figura 1a).

1.2 Impactos sobre las interacciones antagonistas

La estructura del hábitat puede influir sobre la probabilidad de interacción entre especies, en gran parte determinada por su abundancia (Vázquez et al., 2007) así como por la eficiencia en la búsqueda de recursos por los depredadores, sin que sean necesarios cambios en la composición de especies. Así, hábitats poco complejos, como áreas urbanas y campos de cultivo, pueden aumentar la eficiencia en la búsqueda por parte de los depredadores, lo cual incrementaría la conectancia de la red (Laliberté & Tylianakis, 2010), causaría aumentos desproporcionados en las tasas de ataque de consumidores sobre sus recursos preferidos, y haría disminuir la homogeneidad en la frecuencia de interacción (*interaction evenness*) (Tylianakis et al., 2007). La eficiencia en los encuentros entre especies puede también verse modificada por los gradientes de pluviosidad, tal y como se ha descrito en ambientes acuáticos en los que las presas varían su capacidad de detectar a los depredadores dependiendo de la lluvia (Pires et al., 2016).

Los hábitats fragmentados pueden aumentar la compartimentación (modularidad) al causar la extinción de los depredadores apicales (*top predators*), lo cual puede desconectar redes de interacción espacialmente segregadas, además de desestabilizarlas (González et al. 2011). Sin embargo, esto no se ha evidenciado en algunos estudios de redes antagonistas, como las de parásito-hospedador en paisajes fragmentados (Tylianakis et al., 2007).

Existe todavía poca información acerca de si la fragmentación del hábitat causa la extinción diferencial de especies que están conectadas por grandes fuerzas de interacción y si esto reduce la fuerza promedio de interacción de la red (González et al., 2011). Desde una perspectiva de conservación, estas preguntas son muy relevantes, ya que se tiende a proteger únicamente a las especies con fuerzas de interacción más altas (Soulé et al., 2005). Sabemos que la pérdida de biodiversidad está sesgada hacia animales con altas fuerzas de interacción y hacia plantas con débiles fuerzas de interacción (Duffy, 2003). De hecho, la revisión sistemática de Tylianakis et al. (2008a) encontró que las fuerzas de interacción se reducen durante los cambios ambientales, incluida la pérdida de hábitat. El efecto borde en hábitats fragmentados puede causar cambios en la fuerza de interacción debido a una mayor variabilidad en las abundancias de las especies en los bordes, aunque no existe todavía suficiente evidencia empírica que lo demuestre (González et al., 2011). Los efectos de la pérdida de hábitat sobre las interacciones antagonistas también pueden

variar dependiendo de la magnitud de dicha pérdida. Así se ha evidenciado en un estudio de la interacción de una especie de tortuga terrestre, Testudo graeca, con sus nemátodos endosimbiontes (Benítez-Malvido et al. 2019): en las zonas de menor pérdida de hábitat, la diversidad de interacciones fue menor; en las zonas intermedias se verificó la mayor especialización y en las zonas de mayor pérdida de hábitat, los individuos de tortuga fueron los huéspedes más generalistas.

En general, se dispone de mucha menos información de los efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat sobre las interacciones antagonistas, a nivel de comunidad, que la que existe en relación con las interacciones mutualistas. Por tanto, son necesarios más estudios que examinen dichas interacciones ecológicas (p. ej. planta-herbívoro/patógeno, parásito-hospedador, depredador-presa) para determinar qué tan vulnerables son ante las perturbaciones antropogénicas y comparar los patrones emergentes con los de las interacciones positivas.

Además, las redes de interacción se han estudiado tradicionalmente de forma aislada, pero las especies suelen estar involucradas en múltiples tipos de interacciones. Así, son también necesarios estudios que consideren distintos tipos de redes (es decir, funciones) unidas por especies compartidas para determinar si sus respuestas a la degradación del hábitat son idiosincráticas o están correlacionadas. Así, por ejemplo, Morrison et al. (2020) construyeron redes combinando interacciones de polinización y herbivoría a lo largo de un gradiente de intensificación agrícola, y encontraron una disminución de la modularidad y un aumento tanto en el anidamiento como en la conectancia cuanto más intensiva era la agricultura, lo que se tradujo en una reducción de la robustez —aunque esta varió dependiendo del orden de las extinciones simuladas.

2. Efectos de la sobreexplotación de los recursos

La Plataforma Intergubernamental Científico-Normativa sobre Diversidad Biológica y Servicios de los Ecosistemas (IPBES 2019) ha identificado recientemente la explotación directa —en particular la sobreexplotación— de animales, plantas y otros organismos como el segundo impulsor principal de la pérdida de biodiversidad a nivel global en los ecosistemas terrestres y de agua dulce. Sin embargo, en los ecosistemas marinos, la sobreexplotación de recursos (primordialmente la pesca) es considerada la principal causa de extinción de la biodiversidad marina. Esta pérdida de biodiversidad en términos de riqueza de especies puede suponer, a su vez, cambios y/o pérdidas en otros componentes o dimensiones de la biodiversidad, como la diversidad funcional (rasgos funcionales presentes en las comunidades afectadas) (Pimiento et al., 2020; Zhao et al., 2022) y la diversidad filogenética (Young et al., 2016). Como consecuencia de la pérdida de las diferentes dimensiones de biodiversidad, también sus interacciones bióticas (tanto mutualistas como antagonistas) pueden verse afectadas, lo que supone la disrupción de las redes de interacciones ecológicas que conforman y de las funciones ecológicas asociadas (Magioli et al., 2021). Aunque existe abundante literatura sobre los impactos de la sobreexplotación en especies concretas (p. ej. disminución de poblaciones locales y extinción de especies; Benítez-López, 2017; Dulvy et al., 2021; Cowie et al., 2022), sus efectos en interacciones bióticas y funciones han sido menos estudiados. A continuación, se exponen algunos de los resultados obtenidos en estudios recientes para interacciones tanto mutualistas (p. ej. polinización, dispersión de semillas), como antagonistas (p. ej. depredación, herbivoría). Nos centraremos principalmente en los efectos de la sobreexplotación, en términos de caza y pesca, sobre el proceso de defaunación, entendida como la disminución de abundancia de individuos a nivel local, así como la extinción local, global o funcional de poblaciones o especies animales de comunidades ecológicas (Dirzo et al., 2014). Entre las principales causas se encuentra la sobrecaza, así como el comercio legal e ilegal, con fines alimenticios, medicinales, ornamentales y prácticas mágico-religiosas, especialmente en sistemas tropicales (Alves et al., 2012). Las consecuencias de la explotación forestal estarían ligadas a los impactos expuestos en el apartado anterior referente a los cambios en el uso de suelo (pérdida y fragmentación de hábitat, considerada a su vez otra de las principales causas de la defaunación (Romero-Muñoz et al., 2020).

2.1 Impactos sobre las interacciones mutualistas

a. Dispersión de semillas

Gran parte de los estudios de los efectos de la sobreexplotación a nivel de comunidad se han centrado en interacciones y redes ecológicas de frugivoría y dispersión de semillas. Los efectos en cascada de la pérdida de dispersores para las comunidades de plantas y ecosistemas han sido recientemente recopilados en Rogers et al. (2021). Mediante la revisión de estudios basados en datos empíricos, modelos teóricos, y/o simulaciones, se sabe que la pérdida de dispersores, principalmente los vertebrados de mayor tamaño (los objetivos y trofeos de caza más apreciados), supone una limitación a lo largo de todo el proceso de dispersión (Donoso et al., 2017b). La cantidad y diversidad de semillas dispersadas disminuye, especialmente de aquellas especies de plantas con semillas de mayor tamaño (Brodie et al., 2009b; Vanthomme et al., 2010; Kurten, 2013). Esto puede suponer grandes cambios en la composición de rasgos funcionales de la comunidad de plántulas (Kurten et al., 2015) y desencadenar cambios evolutivos en rasgos fenotípicos de las especies dispersadas. En este sentido, Galetti et al. (2013) documentaron una pérdida del rango de semillas de mayor tamaño de una especie clave en la mata atlántica brasileña, *Euterpe edulis*, sugiriendo una selección direccional hacia aquellas palmeras que producen semillas de un tamaño más reducido. A su vez, otros estudios de efectos de sobreexplotación animal en bosques de Perú, la India y Nueva Zelanda pusieron de manifiesto una limitación en la densidad de plántulas reclutadas, afectando así a la regeneración natural de los bosques (Terborgh et al., 2008; Sethi et al., 2009; Wotton & Kelly, 2011). Del mismo modo, varias especies arbóreas de los bosques de África centro-occidental que dependen de elefantes para su dispersión se enfrentan a una drástica disminución debido a la caza furtiva para la obtención de marfil (Beaune et al., 2013). En Nigeria, además, se ha observado que la caza de grandes primates para el consumo de carne puede suponer cambios drásticos en la composición y estructura de las comunidades vegetales (Effiom et al., 2013). Estos autores señalaron el carácter no redundante y especialista de estos dispersores, y el aumento de los grandes roedores depredadores de semillas en áreas no protegidas como los principales mecanismos responsables de la transformación de los bosques africanos como consecuencia del mercado de carne silvestre. Asimismo, otros estudios que combinan datos empíricos con modelos y simulaciones concluyeron que la pérdida de dispersores también puede suponer una disminución en la dispersión de semillas a larga distancia (Donoso et al., 2020) y una consecuente reducción de la capacidad de las plantas de adaptarse al cambio climático, no

solo en ecosistemas tropicales (Nowak et al., 2022), sino también en sistemas de clima templado (Fricke et al., 2022b).

Los efectos de la sobreexplotación animal en la dispersión de semillas no solo se han descrito en sistemas terrestres. Aunque menos estudiados, trabajos recientes en sistemas de agua dulce también han evaluado las consecuencias derivadas de la sobrepesca de las especies de peces frugívoros de mayor tamaño en sus interacciones con las plantas dispersadas. Así, las predicciones de Araujo et al. (2021) desvelaron que la captura selectiva de grandes individuos por parte de las pesquerías disminuyó la robustez de las redes de dispersión de los peces frugívoros en la llanura aluvial neotropical del Pantanal (Brasil). Esto se debe a que las especies funcionalmente más importantes son aquellas más susceptibles a la sobrepesca, lo que provoca la dominancia de especies de plantas con semillas más pequeñas y una disminución en la diversidad de plantas. Estos resultados concuerdan con otro estudio en el que Costa-Pereira et al. (2018) concluyeron que la sobrepesca histórica del tambaquí (*Colossoma macropomum*), impulsada por la demanda urbana de alimentos en Manaos (Brasil), está afectando las interacciones mutualistas con las especies de plantas que dispersan. Los taxones de grandes semillas presentes en los bosques de las llanuras aluviales (p. ej. Arecaceae, Sapotaceae) ven limitada su dispersión, ya que no flotan y dependen de peces de gran tamaño, como el tambaquí, para dispersar sus semillas. Todos estos hallazgos referentes a interacciones de frugivoría y dispersión de semillas representan claros ejemplos de cómo los impactos de la sobreexplotación de recursos pueden escalar a nivel de comunidades y afectar la estructura y funcionalidad de los ecosistemas.

b. Polinización

La sobreexplotación de recursos de origen animal también puede provocar disrupciones en las redes de interacciones planta-polinizador (véase la revisión sistemática en Aslan et al., 2013). Esto sucede principalmente en aquellos ecosistemas en que la polinización es realizada por vertebrados amenazados por actividades como la caza. Tal es el caso de sistemas insulares como Nueva Zelanda o las islas tropicales del Pacífico, donde gran variedad de estudios han ilustrado las consecuencias negativas en el proceso de polinización. Así, por ejemplo, Anderson et al. (2011) documentaron efectos en cascada causados por la extinción funcional local de tres aves endémicas de Nueva Zelanda, principales polinizadores de *Rhabdothamnus solandri*. La pérdida de dichas especies clave provocó una fuerte limitación de polen, reduciendo en última instancia la producción de semillas y la densidad de plantas de dicho arbusto endémico. Igualmente, alrededor de 30 especies de Campanulaceae, nativas

de Hawaii, se han extinguido en el siglo pasado como consecuencia de la pérdida funcional de sus aves polinizadoras (Cox & Elmqvist, 2000). Sin embargo, la falta de polinización en islas no solo se ve limitada por la presión ejercida sobre las aves. Los autores de este mismo trabajo alertaron de las consecuencias negativas que la caza intensiva de varias especies de murciélagos del género Pteropus (conocidos comúnmente como zorros voladores) supone para la gran mayoría de las especies de árboles que componen el dosel en la isla de Samoa, en cuyo proceso de polinización dichos murciélagos tienen un rol clave. Tal y como se expone en una revisión reciente (Aziz, et al., 2021), estos murciélagos son cazados por diversas razones, incluidos el consumo de carne (ya sea de subsistencia o como un manjar de lujo) o su valor decorativo y/o monetario. Esta persecución y sacrificio de zorros voladores también supone un ejemplo de impactos negativos en cultivos comerciales de interés, como los frutos de durian (*Durio zibethinus*), el cual depende de estas especies para la polinización y fructificación (Aziz et al., 2017).

Aunque los estudios presentados anteriormente se centran en la sobreexplotación animal, también se han documentado efectos negativos de la sobreexplotación de recursos de origen vegetal sobre el funcionamiento de las redes de dispersión de semillas y polinización. Así, la cosecha intensiva de frutos para el consumo humano puede suponer un efecto negativo para las especies frugívoras con las que interactúan. Por ejemplo, Moegenburg et al. (2002) encontraron que la recolección intensiva de frutos de açai (Euterpe oleracea) para el consumo humano en la Amazonia redujo sustancialmente la diversidad de las especies de aves frugívoras que incorporan dichos frutos en su dieta. También en México, Valiente-Banuet & Verdú (2013) evaluaron los efectos de la sobreexplotación vegetal para la producción de leña, así como de varias especies de agave para la producción de mezcal, bebida alcohólica cuya demanda internacional ha aumentado considerablemente (Fig. 1b). La mayoría de las especies cosechadas son especies facilitadoras que proporcionan frutos y néctar para los animales, principalmente murciélagos, siendo especies que tienen un rol clave tanto en redes de dispersión de semillas como de polinización. Por ello, los autores concluyeron que la sobreexplotación de ciertas especies vegetales a nivel local puede provocar la migración de especies interactuantes a otras zonas en busca de recursos, así como desencadenar procesos de coextinción de especies con consecuencias negativas para la regeneración vegetal natural.

2.2 Impactos sobre las interacciones antagonistas

La sobreexplotación de recursos también puede suponer efectos en cascada en interacciones antagonistas, como las redes depredador-presa. Entre ellas, la alteración de redes tróficas en ecosistemas marinos debido a la sobrepesca ha recibido especial atención (véase p. ej. el metaanálisis realizado por Worm & Myres, 2003; y las revisiones de Jackson et al., 2001; Baum & Worm, 2009). La defaunación marina ha supuesto extinciones históricas debido a la pérdida de interacciones asociadas a especies clave (p. ej., la vaca marina de Steller; Estes et al. 2016), así como efectos de gran alcance en los ecosistemas marinos de manera más reciente. Por ejemplo, el declive drástico de grandes depredadores clave, como el bacalao, los tiburones o numerosos mamíferos acuáticos como las grandes ballenas, ha desencadenado efectos en cascada que se propagan a lo largo de la cadena trófica hacia niveles inferiores (efectos descendentes o *top-down*) (Rezende et al., 2009; Estes et al., 2011; McCauley et al., 2015). Entre estos efectos encontramos, por ejemplo, que la sobreexplotación del bacalao atlántico en Canadá ha supuesto el declive de otras especies de peces demersales, lo que ha desencadenado un colapso en cascada de la cadena trófica que dio lugar a un aumento de la biomasa de grandes invertebrados bentónicos (Dawe et al., 2012). Sin embargo, la sobrepesca también ha disminuido la abundancia de especies de menor tamaño, como la anchoa, las sardinas o el krill, lo que supone una reducción en la disponibilidad de alimentos para las especies de niveles tróficos superiores, como aves o mamíferos marinos (efectos ascendentes o *bottom-up*). Estos impactos en interacciones ecológicas de niveles tróficos inferiores pueden, a su vez, suponer alteraciones en la reproducción de sus depredadores, reduciendo así el tamaño de sus poblaciones (Smith et al., 2011; Cury et al., 2011). Dado que las especies de bajo nivel trófico representan más del 30% de la producción pesquera mundial y una alta proporción de biomasa en los ecosistemas, Smith et al. (2011) concluyeron que una reducción de sus tasas de explotación a la mitad permitiría alcanzar un rendimiento máximo sostenible con el menor impacto en ecosistemas marinos.

Además de estos efectos en cascada, tanto los descendentes como los ascendentes, numerosos estudios han demostrado consecuencias para la estructura de las redes de interacciones y la estabilidad de los ecosistemas (Bascompte et al., 2005; Britten et al., 2014; Funes et al., 2022). La estabilidad depende en gran medida de la proporción de biomasa de la especie en declive, de la intensidad de la interacción entre depredador-presa, del tamaño de la red, así como de la existencia de una estructura compartimentalizada, la cual permite no

solo mayor estabilidad, sino también mayor biodiversidad (Bascompte et al., 2005; Rezende et al., 2009; Smith et al., 2011; Rooney & McCann, 2012). Aunque se ha visto que la estabilidad de las redes marinas puede mantenerse frente a la sobrepesca de especies elegidas al azar, la pesca selectiva de depredadores que están fuertemente interrelacionados en las redes tróficas (especies *hub*) puede suponer la desestabilización de la red (Bascompte et al., 2005). Además, en un estudio que considera series temporales desde una perspectiva comunitaria, Pedersen et al. (2017) han podido demostrar no solo periodos rápidos y sincrónicos de pérdida de biomasa junto con cambios en la composición de la comunidad y pérdida de diversidad funcional, sino también periodos de lenta recuperación y crecimiento de biomasa. Por tanto, abordar una perspectiva comunitaria a largo plazo puede revelar nuevos aspectos en la dinámica del colapso, pero también de una recuperación que puede garantizar la persistencia de las redes tróficas en ecosistemas marinos explotados.

Igualmente, en redes de interacciones de sistemas terrestres se han identificado efectos en cascada debido a la defaunación de grandes carnívoros (Ripple et al., 2014), incluso desde el Pleistoceno tardío (Fricke et al., 2022a). En este último trabajo, los autores identificaron, mediante la combinación de modelos y datos empíricos de interacciones depredador-presa de mamíferos terrestres, una pérdida a nivel global en la complejidad de las redes, medida tanto en pérdida de especies (declive del 35%), como de interacciones entre estas (pérdida del 53%). La comprensión de los posibles efectos de la robustez de las redes de interacciones entre especies frente a extinciones secundarias y su simplificación a nivel comunitario es especialmente relevante, ya que una mayor complejidad favorece la resiliencia y el funcionamiento de los ecosistemas (Estes et al., 2011; Wallach et al., 2015). Sin embargo, los impactos de la sobreexplotación no solo se reflejan en interacciones con grandes mamíferos, ni tienen consecuencias solo en niveles tróficos superiores y/o inferiores. Cabe destacar el estudio de Sanders et al. (2015), en el que se demostró que el efecto de la extinción funcional de una especie de avispa parasitoide se transmitía a otros parasitoides a través de interacciones competitivas entre los hospedadores. Estos resultados evidenciaron la posibilidad de cascadas de extinción horizontales en niveles tróficos altos debido a una menor eficiencia de forrajeo cuando las densidades de los hospedadores son bajas en comparación con la de los parasitoides. Los autores destacaron que esta visión mecanicista permite predecir cascadas de extinción horizontales, principalmente en aquellas interacciones con un mayor grado de especialización.

La sobreexplotación de recursos no solo puede alterar los patrones de depredación, sino también los de herbivoría. En este sentido, se sabe, por ejemplo, que la caza excesiva para la comercialización de pieles de nutrias en los bosques de kelp del Pacífico norte provocó que especies herbívoras, como los erizos de mar, se vieran liberados de sus depredadores y aumentaran, en consecuencia, sus poblaciones (Estes & Duggins, 1995). Una herbivoría excesiva por parte de los erizos, supuso una disminución drástica de la abundancia local de estas algas y el colapso de los bosques de kelp (Estes et al. 2011).

En sistemas terrestres, la pérdida de grandes herbívoros ha reducido la riqueza de especies y otras métricas de diversidad de comunidades vegetales (Dirzo et al., 2020). En sabanas africanas, por ejemplo, Young et al. (2013) demostraron que la pérdida de grandes herbívoros provoca cambios en las comunidades de fauna, incluidos roedores, reptiles e insectos; así como impactos negativos en otras redes de interacciones mutualistas planta-hormiga (Palmer et al., 2008). Además, la sobreexplotación de grandes mamíferos herbívoros también puede provocar efectos en cascada, como el aumento drástico en la densidad de pequeños mamíferos que son huéspedes de una gran variedad de ectoparásitos (McCauley et al., 2008). Muchos de estos ectoparásitos son importantes patógenos de enfermedades para el ser humano por lo que, aunque menos estudiado, el declive de estos grandes herbívoros podría suponer efectos complejos al aumentar la abundancia de hospedadores y vectores, y aumentar así el riesgo de transmisión de enfermedades zoonóticas para el ser humano (Young et al., 2014; Tchouassi et al., 2021).

3. Efectos del cambio climático

El aumento de temperatura provocado por el cambio global tiene efectos sobre las especies y sobre las interacciones bióticas en las que están implicadas a través de varios procesos: (1) cambios en la fenología de las especies, lo que puede desestabilizar interacciones si afecta al solapamiento temporal (Rafferty & Ives, 2011), (2) cambios en el área de distribución de las especies, lo que afecta el solapamiento espacial, (3) aumento de temperatura, que incrementa la tasa metabólica y afecta la tasa de ataque de los depredadores y su tasa de consumo (Deutsch et al., 2018), así como la actividad de forrajeo, el tamaño corporal o la longevidad de muchos insectos, incluidos los polinizadores, y (4) incremento de temperatura, lo que tiene efectos sobre la calidad de los recursos; por ejemplo, sobre la relación C/N en las plantas (Hódar et al., 2009; Wang et al., 2019; Sun et al., 2022) o sobre la cantidad y calidad del polen y néctar producido por las flores (Scaven & Rafferty, 2013). Además, el cambio climático lleva asociados otros fenómenos, como el aumento de frecuencia de eventos extremos (p. ej. olas de calor) y cambios en los regímenes de precipitación.

3.1 Impactos sobre las interacciones mutualistas

La comprensión de cómo los cambios fenológicos inducidos por el clima pueden alterar las redes de interacción entre especies ha recibido especial atención, aunque todavía son pocos los estudios a nivel de comunidad comparados con los realizados con especies concretas. Mediante simulaciones, se ha visto que incluso pequeños cambios en la fenología podrían dejar muchas plantas y polinizadores sin solapamiento temporal (Memmott et al., 2007), aunque también se ha encontrado una falta de relación entre la sincronía fenológica entre polinizadores y unas plantas en particular y su nivel de especialización (Benadi et al., 2014). Los desajustes temporales tienden a producir interacciones más débiles, aumentando la tasa de extinciones locales. Los modelos de metacomunidades muestran que cambios fenológicos pequeños pueden aumentar la conectancia ligeramente, debido a las nuevas interacciones que emergen con las especies generalistas, pero cambios grandes siempre tienden a reducir dicha conectancia (Revilla et al., 2015). Estos desajustes son particularmente preocupantes en las regiones templadas, donde los ciclos de vida de los animales tienden a solaparse con el periodo de máximos recursos disponibles para la reproducción, crecimiento, muda o migración. En particular, la anticipación constante de los eventos de primavera en las últimas décadas ha sido seguida por una anticipación de la fenología de muchas plantas y animales (Parmesan & Yohe, 2003).

Otra forma importante en que el cambio climático genera desajustes fenológicos es interrumpiendo la superposición temporal de las migraciones de animales con la disponibilidad de sus recursos clave (Mayor et al., 2017).

Las respuestas fenológicas a un aumento de temperatura varían mucho entre especies y, hasta la fecha, sabemos todavía poco sobre cuál es la prevalencia de la disrupción en las interacciones planta-polinizador debido al cambio climático y qué consecuencias tiene para la producción de semillas y las poblaciones de polinizadores. Algunos estudios han documentado que la asincronía fenológica en el proceso de polinización es rara en la naturaleza (Rafferty & Ives, 2011), mientras que otros han encontrado que altos niveles de diversidad pueden mantener la sincronía a nivel de comunidad al amortiguarse las respuestas fenológicas diferenciales entre especies (Bartomeus et al., 2013). A pesar de que se ha predicho que las mayores disrupciones mutualistas ocurren en las especies con nichos estrechos, y así lo sugieren algunos estudios (Kudo & Ida, 2013; Maglianesi et al., 2020), otros han mostrado que especies especialistas en el uso de los recursos son igualmente vulnerables a las asincronías que las generalistas (Petaniou et al., 2014; Donoso et al., 2016).

Se ha demostrado que el régimen de lluvias es una variable que explica buena parte de la variación en las interacciones entre plantas y abejas y moscas (González et al., 2009), en la prevalencia y recambio (*turnover*) de las especies en las comunidades planta-polinizador en Patagonia (Devoto et al., 2009) y también en el nivel de especialización en un gradiente latitudinal (Trojelsgaard & Olesen, 2013). Un metaanálisis que examinó cómo influía la precipitación sobre la estructura de 22 redes tróficas y de 46 redes mutualistas no encontró ningún efecto (Welti & Joern, 2015). Sin embargo, en las Indias occidentales, el aumento de la precipitación, junto con el descenso de la temperatura relacionado con la altitud, estuvo asociado con un aumento en la especialización en comunidades de planta-colibrí (Dalsgaard et al., 2009). Es probable que la mayor frecuencia e intensidad de las sequías tenga efectos posteriores en las interacciones planta-polinizador (Alarcón et al., 2008). De hecho, en un estudio realizado por Donoso et al. (2016) se detectó el papel importante de la aridez sobre el desajuste fenológico en las interacciones entre las plantas y sus mariposas polinizadoras en una serie temporal de 17 años (Fig. 1c).

Memmott et al. (2007) fueron los primeros en modelar los efectos potenciales de cambios fenológicos en las interacciones planta-polinizador y encontraron una reducción —o incluso desaparición— de recursos florales para muchos polinizadores y, por lo tanto, posibles cascadas de extinción.

Dichos modelos, sin embargo, no consideraban la posibilidad de que los polinizadores puedan ser flexibles en su comportamiento e interaccionar con otras especies, lo que sin duda sobreestima los niveles de extinción. De hecho, al incluir el forrajeo adaptativo de los polinizadores generalistas en esos modelos, se observa que las redes pueden mantener su diversidad y estabilidad (Valdovinos et al,. 2013). Más recientemente, Berhard et al. (2015) simularon eventos climáticos extremos (sequías y avances en el deshielo) en gradientes de altitud y encontraron que los cambios en la especialización de la red dependen del contexto climático y están amortiguados por la riqueza de especies. Igualmente, mediante modelos dinámicos y simulaciones, se ha encontrado que los atributos fenológicos son importantes determinantes de la robustez de las redes ante amenazas ambientales (Ramos-Jiliberto, 2018) y que las redes estructuradas por la fenología favorecen la facilitación frente a la competencia entre polinizadores o entre plantas, con lo cual aumenta también la robustez de la red (Duchenne et al., 2021).

Por otro lado, al reorganizar las distribuciones geográficas de las especies, el cambio climático está afectando las probabilidades de encuentro de especies y conduciendo al desacoplamiento espacial de las interacciones bióticas (Lurgi et al., 2012). El calentamiento global está promoviendo directamente cambios en el rango de muchas especies hacia los polos, la expansión de especies adaptadas al calentamiento y severas contracciones del rango restringido de algunas especies, como la biota de alta montaña (Parmesan, 2006; Parmesan & Yohe, 2003). Cambios de rango diferencial entre los consumidores y sus recursos clave pueden generar una ventana espacial de modo que su interacción ya no es posible (Montoya & Raffaelli, 2010). La frecuencia y las consecuencias de tales desajustes espaciales probablemente se verán exacerbadas si los cambios de rango específicos no son idiosincrásicos, sino impulsados por los atributos generales de las especies, como el tamaño corporal o la movilidad, lo cual afectaría a determinados grupos y funciones (Lurgi et al., 2012; Vidal et al., 2014).

En un trabajo reciente, Sales et al. (2021) modelaron las consecuencias del cambio climático y las interacciones de frugivoría para predecir la distribución espacial y la evolución del tamaño de las semillas en la palmera neotropical, Euterpe edulis. Estos autores encontraron que el cambio climático y la deforestación pueden reducir la distribución de la palmera entre 20 y 50% de su área de distribución original. Además, debido a la pérdida de especies de gran tamaño, predicen que las nuevas comunidades de frugívoros tendrán, en promedio, un tamaño corporal y un tamaño de pico menor, lo que puede traducirse en una reducción de 6 a 17% en el tamaño de semillas a lo largo de la distribución remanente de la palmera. También Nowak et. al (2022)

combinaron datos empíricos de interacciones de frugivoría a lo largo de un gradiente altitudinal en Perú con modelos de simulación de dispersión a larga distancia para entender el potencial de las plantas para rastrear el aumento de temperatura bajo diferentes escenarios de cambio climático. Encontraron que, en términos generales, las especies de plantas más generalistas tienen un mayor grado de resiliencia, pero la dispersión por aves podría ser insuficiente para que la gran mayoría de las especies leñosas sigan el ritmo de los cambios de temperatura previstos a lo largo del gradiente de elevación en las próximas décadas. Otro estudio reciente (González-Varo et al., 2021) combinó datos de cerca de 1000 interacciones de dispersión de semillas con información de la migración de aves dispersoras, a lo largo de 13 comunidades de bosques, y encontró —en contra de lo esperado— que solo una minoría (35%) de plantas de latitudes bajas serán dispersadas (y por tanto «asistidas» de forma natural) hacia el norte de Europa. Además, la mayor parte de este servicio de dispersión la realizan unas pocas especies migrantes del Paleártico que, sobre todo, dispersan una pequeña fracción de las plantas, pertenecientes a linajes que tienen periodos de fructificación que se solapan con los de la migración primaveral de las aves.

Otras condiciones estresantes derivadas del cambio climático (como cambios en los nutrientes del suelo, la sequía o la salinidad) afectan también las interacciones entre plantas y hongos micorrícicos o rizobacterias mutualistas que ayudan a las plantas a defenderse de herbívoros y microbios patógenos (Pineda et al., 2013). Entender cómo funcionan los mecanismos reguladores (vías de señalización) de las plantas ante cada tipo de estrés es fundamental para predecir cómo y en qué condiciones ambientales dichas interacciones serán beneficiosas para las plantas. Por otra parte, es importante adoptar una aproximación integrativa, basada en las redes de interacción (tróficas, mutualistas) más allá de los simples indicadores microbianos de la calidad ambiental (Karimi et al., 2017).

3.2 Impactos sobre las interacciones antagonistas

El cambio climático está provocando cambios en los rangos de distribución de las especies y en la vegetación, con ventaja competitiva para determinados grupos funcionales, como es el caso de las especies C_4 y graminoides (Parmesan, 2006). Además, los cambios fenológicos asociados afectan la capacidad para adquirir recursos y desplazamientos en las preferencias de los herbívoros que modifican las interacciones competitivas entre plantas (Russell & Louda, 2005).

El calentamiento global tiene un efecto sobre las interacciones bióticas. Así, la temperatura es el factor que más afecta a los insectos herbívoros, ya que, además de determinar su rango de distribución y abundancia, provoca un aumento de la tasa metabólica, incluidas las tasas de ingestión, digestión y desarrollo, así como la supervivencia. En un escenario de calentamiento global, los insectos herbívoros disponen de mayor productividad en las plantas, mayor supervivencia y una ventana fenológica más amplia para crecer y reproducirse (Roy et al., 2004; Zvereva & Kozlov, 2006; Tylianakis et al., 2008a). En este sentido, Deutsch et al. (2018) estiman que las especies de insectos que suponen plagas en los cereales más importantes para la alimentación humana (arroz, trigo, maíz) podrían reducir la producción entre el 10 y el 50% debido al aumento de su metabolismo y poblaciones.

Los efectos negativos del ascenso térmico sobre los insectos herbívoros se derivan del desajuste fenológico con las plantas (Lewinsohn et al., 2006), así como de cambios en la calidad del alimento, en los compuestos de defensa de las plantas y en las toxinas endofíticas (Ju et al., 2006). Estos factores hacen que los efectos del aumento de temperatura sobre las interacciones planta-herbívoro sean notablemente variables. No obstante, en general, el cambio climático está produciendo desplazamientos en la dominancia competitiva en comunidades de insectos herbívoros (Roy et al., 2004; Andrew & Hughes, 2005; Hodkinson, 2005) y cambios en la estructura de la red trófica (Polis et al., 2000), debido a la variación de los efectos del calentamiento en las diferentes especies (Roy et al., 2004).

El calentamiento global también tiene efectos sobre los ungulados herbívoros. Por otra parte, el incremento de supervivencia invernal, por la amplitud de la ventana fenológica en la disponibilidad de alimento, provoca un aumento de la densidad de ungulados herbívoros (Côte et al., 2004).

Por su parte, la depredación de semillas también es afectada por el ascenso térmico, aunque los efectos son muy variables, ya que dependen de la inten-

sidad del cambio fenológico. Así, el adelanto de la floración y fructificación reduce la depredación por saltamontes (Lacey et al., 2003) y el retraso puede aumentar la depredación (Worthy et al., 2006).

La interacción patógeno-huésped se está incrementando debido a que muchos patógenos de plantas y animales están limitados por la supervivencia invernal (Garrett et al., 2006). Por tanto, se observa un aumento de la incidencia de plagas (Strengbom et al., 2006), así como la expansión de su rango geográfico (Roy et al., 2004; Ogden et al., 2006; Parmesan, 2006). En los animales, el aumento de temperatura provoca explosiones de patógenos implicados en la reducción de poblaciones de anfibios (Pounds et al., 2006), facilita la expansión de arbovirus (Toussaint et al., 2006) y la transmisión de nematodos parásitos en mamíferos (Kutz et al., 2005) y aves (Cattadori et al., 2005). También se están produciendo incrementos de la densidad de vectores de parásitos (por ej. garrapatas, Lindgren & Gustafson, 2001).

Además, los efectos del cambio climático sobre la fenología (Both et al., 2006), la demografía (Kelt et al., 2004) y la abundancia (Durant et al., 2003) de las especies presa probablemente se trasladen a una disrupción de la interacción depredador-presa, mayor susceptibilidad al aumento de temperatura en los niveles más altos de la red trófica y probablemente mayor pérdida de estos elementos en las comunidades (Voigt et al., 2003). Por el contrario, en los insectos herbívoros, probablemente se reducirán los efectos de sus depredadores y parásitos debido a la reducción del tiempo de desarrollo de las larvas (Johns & Hughes, 2002).

Considerando la arquitectura de las redes, Morris et al. (2015) examinaron los cambios en la estructura de la red trófica de una comunidad de insectos a lo largo de un gradiente de altitud. Encontraron que la densidad de enlaces y el grado de anidamiento de la red disminuían con la altitud. Por el contrario, el grado de especialización de la red aumentó con la altitud. Estos cambios se asocian, al menos parcialmente, con el gradiente de temperatura asociado.

En términos generales, las redes mutualistas y las antagonistas suelen tener arquitecturas diferentes (Thebault & Fontaine, 2010) y, en consecuencia, las respuestas al cambio global serán distintas. Tal es el caso de las respuestas a los cambios en la fenología que son más flexibles en las redes de carácter mutualista (p. ej. planta-polinizador), más basadas en interacciones generalistas que en las redes basadas en especialistas, como es el caso de las redes parásito-huésped, que son muy especializadas y, por tanto, menos robustas (Tylianakis & Morris, 2017).

4. Otros impactos de los cambios en los ciclos biogeoquímicos sobre las interacciones bióticas

La modificación de los ciclos biogeoquímicos, además de provocar el cambio climático, cuyos efectos se han comentado en el apartado anterior, tiene otros efectos adicionales. El incremento de la concentración atmosférica de CO_2 tiene efecto sobre el crecimiento de las plantas y las interacciones que de ellas se derivan (Fig. 1d). Sin embargo, su efecto está mediado por su interacción con la disponibilidad de nitrógeno, la temperatura y el tipo de planta (Tylianakis et al., 2008a). Así, el efecto directo de la concentración de CO_2 sobre el crecimiento de las plantas puede ser muy diferente del efecto del aumento de la temperatura.

Por ello, en esta sección se hará especial énfasis en la alteración del ciclo del N y su interacción con el ciclo del C. El uso de combustibles fósiles y la síntesis química de fertilizantes nitrogenados han provocado un aumento de N reactivo en la atmósfera que se deposita sobre los ecosistemas y han alterado, en consecuencia, el ciclo del N y afectado las interacciones bióticas (Vitousek et al., 1997).

4.1 Impactos sobre las interacciones mutualistas

La interacción planta-polinizador posiblemente se beneficia de la deposición de N atmosférico, ya que una mayor disponibilidad de N en el suelo aumentará la inversión en reproducción y, por consiguiente, la producción de flores que, a su vez, incrementará su atractivo para los polinizadores (Muñoz et al., 2005; Burkle & Irwin, 2010). Este efecto se verá potenciado por el aumento de la concentración de proteínas en el néctar (Mevi-Schutz & Erhardt, 2005). Sin embargo, se han descrito también efectos adversos derivados de la interacción con el aumento de CO_2 (Hoover et al., 2012).

Los efectos de la deposición de N sobre las interacciones mutualistas planta-micorrizas son muy variables, aunque con frecuencia negativas (Treseder & Vitousek, 2001; Treseder, 2004). Se ha observado una reducción de la colonización por micorrizas en las gramíneas y algunos arbustos (Siguenza et al., 2006). También se producen cambios en la comunidad de micorrizas dependiendo del grado de nitrofilia de las especies (Avis & Charvat, 2005).

4.2 Impactos sobre las interacciones antagonistas

En cuanto a la interacción planta-herbívoro, la deposición de N reactivo atmosférico incrementa la concentración de N en las plantas, incluido el N proteico, y su consumo por los herbívoros (Throop & Lerdau, 2004; Cornelissen & Stiling, 2006). Esto se traslada, en términos generales, a un aumento de las tasas de desarrollo de los herbívoros y de sus poblaciones (Hartley et al., 2003; Throop & Lerdau, 2004; Hartley & Mitchell, 2005; Stiling & Moon, 2005; Throop, 2005; Tylianakis et al., 2008a). No obstante, la respuesta no es homogénea, ya que hay casos sin efecto sobre el consumo (Cleland et al., 2006) e incluso reducciones (Erelli et al., 1998) debido a un aumento de las defensas químicas basadas en N (Throop & Lerdau, 2004). En este sentido, la adición experimental de N aumentó la producción de alcaloides en gramíneas con hongos endófitos, sin embargo, no produjo efecto en los áfidos ni en sus parasitoides (Krauss et al., 2007). En sentido contrario, la deposición de N puede aumentar la severidad de la infección por patógenos (Strengbom et al., 2006). El aumento de la concentración de proteínas en las hojas puede promover la infección fúngica (Strengbom et al., 2002). Sin embargo, elevadas dosis de N pueden aumentar la producción de fenoles, defendiendo las plantas de la infección por hongos (Witzell & Shevtsova, 2004).

Se considera que, en general, los efectos son más pronunciados en aquellos suelos que de forma natural tienen menos N y, además, existe una importante variabilidad interespecífica (Throop & Lerdau, 2004; Kuijper et al., 2005; Tylianakis et al., 2008a).

En cuanto a las interacciones competitivas entre plantas, la deposición de N altera los rangos de dominancia de las especies, lo cual beneficia aquellas especies que demandan más N (Tilman & Lehman, 2001; Burkle & Irwin, 2010). Determinadas formas de crecimiento, como las graminoides, responden particularmente bien a la adición de N al suelo (Brooker, 2006). Sin embargo, otros estudios (Strengbom et al., 2006) no han encontrado efectos de la adición de N en las interacciones competitivas, ya que estas suelen estar mediadas por la intensidad del manejo (Hartley & Mitchell, 2005).

Del mismo modo, las interacciones competitivas entre animales se ven modificadas por la adición de N y se manifiestan en cambios en la dominancia en el caso de invertebrados herbívoros debido a que las especies responden de manera diferente (Throop & Lerdau, 2004; Tylianakis et al., 2008a).

En términos generales, la adición de N tiene efectos sobre las interacciones depredador-presa y parasitoide-huésped, que se manifiestan en aumento de la tasa de ataque de parasitoides, aunque en algunos casos no hay efectos significativos (Tylianakis et al., 2008a). La deposición de N provoca aumentos de la relación depredadores/presas en comunidades de insectos chupadores (Hines et al., 2005) o de abundancia de parasitoides (Krauss et al., 2007).

4.3 Impactos de las interacciones entre deposición de N y aumento de CO_2 y temperatura sobre las interacciones bióticas

Los efectos de CO_2 sobre las interacciones bióticas están mediados por la fertilización por N (Cleland et al., 2006) y el aumento de temperatura (Veteli et al., 2002; Zvereva & Kozlov, 2006). Así, el aumento de CO_2 en la atmósfera con frecuencia tiene un efecto negativo sobre los herbívoros (Zvereva & Kozlov, 2006 y el metaanálisis de Stiling & Cornelissen, 2007), debido al aumento de metabolitos secundarios (Robinson et al., 2012; Zabala et al., 2013). Sin embargo, el aumento de las tasas de desarrollo de los herbívoros producido por la deposición de N compensa el efecto del CO_2 (Groenteman et al., 2006).

En sentido contrario, la deposición de N elimina los efectos positivos que tiene el incremento de CO_2 sobre los mutualismos planta-micorrizas, haciendo que estas interacciones se desplacen del mutualismo al parasitismo (Neuhauser & Fargione, 2004). La interacción entre el aumento de CO_2 y N provoca cambios sustanciales en las redes de interacción planta-polinizador, aumenta la calidad del néctar; sin embargo, a pesar del incremento del consumo, se reduce la supervivencia de obreras de abejorros (Hoover et al., 2012).

Por otra parte, el efecto del cambio climático sobre las interacciones bióticas hace que se produzcan interacciones de tercer orden. El aumento de CO_2 provoca el aumento de temperatura que favorece el desarrollo de los herbívoros (Zvereva & Kozlov, 2006). Sin embargo, el efecto directo del CO_2 sobre los herbívoros es, en general, negativo (Percy et al., 2002; Zvereva & Kozlov, 2006); luego, su efecto sería la suma del efecto directo y el efecto mediado por el aumento de temperatura.

Además, como ya se indicó arriba, los efectos del incremento de CO_2 y el aumento de temperatura están modelados por la deposición de N, lo que produciría un efecto positivo sobre la herbivoría foliar (Cleland et al., 2006). Por otra parte, el crecimiento de las plantas en un ambiente enriquecido en CO_2 está limitado por N, por lo que la deposición de N aumentaría la productividad de las plantas y reduciría, a su vez, la disponibilidad de CO_2 y, por tanto, el efecto de este sobre el aumento de temperatura. A su vez, el aumento de temperatura y la deposición de N tienen un efecto positivo sobre la interacción de herbivoría foliar y estos efectos podrían ser tanto aditivos como interactivos (Richardson et al. 2002, Robinson et al., 2012).

5. Mirando hacia delante: temas clave para futuras investigaciones

La variabilidad espacio-temporal de las respuestas de las interacciones a los motores de cambio global supone un inconveniente para la comprensión de los procesos. Por ello, es importante conocer las causas y consecuencias de esa variabilidad para que puedan emerger pautas que permitan predecir las respuestas y las estrategias óptimas de conservación. Si se quiere comprender mejor los efectos de la pérdida y la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad, será importante investigar la influencia entre redes espaciales y las redes de interacción.

La mayoría de los estudios consideran interacciones a nivel de especie o de un tipo de red de interacciones, pero se necesitan estudios que estimen el impacto neto considerando múltiples interacciones entre especies de diversos niveles tróficos desde una perspectiva «multicapa» (multifunción). También se precisa avanzar en nuestro conocimiento sobre los efectos en cascada, particularmente en aquellos sistemas menos estudiados como, por ejemplo, la transmisión de enfermedades zoonóticas.

La mayoría de los estudios consideran el efecto de un motor de cambio global sobre las interacciones bióticas, pero sabemos que se producen interacciones entre motores que, en general, tienen un efecto sinérgico que podría acelerar el colapso de los ecosistemas (Valiente-Banuet & Verdú, 2013). Así, Schweiger et al. (2010) documentaron el efecto sinérgico del cambio climático y las especies invasoras sobre las interacciones planta-polinizador. Se conocen los efectos sinérgicos entre la destrucción de hábitat y la caza en el Gran Chaco (Romero-Muñoz et al., 2020) a nivel de especie, pero se precisa conocer las consecuencias sobre la red de interacciones. Por otra parte, modelos de metacomunidades han mostrado que la destrucción del hábitat y los cambios

fenológicos debidos al cambio climático pueden actuar de forma sinérgica, haciéndolas aún más vulnerables al colapso global (Revilla et al., 2015). Las interacciones entre diferentes motores de cambio pueden explicar la variabilidad de las respuestas documentadas cuando se las examina individualmente. No obstante, también se conocen ejemplos en los que no se producen interacciones sinérgicas (Timmers et al., 2021).

En general, son necesarios más trabajos que examinen las consecuencias de la fragmentación en todas las fases de regeneración de las plantas (producción y remoción de frutos y semillas, dispersión de semillas —incluida la dispersión a larga distancia—, depredación de semillas y reclutamiento de plántulas), ya que la mayoría de estos se enfocan a una sola fase.

También será importante la expansión del rango geográfico de los estudios, ya que, hasta ahora, la mayoría de los estudios se han desarrollado en el hemisferio norte y en Centro y Sudamérica. Se precisa tener más información de otras áreas, sobre todo África y Asia.

Conclusiones

En términos generales, las redes mutualistas suelen estar muy conectadas y tienen una estructura anidada, mientras que las redes antagonistas suelen estar menos conectadas y tienen estructuras modulares (Thebault & Fontaine, 2010; Tylianakis & Morris, 2017). Como consecuencia de esta diferente arquitectura, se espera que las respuestas a los motores de cambio global sean diferentes. Tal es el caso de las respuestas a los cambios en la fenología que son más flexibles en las redes de carácter mutualista (por ejemplo, planta-polinizador), más basadas en interacciones generalistas que en las redes basadas en especialistas, como es el caso de las redes parásito-huésped, que son muy especializadas y, por tanto, menos robustas.

Aunque cada grupo funcional puede responder de forma distinta a la pérdida de hábitat, en términos generales, pueden perderse interacciones raras o especializadas, con lo cual aumentaría el grado de generalismo y de anidamiento de la red. Este efecto provoca más estabilidad en las redes mutualistas y el efecto contrario en las antagonistas, que son más estables cuando son modulares.

La sobreexplotación de recursos tiene efectos en cascada, tanto en las redes mutualistas como en las antagonistas, con consecuencias para la estructura de las redes y la estabilidad de los ecosistemas.

Las respuestas a los cambios fenológicos y espaciales derivados del cambio climático son muy variables; sin embargo, la sincronía fenológica puede amortiguarse, en general, con elevados niveles de diversidad en la comunidad. El aumento de temperatura está provocando un aumento de la intensidad de las interacciones parásito-huésped, lo cual origina, a su vez, un aumento de la incidencia de las plagas así como su expansión geográfica.

La alteración del ciclo del N está produciendo una fertilización difusa que tendrá mayor efecto en los suelos que de forma natural tienen menos N. Se alteran las relaciones de competencia entre plantas y entre insectos herbívoros, y se modifica la intensidad de las interacciones. Los efectos son difíciles de predecir debido a la interacción que se produce entre el ciclo del C y del N así como las interacciones entre los diferentes motores de cambio global.

Como ya se ha indicado, se precisa más investigación relacionada con los efectos de los motores sobre las interacciones para comprender las pautas generales de los cambios y las consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas.

Agradecimientos

Los autores agradecen la revisión del Dr. Guillermo Amico una versión previa de este capítulo. Este trabajo fue posible gracias al financiamiento otorgado por el proyecto 418RT0555 del Programa CYTED.

CAPÍTULO

9



VISITANTES FLORALES Y POLINIZADORES EN SIETE COMUNIDADES TROPICALES

Nelson Ramírez[1]
Yeni Barrios[2]
Oriana Manrique[3]

Las imágenes ilustran algunas de las áreas de estudio en Venezuela. A y B: Arbustal mesotérmico y Sabana (Gran Sabana); C y D: Arbustales y herbazales de la planicie costera de la Península de Paraguaná; E y F: Humedal estacional en la Costa del Lago de Maracaibo; G y H: Páramo altiandino en la Sierra Nevada de Mérida. Fotografías: J. R. Grande (A y B) y Yeni Barrios (C a H).

[1] Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical. Caracas 1041-A, Venezuela. E-mail nramirez220252@gmail.com
ORCID number: 0000-0002-6385-3866
[2] Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto Jardín Botánico de Mérida, Apdo. 52, Mérida 5212, Venezuela. E-mail yeniceleste@gmail.com
ORCID number: 0000-0002-1118-9836
[3] Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Mérida 5212, Venezuela. E-mail oriana.manriquep95@gmail.com

Resumen

Los descriptores de siete redes de interacciones animal-planta fueron evaluados a dos niveles para establecer si existían diferencias sustanciales en cuanto a 1) total de especies visitantes florales y 2) especies polinizadoras. Un importante porcentaje de especies de visitantes florales no son polinizadores efectivos. Muchas especies visitantes son polinizadoras en algunas especies de plantas y no polinizadoras en otras especies (20,6%) y el 50% de especies fueron polinizadores exclusivos. La mayoría de los descriptores examinados, conectancia, relaciones entre especies de plantas y especies animales, y número de interacciones por especie animal, no mostraron diferencias entre redes de visitantes florales y redes de polinizadores. Por el contrario, los valores promedio de la relación polinizadores por planta fueron inferiores a los promedios de visitantes florales por especie de planta, es decir, hay mayores niveles de especialización en las redes de polinizadores. Las visitas totales realizadas por los diversos grupos de agentes visitantes florales en cada comunidad difirieron entre comunidades, aunque las abejas, seguidas de grupos codominantes, como avispas, mariposas y dípteros, son los visitantes florales con mayor número de visitas, excepto en el bosque nublado y en el páramo altiandino, donde dominan los coleópteros y dípteros respectivamente. El número de interacciones por animal mostró que la mayoría de las especies de animales polinizan o visitan solo una o pocas especies de planta en todas las comunidades estudiadas. La mayoría de las especies no polinizadoras tienden a visitar un número menor de especies de plantas, lo cual puede ser asociado a especies con un bajo grado de especialización morfológica, hábitos alimenticios variados y/o comportamiento oportunista.

Introducción

Las flores constituyen las estructuras de reproducción sexual en las plantas superiores. Son también un recurso importante para muchos animales, los cuales pueden obtener numerosos beneficios, tales como diferentes tipos de alimento, refugio, fragancias y sitios de reproducción. De lo anterior, se deduce que las relaciones entre las flores y los animales visitantes representan una de las tramas biológicas más importantes en el mantenimiento de la biodiversidad en los ecosistemas. Aunado a esto, las diferentes clases de visitantes que actúan como polinizadores tienen modos particulares de interacción con las plantas, lo cual en definitiva determina el grado de especificidad del mutualismo (Jordano, 1987).

Con relación a lo anterior, es de particular importancia la forma en que los animales utilizan las flores que visitan. La variada gama de alimentos producida por las flores conforma la recompensa a los visitantes florales: polen, néctar, aceite, cera, resina, fragancia, inclusive partes vitales, como los estambres, pueden ser producidos en grandes cantidades como parte de la recompensa floral (Faegri & van der Pijl, 1979; Endress, 1996; Proctor et al., 1996). En la relación entre visitantes florales y la recompensa ofrecida está implícita una serie de adaptaciones florales a los visitantes y de los visitantes a las flores. Faegri & van der Pijl (1979) describen las relaciones de los visitantes y las flores visitadas en función de las adaptaciones florales y de los animales visitantes. En este sistema, las flores pueden estar poco adaptadas a la visita (alofilia), imperfectamente adaptadas a visitantes con un grado intermedio de especialización (hemifilia) o fuertemente adaptadas para ser utilizadas por visitantes especializados (eufilia). En este contexto, la especificidad de los ensamblajes planta-polinizador y el sostenimiento de la polinización dependerán del grado de adaptación de las flores y otros recursos florales potenciales de modo que las plantas con morfología floral no especializada mostrarán una mayor riqueza de especies de polinizadoras (Smith-Ramírez et al., 2005). Por su parte, los visitantes florales pueden presentar diversos grados de especialización (Faegri & van der Pijl, 1979): pueden no estar adaptados y también ejercer un efecto destructivo (distropía); estar pobremente adaptados y tener una dieta mixta (alotropía), tener un grado intermedio de especialización (hemitropía) o estar completamente adaptados para la obtención de su dieta principal de las flores (eutropía). Variaciones en los niveles de especialización parecen estar relacionados con los grupos o gremios de agentes visitantes. Las abejas pueden presentar los mayores niveles de especialización en relación con otros grupos, como moscas y avispas, lo que sugiere que algunas especies de plantas frecuentemente asociadas con abejas son solo aprovechadas por este grupo (Camila et al., 2018). Sin embargo, muchos otros grupos de visitantes florales, como moscas, avispas, escarabajos y mariposas, pueden ser también eficientes polinizadores (Rader et al., 2016).

De todo lo anterior, lo más importante de una visita floral, en el contexto de las redes de polinización, es que sea mutualista, es decir, recíprocamente benéfica para las flores y los animales. No obstante, las visitas a las flores también pueden implicar actividades destructivas, antagónicas, que solo benefician al agente visitante. En estos casos, los animales generalmente destruyen parcial o totalmente las flores, sin consecuencias beneficiosas para el proceso de reproducción de las plantas. En el otro extremo, encontramos las relaciones benéficas en las cuales los agentes visitantes presentan una serie de atributos relacionados con las flores que permiten el transporte

de polen adecuadamente en términos de abundancia y constancia entre los individuos de la población. Esta relación puede variar en cuanto al grado de especialización del agente visitante a las flores y al nivel de adaptación de las flores a los visitantes florales. Así, puede haber diferentes grados de asociaciones benéficas para la polinización. En todos los casos, los agentes visitantes obtienen la recompensa floral, mientras que las plantas son polinizadas. Muchas de las especies en este grupo tienen características florales para la atracción de animales, y la consecuente polinización es el resultado de procesos evolutivos que tienden a maximizar la reproducción de las plantas por medio de la producción de frutos y semillas.

Un tercer tipo de visita, que se caracteriza por el uso de las flores y/o consumo de la recompensa floral sin causar mayores daños, puede ser observado con mucha frecuencia, pero no transporta suficiente polen para la polinización ni implica visitas constantes, por lo que las especies involucradas se consideran visitantes florales no polinizadores (Ramírez, 1989; Ramírez & Brito, 1992; Seres y Ramírez, 1995; Lemus-Jiménez & Ramírez, 2003; Barrios, 2017; Manrique et al., 2019). Muchos de estas especies visitantes carecen de adaptaciones morfológicas específicas para el transporte de polen y, en última instancia, su efectividad como polinizadores depende de las características de las flores. Por ejemplo, flores altamente especializadas solo pueden ser polinizadas por animales visitantes adaptados para su polinización. Una muestra de la especialización son las flores con anteras poricidas, como los géneros *Solanum, Senna* y en la familia Melastomataceae, polinizadas por abejas especializadas con capacidad de vibrar a frecuencias específicas para extraer el polen de las anteras (Endress, 1996; Vallejo-Marín, 2018). Otros visitantes florales, como dípteros, avispas y coleópteros, son incapaces de realizar polinizaciones efectivas en estas especies.

De acuerdo con lo anterior, queda claro que no todos los visitantes florales muestran adaptaciones para la polinización de las flores visitadas y que su desempeño puede variar de polinizador efectivo a visitante destructivo, con diferentes grados de especificidad y eficiencia polinizadora. Al menos pueden distinguirse dos funciones de los visitantes florales: polinizadores y no polinizadores. En este contexto, nuestro principal interés es determinar si las propiedades de las interacciones de todas las especies de visitantes-especies de plantas difieren de las interacciones especies polinizadoras-especies de plantas, o si los atributos generales de las redes planta-visitante floral difieren de los atributos de las redes planta-polinizador. Para tal fin, consideramos siete comunidades previamente estudiadas, donde son discriminadas especies de visitantes florales, no polinizadoras y polinizadoras (Ramírez, 1989;

Ramírez & Brito, 1992; Seres & Ramírez, 1995; Lemus-Jiménez & Ramírez, 2003; Ramírez & Briceño, 2014; Barrios, 2017; Manrique et al., 2019). Los descriptores de las redes de interacción para todas las especies de visitantes y solo para las especies de polinizadores fueron comparados en cada comunidad de plantas y se plantearon las siguientes preguntas: ¿Hay variaciones significativas entre los valores de conectancia de las redes de interacción del total de visitantes y solo polinizadores? ¿Hay variaciones en la proporción de especies polinizadoras y no polinizadoras en las comunidades y cuáles podrían ser las causas? ¿Existen diferencias en las relaciones de especies y los promedios de las interacciones para especies visitantes y especies polinizadoras en las comunidades examinadas? ¿Cómo varia la fracción de polinizaciones y no polinizaciones entre comunidades? ¿Hay diferencia en la frecuencia de polinizaciones y no polinizaciones con base en el total de visitas registradas para los grupos de agentes visitantes presentes en cada comunidad? ¿Hay discrepancia en la distribución de frecuencia del número de interacciones por especies polinizadoras, no polinizadoras y total de visitantes en cada comunidad?

1. Métodos

1.1 Áreas de estudio

La información sobre la fauna asociada a las flores procede de un total de siete comunidades de plantas venezolanas, cuyas características físicas y ecológicas son detalladas en la Tabla 1 (anexo al final del artículo) y son representativas de las principales regiones biogeográficas (p. ej. costa, los llanos, depresión del lago de Maracaibo, cordillera de la Costa, cordillera de Los Andes, Guayana) y formaciones vegetales de Venezuela (p. ej. bosque siempreverde, bosque deciduo, bosque ribereño, arbustal siempreverde, arbustal espinoso, herbazal, matorral) (MARN, 2001; Huber, 2008).

Las comunidades de plantas consideradas en este trabajo incluyen una amplia variación en cuanto a altitud, riqueza florística y características climáticas (Tabla 1). Además difieren en estructura y tipo de vegetación: pantano de palmas, bosque inundable, sabana, bosque nublado, arbustal mesotérmico, páramo altiandino y la planicie costera de Paraguaná que incluye varios tipos de vegetación (herbazales, arbustal xerófito y manglar).

1.2 Polinizadores y visitantes florales en comunidades

En las publicaciones que describen los sistemas de polinización para las especies de plantas, se discriminó entre especies visitantes no polinizadoras y especies polinizadoras. Los principales criterios usados para segregar entre especies visitantes y especies polinizadoras fueron el comportamiento de los agentes visitantes en las flores y la presencia de cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador. Más específicamente, los criterios utilizados fueron los siguientes: 1) caracterización de la visita recibida, forma de aproximación y comportamiento del visitante en las flores o inflorescencias, 2) presencia de cargas de polen sobre el cuerpo del visitante, 3) disponibilidad para la polinización de la carga de polen transportada sobre el cuerpo del visitante, 4) abundancia relativa de las especies visitantes (si es significativa en la muestra de los visitantes) y 5) relación armónica entre los tamaños de las flores y visitantes (Ramírez, 2004).

Por otra parte, el servicio de las especies visitantes florales en las comunidades fue clasificado de acuerdo con la actividad desempeñada en todas las especies de plantas visitadas. En tal sentido, se reconocieron tres categorías: 1) visitantes florales que polinizan todas las especies de plantas visitadas, 2) visitantes florales que polinizan algunas plantas y son solo visitantes sin cargas de polen en otras especies y 3) visitantes florales que no polinizan ninguna de las especies visitadas (no transportaban polen). También se determinó la relación y el promedio para el total de especies polinizadoras por especies visitantes totales.

1.3 Tratamientos de datos

Para cada comunidad estudiada fueron determinados los siguientes descriptores de las interacciones planta-visitante floral (incluidos polinizadores y no polinizadores) y planta-polinizador: 1) número de especies no polinizadoras, número de especies que polinizan algunas plantas y otras no (especies polinizadoras y no polinizadoras), y número de especies exclusivamente polinizadoras (polinizan todas las especies que visitan), 2) número de especies de plantas, 3) número de especies de visitantes florales totales (polinizadoras y no polinizadoras), 4) número de especies polinizadoras, 5) número de asociaciones potenciales entre el total de especies de plantas y de especies visitantes totales, y número de asociaciones potenciales entre el total especies de plantas y de especies polinizadoras, 6) número total de asociaciones registradas entre especies de plantas y especies visitantes, y número de asociaciones registradas entre el total de especies de plantas y de especies polinizadoras, 7) la distribución de frecuencia del número de interacciones (p. ej. 1, 2, 3,…n)

fue determinada para especies no polinizadoras, especies polinizadoras y para el total de especies de visitantes florales (polinizadoras y no polinizadoras), y comparada estadísticamente usando el test Kolmogorov-Smirnov entre todos los pares de distribuciones, y 8) relaciones entre especies de visitantes florales y plantas, y entre especies polinizadoras y especies de plantas. La comparación estadística ente especies visitantes, especies polinizadoras y especies de plantas fue realizada usando la prueba de X^2 (chi cuadrado), la cual examina si la distribución de las especies de plantas, especies visitantes totales y especies polinizadoras son independientes en cada una de las comunidades examinadas y para todas las especies consideradas respectivamente. La interacción promedio por especie de planta y por especie de animal fue determinada para cada comunidad a nivel de visitantes totales y a nivel de polinizadores. El número promedio de especies visitantes por especie de planta, el número promedio de especies polinizadoras por planta y las expresiones inversas promedio (el número de especies de plantas por especie de visitante floral y el número de especies de plantas por especie polinizadora) fueron también calculados para cada comunidad de planta. Los valores promedios de las interacciones también representan una medida del grado de especialización (Melián & Bascompte, 2002; Vázquez & Simberloff, 2002; Vázquez & Aizen, 2004): mayor promedio, menor especialización. La conectancia (*connectance*), definida aquí como el porcentaje de asociaciones respecto al total posible de asociaciones potenciales en analogía con la medida usada en las redes de interacción (Jordano, 1987), fue también determinada para las relaciones entre plantas y visitantes, así como plantas y polinizadores. La conectancia ha sido ampliamente utilizada e interpretada como indicativa del nivel de especificidad de las redes de interacción, aunque su uso ha sido limitado por estar inversamente relacionada con el tamaño y número de interacciones de la red (Olesen & Jordano, 2002; Jordano et al., 2009). La comparación estadística entre la conectancia de las redes planta-visitante floral y planta-polinizador de cada comunidad fue realizada a través de una prueba X^2 (ch cuadrado) ($\alpha = 0.05$). Todos los análisis fueron realizados con el paquete stats de R 2.15.2. Los siguientes cálculos fueron realizados para cada comunidad de planta 1) correlaciones entre la conectancia absoluta, el porcentaje de especies visitantes florales, —polinizadores y no polinizadores— y polinizadores exclusivos; 2) relación especies de polinizadores por especies de visitantes; 3) promedio de especies polinizadoras por especie de visitante floral; 4) relación especies de visitantes por especie de planta; 5) relación especies polinizadoras por especie de planta; 6) relación especies de plantas por especie de visitante, y 7) relación especies de plantas por especie polinizadora. Todos los cálculos fueron obtenidos con el uso de programa estadístico (StatSoft, 2007). Los datos fueron normalizados usando la transformación de arcoseno de la raíz cuadrada de la fracción cuando se trataba de valores porcentuales y

usando raíz cuadrada de 1 más el valor numérico cuando se trataba de datos de promedios y relaciones numéricas (Sokal & Rohlf, 1998).

Con la finalidad de establecer la heterogeneidad en la composición de los grupos o gremios de visitantes totales (polinizadores y no polinizadores) en cada comunidad, se determinó la frecuencia total de visitas registradas para cada grupo de agente visitante: abejas, mariposas diurnas, dípteros, avispas, escarabajos, aves, mariposas nocturnas (polillas y esfíngidos), murciélagos, hormigas, ortópteros, dermápteros y lagartos en cada comunidad de plantas.

La frecuencia de polinizaciones y no polinizaciones fue determinada para el total de visitas a nivel de cada comunidad, así como para cada tipo de agente visitante presente en las comunidades, expresada como el porcentaje de interacciones, polinizaciones-planta y visitas (no polinizaciones)-planta. La asociación entre polinizaciones y no polinizaciones entre grupos de visitantes fue establecida usando la prueba de chi cuadrado. Los grupos de animales menos numerosos fueron excluidos del análisis estadístico para ajustar la distribución de los datos: 1) escarabajos y mariposas nocturnas en el arbustal mesotérmico, 2) escarabajos en el pantano de palmas, 3) avispas, hormigas, murciélagos, dermápteros, ortópteros y mariposas en el bosque nublado, 4) mariposas nocturnas en la sabana de gramíneas, 5) lagartos en la península de Paraguaná y 6) tisanópteros y psocópteros del páramo altiandino.

2. Resultados

2.1 Relaciones de especies y conectancia para especies visitantes florales, polinizadores y plantas

El número de especies de plantas, visitantes totales y polinizadores está registrado en la Tabla 2 (anexo al final del artículo). El número de especies de plantas estudiadas en cada comunidad está en el rango 20 y 53, mientras que el número total de especies de visitantes florales está entre 49 y 92, y el número de especies polinizadoras efectivas varía entre 35 y 73. Los valores de todas las asociaciones posibles para las redes de interacción con todos los visitantes florales fueron menores en el páramo altiandino, seguido por valores similares en la sabana de gramíneas y en el pantano de palmas; los menores valores se registraron en el arbustal mesotérmico y el bosque nublado (Tabla 2). La misma tendencia fue registrada para los valores de todas las asociaciones posibles de las redes de interacción de especies polinizadoras efectivas. Los tamaños de las redes de interacción para todos los visitantes florales encontrados en las siete comunidades de plantas variaron entre 92 y 131, mientras que los tamaños de las redes de interacción para los polinizadores efectivos

estuvieron entre 65 y 112. El tamaño de las redes de interacción de especies polinizadoras efectivas fue mayor para el arbustal mesotérmico y el bosque nublado (107-112), y menor para el resto de las comunidades (65-88).

Los valores de conectancia entre el total de especies de visitantes florales y especies de plantas variaron entre 4.35 y 19.37% (Tabla 2). Resultados similares fueron registrados para la conectancia porcentual entre las especies polinizadoras y las especies de plantas (4.14-20.44%). La comparación entre los valores porcentuales de conectancia encontrados en las comunidades estudiadas reveló que no había diferencia significativa entre la conectancia de visitantes florales y la conectancia de polinizadores en las redes de interacción de cada comunidad: arbustal mesotérmico (X^2=0.093, n.s.), pantano de palmas (X^2 = 1.841, n.s.), península de Parguaná (X^2 = 0.145, n.s.), bosque nublado (X^2 = 0.115, n.s.), sabana de gramíneas (X^2 = 0.113, n.s.), bosque inundable (X^2 = 3.586, n.s.) y páramo altiandino (X^2 = 0.335, n.s.).

La conectancia para las redes de interacción de visitantes florales estaba positivamente correlacionada con las redes de interacción de especies polinizadoras (N = 7, r = 0.98, P < 0.0001). La conectancia de las redes de interacción de visitantes florales estaba negativamente correlacionada con la frecuencia de especies polinizadoras exclusivas (N = 7, r = -0.76, P< 0.0473). La conectancia para las redes de visitantes totales estaba positivamente correlacionada con el promedio de especies visitantes por planta (N = 7, r = 0.95, P < 0.0011) y con el promedio de especies polinizadoras por planta (N = 7, r = 0.93, P < 0.0024). De manera similar, la conectancia de las redes de interacción de especies polinizadoras estaba correlacionada con el promedio de especies visitantes por planta (N = 7, r = 0.91, P < 0.0011) y con el promedio de especies polinizadoras por planta (N = 7, r = 0.95, P < 0.0011).

2.2 La fauna asociada a las flores y su función

El número de especies de visitantes florales para cada una de las siete comunidades de plantas y para el total de la muestra estudiada está indicado en la Tabla 3 (anexo al final del artículo). El número de especies de visitantes florales no polinizadoras varía entre 13 y 35 entre comunidades, y los valores porcentuales desde 18% hasta 41.66%. El porcentaje de especies no polinizadoras no parece estar relacionado con el tipo de comunidad. Para el total de la muestra, el porcentaje de especies no polinizadoras asociadas a las flores fue de 29.84%.

El número de las especies de visitantes florales que son polinizadoras en algunas especies de plantas y no polinizadoras en otras especies de plantas varió de 10 a 26 (Tabla 3). Los valores porcentuales varían de 5% a más de 28%,

y no parecen tener relación con el tipo de comunidad, siendo los más altos porcentajes encontrados en comunidades estructuralmente contrastantes como humedales, páramo, bosque nublado y vegetación de la península de Paraguaná (Tabla 3). El porcentaje total para todas las especies registradas en todas las comunidades fue de 20.55%.

El número de especies que polinizan todas las especies de plantas que visitan varió de 22 a 47 especies. Los valores porcentuales van desde 34% a 67% (Tabla 3). Como en los casos precedentes, los valores porcentuales no parecen estar asociados a las características de las comunidades: los mayores porcentajes fueron observados en el arbustal mesotérmico y en la sabana de gramíneas, y los menores valores fueron registrados en el pantano de palmas, el bosque inundable y la península de Paraguaná. El porcentaje de especies de polinizadores exclusivos fue de 49.40% para el total de especies registradas en todas las comunidades.

Las relaciones entre especies polinizadoras y el total de especies visitantes observado en las comunidades de plantas mostraron poca variación entre comunidades (0.58-0.81) y sin evidentes relaciones con el tipo de comunidad (Tabla 3). La relación para toda la muestra sugiere que aproximadamente el 70% de las especies que visitan las flores son polinizadores. Los valores promedio de la relación especies polinizadoras/total de especies visitantes tampoco mostraron importantes variaciones entre comunidades (0.59-0.87). De manera similar a la relación de especies, el promedio de especies polinizadoras por especies totales de visitantes expresa un alto número de polinizadores entre los visitantes florales con una media de 0.76 para todas las comunidades. Es decir, en promedio, más de tres cuartos de las especies visitantes son polinizadores efectivos.

2.3 Relaciones entre especies de plantas, visitantes florales y especies polinizadoras

La relación entre las especies de visitantes florales y las especies de plantas mostró predominantemente valores superiores a 0.92 en las comunidades evaluadas (Tabla 4, anexo al final del artículo), pero la mayoría de los resultados fueron superiores a la unidad. El valor general calculado con base en todas las especies presentes en todas las comunidades fue 2.13 especies de visitantes florales por especie de planta, mientras que la relación entre especies polinizadoras y especies de plantas mostró valores similares y ligeramente inferiores (0.66-2.25). De manera similar, la relación especies polinizadoras/especies de plantas para todas las especies estudiadas en todas las comunidades fue ligeramente menor (1.49).

La relación entre las especies de plantas y las especies de visitantes florales fue inferior a la unidad (0.27-0.70), excepto para la vegetación de la península de Paraguaná (Tabla 4). El valor general calculado con base en todas las especies presentes en todas las comunidades fue 0.46. El mismo patrón fue encontrado para la relación especies de plantas/especies polinizadoras (Tabla 4) con un valor general calculado con base en todas las especies presentes en todas las comunidades de 0.67.

La comparación estadística ente especies visitantes, especies polinizadoras y especies de plantas mostró independencia en todas las comunidades, y solo fue encontrada significativa para el total de especies estudiadas (Tabla 4). Las pruebas de estadísticas indican que la abundancia de especies de visitantes florales por especie de planta no difiere de las especies polinizadoras por especie de planta, y que las especies de plantas por especie de visitante floral no difieren de las especies de plantas por especie polinizadora en las siete comunidades de plantas examinadas. Por el contrario, la relación entre el total de especies resultó significativa, lo cual indica que, por una parte, el total de las relaciones entre especies de visitantes florales por especie de planta es mayor que las relaciones entre especies polinizadoras por especie de planta; y, por otra parte, que el total de las relaciones entre especies de plantas por especie de visitante floral es menor que las relaciones entre especies de plantas por especie polinizadora (Tabla 4). Ambos resultados estadísticos muestran que las especies de plantas tienen asociado un número mayor de polinizadores que las de visitantes florales, y que las especies de plantas por visitante floral son inferiores a las especies de plantas por especie polinizadora.

2.4 Interacciones promedio de especies de plantas, visitantes florales y especies polinizadoras

La interacción promedio por especie de planta varió entre 3.13 y 13.45 para las comunidades estudiadas (Tabla 5, anexo al final del artículo). Los promedios para especies polinizadoras/especies de planta fueron menores (2.34 a 9.20). En ambos casos, los mayores valores fueron registrados en el bosque inundable y en el páramo altiandino; y los menores valores, en la vegetación de la península de Paraguaná. Además, la correlación entre ambas variables resultó significativa ($N = 7$, $r = 0.94$, $P< 0.013$). Los promedios de especies visitantes por especie de planta resultaron significativamente mayores que los promedios de especies polinizadoras por planta en cuatro de las siete comunidades: pantano de palmas, vegetación de la península de Paraguaná, sabana de gramíneas y bosque inundable (Tabla 5). Es decir, el grado de

especialización es mayor para las especies polinizadoras/planta que para las especies totales de visitantes florales/por planta. Sin embargo, los promedios de las especies visitantes por planta y especies polinizadoras por planta entre comunidades no difieren significativamente cuando se consideran a nivel de todas las comunidades de plantas examinadas.

La interacción promedio por especie animales fue encontrada superior a la unidad (1.35 a 3.87) en las comunidades estudiadas (Tabla 5). Los promedios de interacciones por especies polinizadoras revelaron un rango similar entre comunidades (1.33 a 2.55). En ambos casos, los mayores promedios fueron registrados en el páramo altiandino y en la vegetación de la península de Paraguaná; y los menores valores, en la sabana de gramíneas de la Gran Sabana. Además, la comparación entre ambas variables resultó positiva y significativa ($N = 7$, $r = 0.95$, $P < 0.009$). La contrastación estadística entre los promedios de interacciones por especie visitantes y por especies polinizadoras solo difirió significativamente en el páramo altiandino, donde el número de especies de plantas por especie polinizadora fue menor que el número de especies de plantas por especie visitante, es decir, las especies polinizadoras tienden a ser más especializadas que las especies de visitantes florales.

Las interacciones promedio por especie de planta resultaron superiores a las interacciones promedio por especie de animal: más del doble en cuatro de las siete comunidades de plantas (pantano de palmas, sabana de gramíneas, bosque inundable y páramo altiandino). La presente comparación sugiere que los niveles promedio de especialización para las especies de plantas resultaron menores que la especialización promedio de las interacciones por especie de animales visitantes y polinizadores.

2.5 Polinizaciones y no polinizaciones a nivel comunitario

El porcentaje de visitas, polinizaciones y no polinizaciones a nivel de las comunidades está en la Fig. 1. El porcentaje de polinizaciones varía de 47% en el bosque inundable a más de 83% en el arbustal mesotérmico. Altos porcentajes de polinizaciones también fueron observados en la vegetación de la península de Paraguaná y en el bosque nublado. Las variaciones en el porcentaje de polinizaciones no parecen tener relación con las características ecológicas de las comunidades. El porcentaje de visitantes no polinizadores fue inferior al porcentaje de polinizaciones, excepto en el bosque inundable. (Fig. 1)

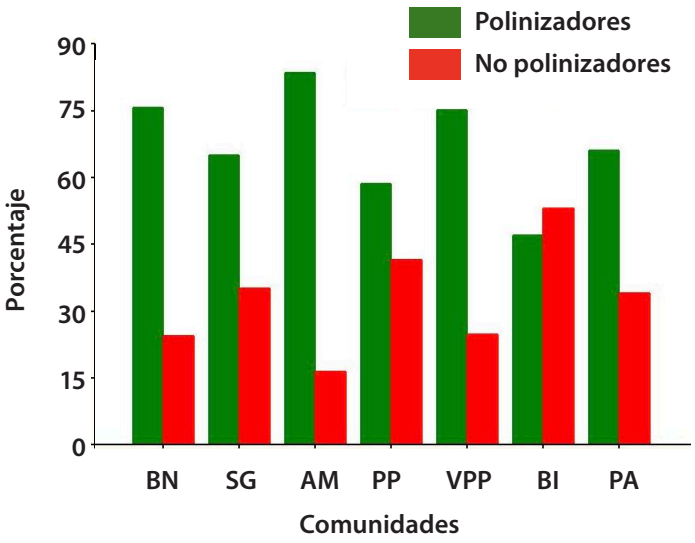


Figura 1. Distribución porcentual de especies polinizadoras y especies no polinizadoras registradas en siete comunidades. BN = bosque nublado de Rancho Grande, SG = sabana de gramíneas de la Gran Sabana, AM = arbustal mesotérmico de la Gran Sabana, PP = pantano de palmas de los altos llanos centrales venezolanos, VPP = vegetación de la península de Paraguaná, BI = bosque inundable, PA = páramo altiandino.

2.6 Frecuencia relativa de visitas totales por grupo de visitante floral

La frecuencia relativa de las visitas de los grupos taxonómicos o gremios de visitantes florales difiere notoriamente entre comunidades (Fig. 2). Los patrones más disimiles fueron registrados en el bosque nublado y en el páramo altiandino. En el primer caso, los coleópteros son los principales visitantes florales, seguidos por abejas, aves, mariposas nocturnas y dípteros. En el segundo, más del 50% de la fauna antófila estuvo compuesta por dípteros, seguidos remotamente por himenópteros y otros grupos minoritarios. En contraste, las abejas fueron los visitantes florales más frecuentes en el resto de las comunidades, aunque difieren en la abundancia e importancia relativa de otros grupos de visitantes. Las visitas de las abejas estuvieron cercanas al 60%, seguidas por las avispas; menos frecuentes fueron dípteros y aves en el arbustal de la Gran Sabana. Las abejas representaron aproximadamente el 40% de las visitas en el pantano de palmeras y en el bosque inundable, seguidas por dípteros > avispas > mariposas y por avispas > mariposas respectivamente. La frecuencia de las visitas de abejas fue ligeramente inferior en la vegetación de la península de Paraguaná, seguida por mariposas, avispas y dípteros. En la sabana de gramíneas las abejas visitan menos del 30% de las especies de plantas, un valor similar al encontrado para avispas; las mariposas, por su parte, visitan a más de 20% de las especies de plantas.

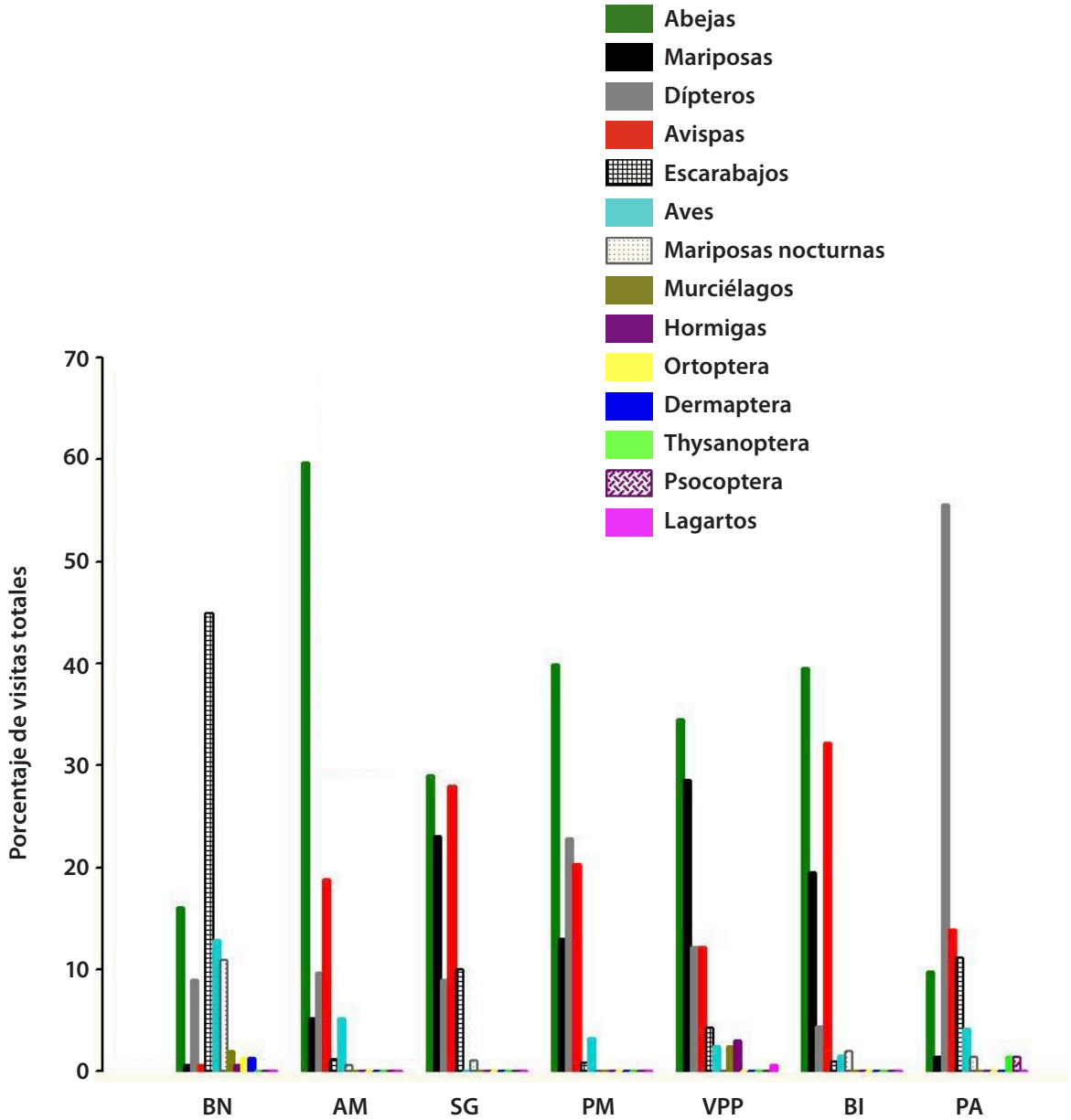


Figura 2. Porcentajes de visitas totales realizadas por los grupos de visitantes florales presentes en cada una de las siete comunidades de plantas. BN = bosque nublado de Rancho Grande, SG = sabana de gramíneas de la Gran Sabana, AM = arbustal mesotérmico de la Gran Sabana, PP = pantano de palmas de los altos llanos centrales venezolanos, VPP = vegetación de la península de Paraguaná, BI = bosque inundable, PA = páramo altiandino.

2.7 Frecuencia relativa de polinizaciones y no polinizaciones en grupo de visitante floral y a nivel comunitario

El porcentaje de polinizaciones y no polinizaciones de acuerdo con el grupo de visitante floral revela el carácter polinizador de algunos grupos de animales y la tendencia de otros grupos de especies a no ser polinizadores, lo cual también varía según el tipo de comunidad de plantas. Las abejas representan el grupo principal de polinizadores en todas las comunidades, excepto en el bosque nublado y en el páramo altiandino (Fig. 3). En el primer caso, los coleópteros realizan el mayor número de polinizaciones, seguidos, en un porcentaje considerable menor, por abejas, mariposas nocturnas y aves (Fig. 3G). En el segundo caso, los dípteros representan más del 70% de la fauna polinizadora, seguidos remotamente por himenópteros (Fig. 3F). Las polinizaciones por abejas fueron marcadamente elevadas en el bosque inundable y en el arbustal mesotérmico, seguidas en menor proporción por avispas, dípteros y aves (Fig. 3A, D). Los altos porcentajes de polinizaciones por abejas están secundados por polinizaciones de mariposas y dípteros en la vegetación de la península de Paraguaná y por polinizaciones de mariposas y avispas en la sabana de gramíneas (Fig. 3E, C). Los coleópteros y dípteros destacan como especies no polinizadoras en la sabana de gramíneas (Fig. 3C). Los mayores porcentajes de polinizaciones por abejas en el pantano de palmas están seguidos por dípteros y avispas, aunque estos últimos presentaron mayor porcentaje de no polinizaciones (Fig. 3B). Un patrón diferente fue encontrado en el bosque inundable, donde las avispas y mariposas son predominantemente visitantes no polinizadores (Fig. 3A). La frecuencia de polinizaciones y no polinizaciones por grupo de visitantes florales a nivel comunitario reveló que son dependientes en las comunidades ($P<0.000007$), excepto en el bosque nublado.

2.8 Distribución del número de interacciones por especies polinizadoras, no polinizadoras y total de visitantes

La distribución de frecuencia del número de interacciones registradas por especie polinizadora, no polinizadora y total de visitantes florales mostró patrones similares en todas las comunidades examinadas (Fig. 4). El número de interacciones por animal asociado a las plantas mostró que la mayoría de las especies de animales polinizan o visitan solo una especie de planta en todas las comunidades estudiadas. El porcentaje de interacciones por especie animal decrece abruptamente con el incremento en el número de interacciones en todas las comunidades, excepto en la vegetación de la península de Paraguaná, donde las interacciones fueron cercanas a 30% para dos plantas por polinizadores y total de visitas (Fig. 4D). El porcentaje de interacciones de polinizaciones por planta y las interacciones del total de las visitas florales muestra un amplio rango de variación, mientras que el porcentaje de plantas visitadas por las especies no polinizadoras presenta un número restringido de interacciones en las diferentes comunidades: de 1 a 2 en la sabana de gramíneas (Fig. 4A), de 1-3 en el arbustal mesotérmico y bosque nublado (Fig. 4G, B), y de 1-4 en el pantano de palmas y la vegetación de la península de Paraguaná (Fig. 4C, D). Muchas de estas especies corresponden a avispas, dípteros, mariposas y escarabajos. El porcentaje de especies no polinizadoras fue comparativamente mayor en la península de Paraguaná, el páramo altiandino y el arbustal mesotérmico. En las tres comunidades, dichos porcentajes difirieron significativamente de los porcentajes del total de visitantes florales y, en las dos últimas comunidades mencionadas, difirieron significativamente de los porcentajes de especies polinizadoras. (Fig. 4F, G). La comparación estadística reveló que la mayoría de las distribuciones de frecuencias no difieren entre los pares comparados (Fig.4), solo las plantas por polinizadores difieren de las plantas por el total de visitas en el arbustal mesotérmico (Fig. 4G) y en el páramo altiandino (Fig. 4F); y la distribución de la frecuencia de plantas por no polinizadores difiere estadísticamente de plantas por el total de visitas para el arbustal mesotérmico y la vegetación de la península de Paraguaná (Fig. 4G, D).

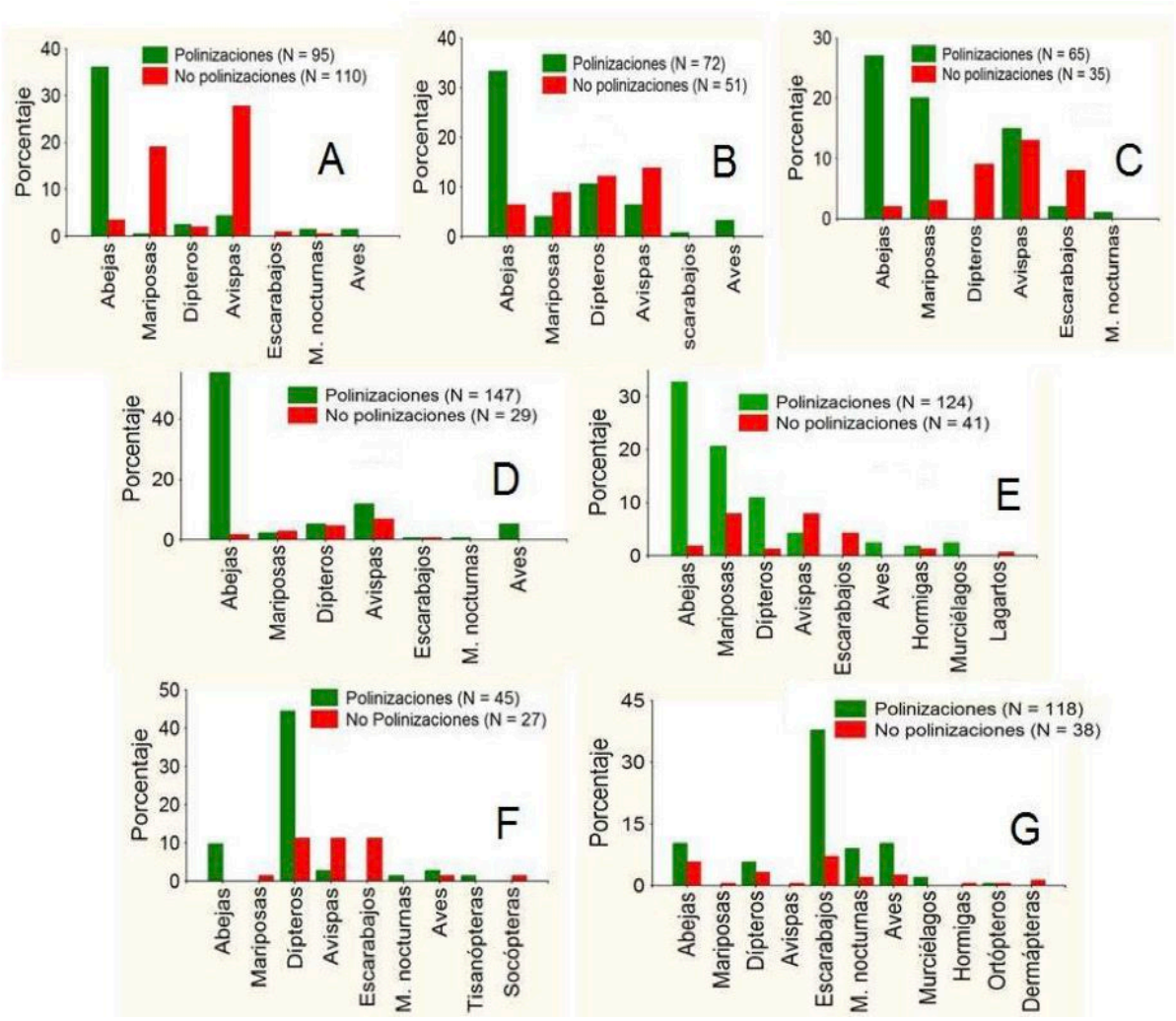


Figura 3. Porcentaje de polinizaciones y no polinizaciones relativas al número total de visitas totales realizadas por los agentes visitantes presentes en cada una de las siete comunidades de plantas. A = bosque inundable, B = pantano de palmas, C = sabana de gramíneas, D = arbustal mesotérmico, E = península de Paraguaná, F = páramo altiandino y G = bosque nublado.

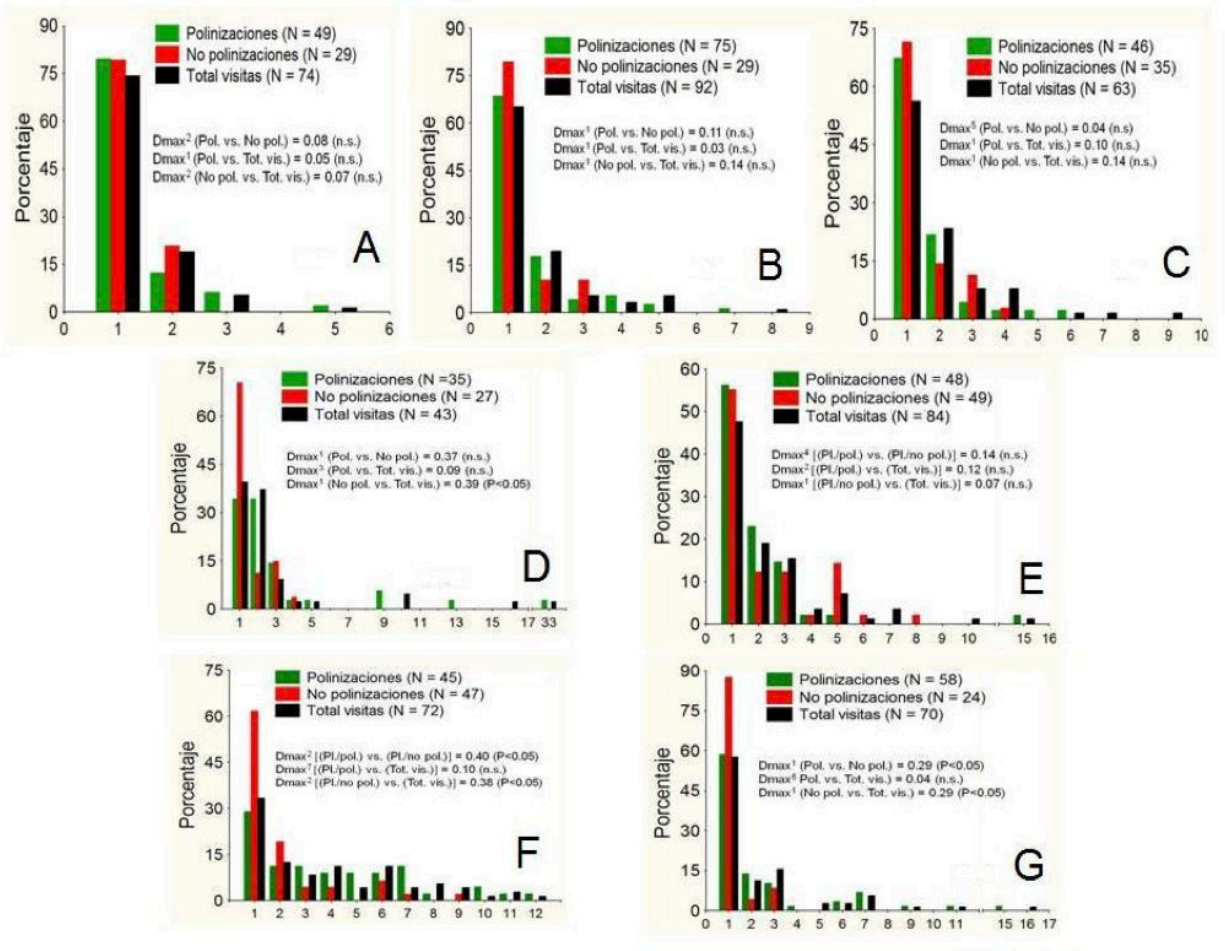


Figura 4. Distribución de frecuencia del número de interacciones registradas por especies polinizadoras, no polinizadoras y total de visitantes florales presentes en cada comunidad de plantas. A = sabana de gramíneas, B = bosque nublado, C = pantano de palmas, D = península de Paraguaná, E = bosque inundable, F = páramo altiandino y G = arbustal mesotérmico. Dmax representa la diferencia máxima de las frecuencias acumuladas. El superíndice indica el número de interacciones en el cual ocurre la máxima diferencia en la frecuencia acumulada, es decir, el número de interacciones con mayor diferencia entre las distribuciones de frecuencia comparadas.

3. Discusión

Los descriptores de las redes de interacción planta-animal determinados a nivel de especies polinizadoras y a nivel de especies de visitantes florales no difieren en la mayoría de las comunidades examinadas. Por lo tanto, muchas de las tendencias observadas son válidas para especies de visitantes florales sin discriminar polinizadores de no polinizadores. Sin embargo, los detalles sobre el verdadero rol de mutualismo entre plantas y animales asociados a las flores permanecen sujetos a los detalles específicos de la calidad mutualmente benéfica para plantas y animales. Variaciones importantes en la proporción de especies polinizadoras exclusivas, especies polinizadoras y no polinizadoras, y especies definitivamente no polinizadoras son parte de las variaciones del papel desempeñado por los visitantes florales en las comunidades de plantas.

La mayoría de los descriptores de las redes de interacción planta-animal mostraron valores muy parecidos e independientes de las características florísticas, climáticos y estructurales de las comunidades. Variaciones en estos patrones pueden coincidir con la composición de los grupos de visitantes florales, pero son asociaciones puntuales que no representan generalizaciones entre las comunidades estudiadas. La idea más aceptada es que la complejidad en las interacciones de las especies, medida por la conexión de la red, es un atributo importante de las comunidades saludables que generalmente las protege de las extinciones secundarias (Heleno et al., 2012). La mayoría de los valores de conectancia en las comunidades evaluadas fueron bajos, lo cual se corresponde con redes de comunidades tropicales donde existe una mayor riqueza de especies (Olesen & Jordano, 2002; Vizentin-Bugoni et al., 2018). La baja conectancia también sugiere que las interacciones pueden estar segregadas entre pares de especies, grupos semiaislados o módulos de especies que interactúan más entre sí que con el resto de la red, es decir, la red puede tener una estructura modular o compartimentalizada, lo cual también tiene implicaciones para la estabilidad de la red completa de interacciones (Olesen et al., 2007). El mayor valor de conectancia fue encontrado en la comunidad del páramo altoandino, donde prevalecen características de áreas templadas. Este resultado, por lo tanto, contrasta con las conclusiones de Olesen y Jordano (2002), quienes señalan un descenso significativo de la conectancia en redes alpinas. Más importante aún es que los bajos valores de conectancia observados en las redes de interacción de las siete comunidades pueden representar niveles críticos para la estabilidad de las comunidades (Landi et al., 2018). No obstante, si la baja conectancia va de la mano con una estructura de anidación o encajamiento en la red, es decir, si las especies más especializadas están ancladas a un núcleo central de interacciones con especies generalistas, puede mantenerse la estabilidad de la red frente a eventos estocásticos de pérdida de interacciones (Jordano et al., 2009)

Los valores de conectancia entre especies visitantes florales y especies de plantas resultaron similares a los valores de conectancia para las redes de especies polinizadoras y especies de plantas. Los valores porcentuales de conectancia para las redes de visitantes florales y para las redes de especies polinizadoras son muy parecidos. Estos resultados sugieren que las variaciones observadas entre redes de visitantes y redes de solo polinizadores mantienen valores similares de conectancia como una medida de los patrones de interacción (Gilbert, 2009). También parece indicar que la actividad de visitantes florales no polinizadores no afecta la conectancia de las redes de interacción. Al considerar que la robustez está correlacionada con la conectancia (Dunne et al., 2002) y que la robustez está asociada con la integración de las redes de interacción y tiene consecuencias para la estabilidad (Gilbert, 2009), entonces los cambios entre redes de polinizadores y total de visitantes florales parecen no afectar la estabilidad de las comunidades. Sin embargo, cualquier cambio en la conectancia asociado con la pérdida de especies representa un descenso en la robustez, lo cual es menos sensible cuando las especies están altamente conectadas, pero tiene efecto cuando las especies tienen pocas conexiones en las redes (Dunne et al., 2002). La similaridad en los valores de conectancia para visitantes totales y para polinizadores puede ser asociada a que los visitantes florales no polinizadores representan un número restringido de interacciones en las diferentes comunidades y, en consecuencia, su efecto sobre la conectancia es limitado, así como sobre la robustez de las redes de interacción y sus consecuencias indirectas sobre la estabilidad (Gilbert, 2009; Landi et al., 2018).

El aumento de los valores de conectancia conjuntamente con los promedios de especies visitantes y polinizadores por planta sugiere que mayores valores de especies animales por planta implican mayores valores de conectancia, y que la conexión en las redes incrementa con el incremento del número de especies visitantes y polinizadoras por especie de planta, independientemente del grado de especialización para la polinización de los animales antófilos. Estas relaciones contrastan con la idea de que especies sociales de polinizadores están más conectadas que especies no sociales (Maia et al., 2019). El total de especies visitantes incluye una fracción importante de especies no sociales, como mariposas, dípteros y algunas avispas, que en conjunto parecen, al menos, no afectar los valores de conectancia y podrían contribuir con los niveles de estabilidad de las redes de interacción planta-visitante floral.

Un importante porcentaje de especies de visitantes florales son solo visitantes, no polinizadoras efectivas. Por lo tanto, las flores representan un recurso para la alimentación de una fracción importante de animales, los cuales no aportan beneficios a las plantas. Tales interacciones varían desde

completamente destructivas hasta inocuas. En la mayoría de los casos, los animales consumen la recompensa floral sin beneficios de retorno; y en otras situaciones, consumen partes florales o las flores con el concomitante efecto negativo en la reproducción de las plantas (Rusman et al., 2017; Mazzei et al., 2020). En estos casos, la relación entre especies no polinizadoras y especies de plantas podría ser clasificada como antagónica (Rusman et al., 2017). La evaluación global de los visitantes no polinizadores presentes en todas las comunidades reveló que más de un cuarto de las especies corresponde a relaciones que podrían ser antagónicas y que son independientes del tipo de comunidad. Alternativamente, estas especies de visitantes florales pueden representar comensalismos en caso de que su función como polinizadores ocurra en cualquier forma.

Otro porcentaje considerable de especies visitantes son polinizadoras en algunas especies de plantas y no polinizadoras en otras especies (20.55%), las cuales no están relacionadas con el tipo de comunidad. En este caso, la condición de polinizador o no polinizador puede estar asociada con los niveles de especialización morfológica de los agentes visitantes para la polinización y/o con las adaptaciones de las flores para ser polinizadas por estas especies. Es probable que las especies de animales actúen como especies en proceso de especialización para la polinización. La interacción entre polinizadores y plantas puede variar desde mutualismo a comensalismo y antagonismo dependiendo de la presencia de copolinizadores (Lunau, 2004). Los pasos secuenciales que conducen a los visitantes florales a actuar como polinizadores especializados consisten en la secuencia: 1) visitantes potenciales, 2) visitantes actuales, 3) visitantes colectando polen y 4) visitantes depositando polen sobre los estigmas (Armbruster, 2017).

Las características que les permiten a las especies de visitantes florales estar altamente adaptadas a la polinización tienen que ver principalmente con especializaciones fenotípicas para localizar, cosechar y transportar los recursos florales (Armbruster, 2017). Esto sucede, por ejemplo, en polinizadores altamente especializados, como las abejas. Muchos animales especializados polinizan un alto número de especies en las comunidades de plantas. Los resultados encontrados en las siete comunidades evaluadas muestran que hay una gran variación en el porcentaje de especies que polinizan todas las especies que visitan, independientemente del tipo de comunidad. El total de especies polinizadoras exclusivas estuvo cercano al 50% para todas las especies examinadas, lo cual concuerda en gran parte con el alto porcentaje de especies de abejas polinizadoras. Las abejas presentan los mayores valores de especialización y número de especies en relación con otros grupos de agentes polinizadores (Camila et al., 2018). Sin embargo, la proporción de especies

polinizadoras mostró niveles menores de variación entre comunidades con un valor general para todas las especies de aproximadamente 70%. Es decir, aproximadamente el 20% de especies con grados variables de especializaciones fenotípicas contribuyen con la polinización de las especies de plantas. Especies de coleópteros, mariposas, dípteros y avispas son reconocidas como polinizadores eficientes (Rader et al., 2016). De acuerdo con lo anterior, la diversidad de agentes visitantes con características fenotípicas variables y con capacidad de polinizar representan grupos de especies importantes en la organización de las redes de polinización de las comunidades. Las redes de interacción de especies polinizadores diferentes a las abejas son más grandes y complejas de lo esperado (Howlett et al, 2021).

Las relaciones entre el número de especies de plantas y el número de especies de animales son una medida general de especies animales que utilizan un número determinado de plantas o la medida del número de plantas que son utilizadas por las especies de animales. Ambas relaciones, especies animales/especie de planta y especies de plantas/especie de animal, solo estiman la presencia de un grupo de especies con relación a otro grupo de especies con el cual existen interacciones específicas. Las relaciones entre especies visitantes/especie de planta y especies polinizadoras/especie de planta han sido encontradas superiores a 1 en dos comunidades estudiadas y varían de acuerdo con el grupo de agentes visitantes (Ramírez, 1992; Ramírez & Brito, 1992). Además, una relación especies de animales/especie de planta cercana a 1 ha sido asociada a una baja especificidad del sistema de polinización y concomitantemente con una interacción planta-animal simétrica y difusa (Ramírez, 1992; Ramírez & Brito, 1992). Los mayores valores para las relaciones animal/planta en las comunidades examinadas sugieren que el número de especies animales excede el número de especies de plantas y que muchas especies de animales son compartidas por las especies de plantas y, por lo tanto, indican bajos niveles de especificidad del sistema de polinización. La similitud entre la relación especies de visitantes/especie de planta y la relación especies polinizadoras/especie de planta no altera significativamente la figura de las especies a nivel las comunidades. Sin embargo, la relación de especies polinizadoras/especie de planta para todas las especies de todas las comunidades fue encontrada estadísticamente menor, lo cual puede ser considerado una expresión más ajustada al mutualismo de las especies.

Contrario a lo anterior, la relación especies de plantas/especies de animales antófilos fue encontrada predominantemente inferior a 1 en las comunidades examinadas. Esta expresión indica un número de plantas inferior al número de animales o que el número de animales excede el número de plantas con las que interactúan y, por lo tanto, muchas especies de plantas comparten las

especies de animales asociados a sus flores. La semejanza entre las relaciones especies de plantas/especies de visitantes florales y especies de plantas/especies polinizadoras sugiere que las especies de visitantes florales y polinizadoras son igualmente compartidas por las especies de plantas. Los bajos valores de las relaciones plantas por visitante floral y por especie polinizadora también indican altos niveles de especificidad por parte de los animales en el uso de los recursos florales, lo que podría mantener fidelidad de los polinizadores. La baja especificidad en los sistemas de polinización también puede ser inferida en las comunidades examinadas porque los valores promedio del número de visitantes y polinizadores por planta son mucho más altos que las relaciones entre especies, lo cual sugiere solapamiento de las especies animales que frecuentan las flores de las plantas. No obstante, puede haber varios tipos de atributos ecológicos y morfológicos que modulen los niveles de especificidad de visitas y polinización (Ramírez, 1992).

Las interacciones promedio de las especies visitantes por especie de planta resultaron superiores a los promedios de las especies polinizadoras por especies de plantas en las comunidades estudiadas, los cuales resultaron similares a los reportados en otros estudios (Jordano, 1987; Vázquez & Simberloff, 2002). Sin embargo, diferentes resultados muestran mayores promedios de interacciones de especies visitantes por especies de planta (Smith-Ramírez et al., 2005). Por el contrario, otros estudios reportan promedios cercanos a 1 (Arroyo et al., 1982; Arroyo & Uslar, 1993), lo que sugiere una fuerte especialización entre los polinizadores a nivel comunitario (Olesen & Jordano, 2002; Smith-Ramírez et al., 2005). Las comunidades examinadas tienden a presentar mayores promedios de interacciones por especie de planta, lo que puede representar menores niveles de especialización en los patrones de interacción de las especies de plantas, es decir, de las interacciones de visitantes y polinizadores por especies de planta. Los menores promedios de interacciones de polinizadores por planta con relación a los promedios de interacciones de especies visitantes totales por planta sugieren que, en la mayoría de las comunidades analizadas, los niveles de especialización incrementan cuando se consideran solo los valores promedios de polinizadores por planta, aunque los promedios generales de todas las comunidades no soportan esta tendencia.

Las interacciones promedio para especie visitante y especie polinizadora resultaron similares entre las comunidades estudiadas y, además, positivamente correlacionadas. Los resultados de las interacciones promedio por especie animal encontradas en todas las comunidades fueron inferiores al promedio reportado para 29 redes de interacción (Jordano, 1987). La similaridad entre los promedios de interacciones por especie visitante y por especie

polinizadora sugiere que el número de especies visitantes totales no influye el número de interacciones por especie animal. Al considerar que el promedio de las interacciones de especies visitantes y especies polinizadores representan una medida del grado de especialización (Melián & Bascompte, 2002; Vázquez & Simberloff, 2002; Vázquez & Aizen, 2004), el menor promedio de interacción por especie polinizadora indica mayor especialización de las interacciones promedio de las especies polinizadoras con relación a los animales visitantes, tal como fue encontrado en el páramo altiandino.

Por otra parte, los promedios de interacción por especie animal resultaron inferiores al promedio de las interacciones por especie de planta. Tal comparación muestra que los niveles de especialización de las interacciones por especie de planta son inferiores a los niveles de especialización de las interacciones por especie animal. Es decir, las especies de animales presentan menor número de interacciones con las plantas que las especies de plantas con las especies de animales. De acuerdo con lo anterior, la especificidad de los sistemas de polinización está principalmente determinada por los menores niveles de interacción por especie animal lo cual pudiera estar garantizando la fidelidad del transporte de polen entre plantas coespecíficas.

Las visitas totales realizadas por los diversos grupos de agentes visitantes florales en cada comunidad difirieron entre comunidades, aunque las abejas, seguidas de grupos codominantes como avispas, mariposas y dípteros, son los visitantes florales con mayor número de visitas, excepto en el bosque nublado y en el páramo altiandino, donde los coleópteros y los dípteros respectivamente realizaron la mayor proporción de visitas florales. Probablemente, la composición taxonómica de las plantas examinadas, dominada por especies herbáceas de las familias Araceae, Cyclanthaceae y Arecaceae, influencia la alta frecuencia de coleópteros polinizadores en el bosque nublado (Seres & Ramírez, 1995). Por otra parte, ha sido ampliamente señalado que la composición de la fauna polinizadora tiende a cambiar de himenópteros a dípteros y lepidópteros a medida que aumenta la altitud (Arroyo et al., 1982; Inouye & Pyke, 1988; Totland, 1993; Freitas & Sazima, 2006; Squeo et al., 2006), lo que ha sido primordialmente relacionado con la mayor capacidad de termorregulación de estos insectos (Mani, 1962,1968). Esto sustenta el patrón tan disímil registrado en el páramo altiandino. Sin embargo, diferencias en la composición de las visitas realizadas por los grupos de visitantes florales no explican las variaciones en la frecuencia de polinizaciones y no polinizaciones entre comunidades. Además, los porcentajes de polinizaciones y no polinizaciones resultaron independientes de las características ecológicas de las comunidades. Es probable que los porcentajes de polinizaciones y no polinizaciones puedan estar relacionados con algunas características no consideradas en este análisis, como podrían ser la

composición taxonómica de las especies de plantas y sus visitantes florales, así como la especialización floral y su relación con la frecuencia de polinizaciones efectivas realizadas por diversos tipos de agentes visitantes.

El número de interacciones por animal asociado a las plantas mostró que la mayoría de las especies de animales polinizan o visitan solo una o pocas especies de planta en todas las comunidades estudiadas, tal como ha sido reportado previamente en la mayoría de trabajos realizados donde la frecuencia del grado k, es decir, del número de interacciones, decrece exponencialmente con el incremento en el número de interacciones (Bascompte & Jordano, 2007; Kaiser-Bunbury et al. 2009). La distribución del grado k (número de enlaces) coincide con lo descrito en la literatura (Jordano et al., 2003; Jordano et al., 2009): existe un alto número de especies poco enlazadas (k igual a 1 o 2) (especialistas) y pocas especies con alto número de enlaces (generalistas). Este patrón refleja la existencia de restricciones fenotípicas, fenológicas, etológicas y/o espaciales que acotan las posibilidades de interacción entre las especies (Jordano et al., 2009). De acuerdo con lo anterior, la mayoría de las especies de visitantes florales, polinizadoras y no polinizadoras, evaluadas en el presente análisis corresponden a especies especialistas, y solo muy pocas especies, en dos de las siete comunidades, mostraron un alto número de interacciones, lo cual se corresponde con un comportamiento generalista. En algunas comunidades de tierras bajas, *Apis mellifera* es el principal representante de este patrón. La presencia de una especie invasora supergeneralista puede ser positiva para la biota ya que si la especie invasora es capaz de reemplazar a las especies extintas o en retroceso posiblemente atenúe el efecto de la pérdida de mutualistas para el resto de la comunidad (Morales et al., 2009; Valiente-Banuet et al., 2015).

Es importante agregar que las especies no polinizadoras visitaron un bajo número de especies, lo que se evidencia por un número de interacciones inferior al de las especies de visitantes totales y especies polinizadoras. Este patrón corresponde a especies que realizan visitas florales esporádicas o accidentales con un comportamiento muchas veces oportunista. Estas especies son frecuentemente avispas, dípteros y algunas especies de mariposas y escarabajos (Ramírez, 1989; Ramírez & Brito, 1992; Seres & Ramírez, 1995; Lemus-Jiménez & Ramírez, 2003; Ramírez & Briceño, 2014; Barrios, 2017; Manrique et al., 2019), con hábitos alimenticios variados y una limitada dependencia del recurso floral. Las relaciones entre los grados de distribución de frecuencias de las especies de visitantes florales, especies polinizadoras y especies no polinizadoras que ocurren en las redes de interacción de los animales antofilos y las flores deben ser analizadas en mayor detalle para establecer la solidez de estas tendencias.

Consideraciones finales

Aunque no fue realizado un análisis filogenético detallado, un estudio en progreso sobre la influencia taxonómica en las comunidades estudiadas (Ramírez & Briceño, 2022) mostró que las familias y órdenes de plantas no influencian significativamente la composición de especies del arbustal mesotérmico, el pantano de palmas y la planicie de la península de Paraguaná, mientras que la sabana de gramíneas y el páramo altiandino estaban influenciados por la abundancia de especies de Poales y Asterales respectivamente. Sin embargo, la abundancia de la familia Poaceae no resultó significativa para la sabana de gramíneas. Además, la abundancia de Poales y de Poaceae no afecta la polinización biótica por ser especies principalmente anemófilas, en consecuencia, las relaciones de la polinización biótica no parecen estar bajo la influencia taxonómica en la sabana de gramíneas. Por el contrario, la composición taxonómica del páramo altiandino sí resultó influenciado por Asterales y Asteraceae, lo cual está también reflejado en un alto número de especies de Asteraceae estudiadas, sin embargo, el efecto taxonómico podría estar atenuado por la composición variada de géneros incluidos en el estudio sobre redes de interacción (Manrique et al., 2019).

El análisis de los descriptores de las redes de interacción de siete comunidades permitió establecer algunas diferencias importantes entre las redes de visitantes florales-plantas y las redes de especies polinizadoras-planta. Las principales tendencias derivadas del presente análisis son 1) el porcentaje de especies polinizadoras varía entre 58% y 81% de las especies presentes en las comunidades, siendo los visitantes florales una fracción relativamente importante de especies. Por el contrario, polinizaciones y no polinizaciones pueden diferir del número de especies polinizadoras y no polinizadoras. Dado el carácter neutro o dañino de los visitantes no polinizadores, las redes de interacción sin discriminar entre polinizadores y no polinizadores representan combinaciones de interacciones antagónicas y mutualistas, 2) los niveles de especialización para las redes de polinizador-planta tienden a ser mayores que para las redes de visitantes totales-planta, 3) las especies visitantes, no polinizadoras, tienden a presentar un menor número de interacciones que las especies polinizadoras y 4) las variaciones encontradas ocurren independientemente del tipo de comunidad de planta.

Agradecimientos

Muchas gracias a H. Briceño por su ayuda en la recopilación y organización de las redes de interacción. Al CYTED que financió el proyecto Interacciones ecológicas como indicadoras de gestión en áreas naturales protegidas (CYTED 418RT0555).

Tabla 1. Características ecológicas y medioambientales de las siete comunidades estudiadas en Venezuela.

Localidad	Tipo de vegetación	Coordenadas	Altitud (msnm)	Número de especies registradas en el área	Promedio anual de precipitación (mm)	Promedio diario de temperatura (°C)	Referencias
Arbustal mesotérmico, Gran sabana	Arbustal	5° 38´ N; 61° 41´ O	1387	113	2824.8	20.6	Ramírez (1989); Ramírez et al. (2012)
Pantano de palmas (Morichal)	Humedal	8° 56´ N; 67° 25´ O	74	128	1319.5	27	Ramírez & Brito (1990, 1992)
Planicie de Paraguaná	Humedales, herbazales y arbustales	11° 50´N; 69° 48´ O; 11° 40´N; 69° 49´ O	De 0 a 10	ND	330.5	28.7	Lemus-Jiménez & Ramírez (2002, 2003); Nassar et al. (1997); Nassar & Ramírez (2004)
Bosque nublado Rancho grande	Bosque húmedo	10° 21´N; 67° 36´ O	1400	249	1834	20	Huber (1986); Castro-Laporte & Ruiz-Zapata (2000); Hokche & Ramírez (1990); Seres & Ramírez (1995); Wasshausen & Arroyo (1976)
Sabana, Gran sabana	Sabana de gramíneas	5° 42´ N; 61° 31´O	1283	104	2428.4	20.6	Ramírez et al. (2021); Ramírez & Briceño (2014)
Planicie inundable río Mene	Bosque Inundable	10° 26´ N; 71° 26´O 10° 27´ N; 71° 27´ O	5	118	570	29	Barrios (2017); Barrios & Ramírez (2020a, 2020b)
Páramo altiandino, Sierra nevada	Arbustal-rosetal alto	8° 32' N; 71° 04' O	4155-4220	ND	1300	4	Manrique et al. (2019)

Tabla 2. Número total de especies de plantas, especies de visitantes florales y especies polinizadoras y sus asociaciones observadas en siete comunidades de plantas venezolanas.

Comunidad	Número total de spp. plantas (P)	Número total de spp. visitantes (A)	Número total de spp. polinizadoras efectivas (B)	Asociaciones de visitantes totales registradas			Asociaciones de polinizadores efectivos registradas		
				Todas las asociaciones posibles (P*A)	Tamaño de la red (S_1 =A+P)	Conectancia N(%)	Todas las asociaciones posibles (P*B)	Tamaño de la red (S_2 =B+P)	Conectancia N(%)
Arbustal mesotérmico	50	70	58	3550	120	176(4.95)	2850	107	147(5.07)
Pantano de palmas (Morichal)	28	64	46	1792	92	123(6.86)	1288	74	72(5.59)
Vegetación península de Paraguaná	53	49	35	2597	102	165(6.35)	1855	88	124(6.68)
Bosque nublado	39	92	73	3588	131	156(4.35)	2847	112	118(4.14)
Sabana de gramíneas	24	74	49	1776	98	100(5.63)	1176	73	62(5.27)
Bosque inundable	23	84	49	1932	107	205(10.61)	1127	72	95(8.42)
Páramo altiandino	20	72	45	1440	92	279(19.37)	900	65	184(20.44)

Tabla 3. Especies de visitantes florales (polinizadores y no polinizadores) y su función en siete comunidades de plantas.

Comunidad de planta	N° spp. de visitantes florales	Especies no polinizadoras	Especies polinizadoras y no polinizadoras	Especies polinizadoras exclusivas	Total de especies polinizadoras /total especies visitantes	
	N	N(%)	N(%)	N(%)	Relación	X(DS)
Arbustal mesotérmico	70	13(18.31)	10(14.08)	47(66.19)	0.81	0.87(0.19)
Pantano de palmas (Morichal)	64	18(28.12)	17(26.56)	29(45.31)	0.72	0.67(0.26)
Vegetación península de Paraguaná	49	14(28.57)	13(26.53)	22(44.89)	0.71	0.81(0.25)
Bosque nublado	92	19(20.65)	26(28.26)	47(51.09)	0.79	0.79(0.25)
Sabana de gramíneas	74	25(33.78)	4(5.41)	45(60.81)	0.66	0.68(0.27)
Bosque inundable	84	35(41.66)	14(16.68)	35(41.66)	0.58	0.59(0.32)
Páramo altiandino	72	27(37.5)	20(27.77)	25(34.72)	0.63	0.71(0.21)
Total	505	151(29.84)	104(20.55)	250(49.40)	0.70	0.76(0.26)

Tabla 4. Relaciones entre especies de plantas, total de especies visitantes y especies polinizadoras efectivas, y sus comparaciones estadísticas respectivas para siete comunidades de plantas.

Comunidad	spp. visitantes /sp. planta	spp. polinizadoras/ sp. planta	spp. plantas/ sp. visitante	spp. plantas/ sp. polinizadora	X^2 (P<)
Arbustal mesotérmico	1.42	1.16	0.70	0.86	0.59 (n.s.)
Pantano de palmas	2.28	1.64	0.44	0.61	0.76(n.s)
Vegetación península de Paraguaná	0.92	0.66	1.08	1.51	0.92(n.s)
Bosque nublado	2.36	1.87	0.42	0.54	0.64(n.s.)
Sabana de gramíneas	3.08	2.04	0.32	0.49	0.93(n.s.)
Bosque inundable	3.65	2.13	0.27	0.46	1.30(n.s.)
Páramo altiandino	3.60	2.25	0.27	0.44	0.99(n.s.)
Total	2.13	1.49	0.46	0.67	4.55(0.05)

Tabla 5. Interacciones promedio de especies visitantes y polinizadores por especie de planta, y especies de plantas por visitantes y polinizadoras presentes en siete comunidades de plantas (los valores en negrita son estadísticamente significativos).

Comunidad	spp. visitantes/ especie de planta	spp. polinizadoras /especie de planta	Comparación Estadística	spp. plantas/ especie visitante	spp plantas/ especie polinizadora	Comparación Estadística
	X(DS)	X(DS)	t-test (P<); gl	X(DS)	X(DS)	T-test (P<); gl
Arbustal mesotérmico	3.59(2.47)	**3.00(2.04)**	1.31(n.s.); 98	**2.48(2.70)**	2.53(2.84)	0.11(n.s.); 127
Pantano de palmas (Morichal)	4.56(3.93)	2.67(1.82)	**2.61(0.012); 54**	1.92(1.55)	1.56(1.09)	1.34(n.s.); 108
Vegetación península de Paraguaná	3.13(1.74)	**2.34(1.09)**	**2.72(0.0005); 98**	**3.37(5.13)**	3.54(5.75)	0.15(n.s.); 82
Bosque nublado	4.08(2.94)	**3.11(2.69)**	1.52(n.s.); 76	**2.48(2.70)**	2.53(2.84)	0.41(n.s.); 163
Sabana de gramíneas	4.12(2.79)	2.71(2.01)	**2.11(0.041); 46**	1.35(0.71)	1.33(0.77)	0.18(n.s.); 121
Bosque inundable	8.91(7.42)	4.13(4.02)	**2.72(0.0094); 44**	2.44(2.26)	1.93(2.12)	1.25(n.s.); 131
Páramo altiandino	13.45(12.50)	9.20(8.66)	1.33 (0.19); 38	3.87(3.03)	2.55(3.11)	**2.57(0.01);142**
Promedios entre comunidades	5.96(3,80)	3.89(2.42)	1.21(n.s.); 12	2.55(0.84)	2.50(1.01)	0.10 (n.s.); 12





Sección III

Desafíos para la conservación

CAPÍTULO

10



LA RECUPERACIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL COMO HERRAMIENTA PARA RESTAURAR FUNCIONES ECOLÓGICAS PERDIDAS

Luísa Genes[1]
Mauro Galetti[2,3]
Alexandra S. Pires[4]

La imagen muestra un tapir, importante dispersor de semillas reintroducido en el Bosque Atlántico de Río de Janeiro, Brasil. Crédito de fotografía: João Paulo Krajewski.

[1] Department of Biology, Stanford University, Stanford, CA, USA.
[2] Departmento de Biodiversidade, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, SP, Brazil.
[3] Kimberly Green Latin American and Caribbean Center (LACC), Florida International University (FIU), Miami, FL, USA.
[4] Departmento de Ciências Ambientais, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, Brazil.
Mail autores: genes.luisa@gmail.com; mauro.galetti@unesp.br; aspires@ufrrj.br

Resumen

Ante el cambio ambiental global, la restauración de poblaciones animales, y sus funciones ecológicas asociadas, se ha convertido en una de las principales prioridades y desafíos de la conservación. En este capítulo exploramos lo que se ha logrado en la restauración de las funciones ecológicas derivadas de las interacciones entre plantas y animales. Discutimos las vías a través de las cuales la restauración de estas interacciones recupera funciones ecológicas, incluyendo la introducción y reintroducción de animales mediante la «*trophic rewilding*» (la reintroducción de especies para restaurar interacciones tróficas). Utilizamos ejemplos de la literatura para mostrar cómo las translocaciones de conservación han restablecido la regeneración natural de las plantas, el ciclo de nutrientes y el secuestro de carbono. Sugerimos que las funciones mediadas por especies que han estado extintas durante mucho tiempo o por especies con una distinción filogenética más alta tienen menos probabilidades de ser restauradas y que intentar restaurar esas funciones conlleva riesgos más altos. Además, discutimos que ciertos grupos de animales, como los polinizadores y, en particular, los invertebrados, han sido pasados por alto en los programas de translocación. Si se alinea con programas de planificación y de monitoreo sustentados por el conocimiento científico, la *trophic rewilding* puede ser una herramienta útil para restaurar funciones ecológicas.

Introducción

La historia de la modificación y restauración de la naturaleza por parte de los humanos ocurre desde hace siglos. Desde los antiguos griegos hasta los ecólogos modernos, la translocación de animales se ha utilizado ampliamente con fines de caza, agricultura o conservación. Sin embargo, en muchos casos, la introducción intencional —por ejemplo, animales domésticos o plagas— ha causado importantes problemas ambientales, ya que muchas especies, una vez establecidas, se han convertido en especies invasoras (ver capítulo 11). Aunque el creciente uso de translocaciones para la conservación de animales ha sido a menudo motivo de preocupación para algunos ecólogos (Nogués-Bravo et al., 2016), su amplio uso en las últimas décadas para mitigar la defaunación ha permitido el desarrollo del campo de la biología de la reintroducción (Seddon et al., 2007) y, más recientemente, la exploración de los efectos de estas translocaciones en las interacciones y sus funciones ecológicas en los ecosistemas.

El funcionamiento de los ecosistemas se ha convertido en un aspecto importante que debe ser considerado en restauración, ya que las extinciones y extirpaciones de animales debido al cambio global son generalizadas en el Antropoceno (Dirzo et al., 2014) e implican alteraciones en propiedades ecosistémicas a través de vías directas e indirectas (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2012). Las poblaciones de vida silvestre se encuentran especialmente amenazadas por efectos antropogénicos, como el cambio en el uso de la tierra, la cacería y las invasiones biológicas (Young et al., 2016), ya que tales agentes dan lugar a cambios en las interacciones entre plantas y animales (Fricke & Svenning, 2020). Debido a que las interacciones planta-animal regulan funciones ecológicas como el ciclo de nutrientes, la descomposición y la regeneración de las plantas (ver capítulo 5), los cambios en estas interacciones afectan el funcionamiento de los ecosistemas. Por ejemplo, la extinción de los mamíferos y aves dispersoras de semillas ha originado un aumento en la limitación de dispersores (Peres et al., 2016; Rogers et al., 2017), una disminución en el reclutamiento de plantas (Kurten, 2013) y cambios en las trayectorias evolutivas de las especies de plantas (Galetti et al., 2013; Emer et al., 2019). Esta reducción en las tasas de reclutamiento de las plantas tiene el efecto de impedir el seguimiento exitoso del cambio climático futuro (Fricke et al., 2022b; Sales et al., 2022). Los resultados de las interacciones entre plantas y animales se proyectan desde los organismos hasta la biósfera. Cuando un ave se alimenta de un fruto, dos especies se afectan mutuamente de muchas maneras, desde el intercambio de microbios contenidos en la pulpa del fruto y el intestino del ave, todo lo cual puede facilitar la selección de genotipos específicos involucrados en la morfología de las semillas, mejorar su germinación o, incluso, afectar la abundancia de plantas que almacenan más carbono.

En la actualidad, existe un amplio conocimiento sobre los efectos de la pérdida de animales en las funciones ecológicas (Bello et al., 2015; Gardner et al., 2019; Bogoni et al., 2020). Sin embargo, dada la necesidad crítica de revertir estas tendencias, ha habido un reciente interés en restaurar las especies, sus interacciones planta-animal y sus funciones ecológicas (Polak & Saltz, 2011; Correia et al., 2017; Sobral-Souza et al., 2017; Zamboni et al., 2017; Landim et al., 2022). Nuevos modelos y herramientas han comenzado a predecir las interacciones entre especies y cómo restaurar las funciones ecológicas que se han perdido (Genes et al., 2017; Harvey et al., 2017; Pires, 2017), ya que los científicos se enfrentan a la urgente necesidad de recuperar especies y funciones.

La Organización de las Naciones Unidas ha reconocido la necesidad de restaurar los ecosistemas para mantener la biodiversidad y sostenibilidad, declarando el periodo 2020-2030 como el Decenio de las Naciones Unidas sobre la Restauración de los Ecosistemas, con el objetivo de detener una mayor degradación y acelerar los esfuerzos mundiales de restauración existentes a fin de alcanzar los objetivos establecidos por los acuerdos internacionales. Sin embargo, la restauración se ha centrado históricamente en el hábitat y el paisaje (McAlpine et al., 2016), que tienden a ser las contrapartes vegetales de las interacciones planta-animal y sus funciones. Por lo general, la restauración se ha basado en un enfoque de «restaurarlo y volverán», suponiendo que, si se recupera el hábitat, las especies animales van a volver. Sin embargo, esta suposición no es realista dado el nivel actual de defaunación y fragmentación de muchos ecosistemas terrestres. Por lo tanto, se requiere un enfoque más activo para recuperar las comunidades animales e insertarlas en los programas de restauración.

La recuperación trófica se considera una estrategia de restauración, cuyo objetivo es restaurar las interacciones tróficas y sus procesos asociados a través de la recuperación de poblaciones de animales mediante la reintroducción de especies que se han extinguido localmente o bien que han sufrido una extinción global como resultado de reemplazos ecológicos (Oliveira-Santos & Fernández, 2010; Svenning et al., 2016). La reintroducción de animales se ha utilizado como estrategia de conservación desde principios de 1900, y es usada con más frecuencia desde la década de 1980 (Seddon et al., 2007). Sin embargo, hasta hace poco, se la utilizaba principalmente como un medio para conservar especies amenazadas y sacarlas del peligro de extinción (Seddon et al., 2014). Más recientemente, las reintroducciones de animales y las recuperaciones tróficas se han utilizado para ayudar a la restauración de los ecosistemas (Fernández et al., 2017), ya que pueden restaurar simultáneamente las interacciones y crear nuevas interacciones, proporcionando múltiples beneficios de conservación (Watson & Watson, 2015).

Las funciones ecológicas mediadas por interacciones planta-animal pueden restaurarse a través de la reconexión de interacciones o mediante la creación de nuevas interacciones utilizando especies sustitutas que den lugar a funciones similares. La reconexión de interacciones se produce cuando se recuperan poblaciones de animales, ya sea de forma natural o asistidas con translocaciones de conservación. Por otro lado, se pueden establecer nuevas

interacciones cuando nuevas especies animales colonizan y reemplazan especies extirpadas (Vizentin-Bugoni et al., 2019), o cuando se utilizan especies sustitutas ecológicas en translocaciones de conservación (Hansen et al., 2010). En este capítulo exploramos los logros obtenidos en la restauración de las funciones ecológicas luego de introducir o reintroducir vertebrados que desempeñan un papel importante en las interacciones planta-animal. Específicamente, tomamos ejemplos de la literatura para explorar cómo las translocaciones de conservación han restaurado la regeneración natural de las plantas, el ciclo de nutrientes y el secuestro de carbono. Además, proporcionamos una perspectiva de preguntas abiertas sobre la restauración de funciones ecológicas mediadas por interacciones planta-animal

1. Restaurando funciones ecológicas a través de la resilvestración

A lo largo de este capítulo, utilizaremos conceptos de conservación y restauración que pueden no ser comunes en la literatura de interacciones planta-animal. Esos conceptos son los ingredientes básicos de la gestión de la restauración de las funciones ecológicas. Las translocaciones de animales para la conservación —aquí se usan indistintamente con translocaciones de animales— son el movimiento intencional de animales de un sitio para ser liberados en otro sitio, con el propósito de conservar su población, especie o ecosistema —no solo para el bienestar animal—. Es el concepto general de otros componentes importantes, ya que consiste en el refuerzo de la población, en la reintroducción de una especie a su área de distribución nativa o en reemplazos ecológicos a partir de especies no nativas. La reintroducción significa trasladar y liberar intencionalmente animales a un sitio que es parte de su área de distribución nativa, pero donde se han extinguido localmente. Su objetivo es restablecer una población. El reemplazo ecológico es el movimiento intencional y la liberación de animales fuera de su área de distribución nativa para realizar una función ecológica que se había perdido a través de la extinción de la especie que la efectuaba. Por lo general, incluye especies que no son nativas, pero que están estrechamente relacionadas con especies extintas. La resilvestración trófica (aquí se usa indistintamente con resilvestración) es el uso de translocaciones de conservación animal, definidas en sentido amplio, para recuperar las interacciones tróficas y sus funciones ecológicas asociadas. En las siguientes subsecciones, abordaremos cómo estas estrategias de conservación han restaurado las siguientes funciones ecológicas: la regeneración natural de las plantas, la descomposición, el ciclo de nutrientes y el secuestro de carbono.

1.1 Restaurando la regeneración natural de plantas

La regeneración natural de las plantas depende de las interacciones planta-animal, como la polinización, la dispersión de semillas, la depredación de semillas y la herbivoría (Fig. 1). La restauración de la polinización puede considerarse el primer paso en la regeneración natural, siendo fundamental para la construcción de ecosistemas autosuficientes, ya que alrededor del 87% de todas las plantas con flores son polinizadas por animales (Ollerton et al., 2011). Aunque es relativamente común que los estudios de restauración de hábitats evalúen la recuperación de las poblaciones de polinizadores y sus servicios de polinización (Genes & Dirzo, 2022), los estudios que consideran a los polinizadores vertebrados en restauración son raros, y los estudios que evalúan las reintroducciones de polinizadores vertebrados, hasta donde tenemos conocimiento, son inexistentes (Fig. 1). Por lo tanto, la mayoría de los estudios que evalúan la restauración de la polinización y sus efectos sobre la regeneración después de las translocaciones de animales lo hacen a través de efectos indirectos. La resilvestración de grandes herbívoros, por ejemplo, puede afectar la polinización y la regeneración natural a través de rutas indirectas: la sustitución ecológica por caballos asilvestrados en Suecia provocó un aumento del pastoreo, lo que dio lugar a una mayor riqueza vegetal y, por tanto, a una mayor cantidad de recursos florales, que por su parte aumentaron las tasas de polinización (Garrido et al., 2019). Aunque el manejo de las abejas es relativamente común en los cultivos (Osterman et al., 2021), la reintroducción de insectos y vertebrados polinizadores podría ser fundamental para las especies de plantas que son estrictamente polinizadas por insectos, aves, reptiles, murciélagos y mamíferos no voladores especializados.

Aunque la dependencia de las plantas por dispersores de semillas es más pronunciada en los ecosistemas tropicales, en los cuales más del 70% de todas las especies de árboles y palmeras dependen de animales para la dispersión de las semillas y el reclutamiento, en general el 50% de todas las angiospermas dependen de animales para su dispersión (Aslan et al., 2013). Un reciente metanálisis mostró que la dispersión de semillas por animales es más frecuente en ecosistemas reconstituidos que en sitios degradados (Genes & Dirzo, 2022). Por lo tanto, es de esperar que la resilvestración trófica mejore la restauración de la función de dispersión de semillas. Una serie de estudios han

demostrado que la reintroducción del agutí (*Dasyprocta leporina*) efectivamente restauró la dispersión de semillas de especies de plantas que no tenían otros medios de dispersión y reclutamiento (Mittelman et al., 2020; Genes et al., 2017). Asimismo, la reintroducción del mono aullador (*Alouatta guariba*) restauró las interacciones planta-animal que podrían conducir a una mayor regeneración natural de algunas especies de plantas, tanto directa como indirectamente, a través de la dispersión secundaria de semillas por parte de escarabajos peloteros (Genes et al., 2019; Landim et al., 2022). Los monos aulladores translocados (*Alouatta palliata mexicana*) también restauraron la regeneración natural en sitios de translocación en México (Serio-Silva et al. 2002) y las guacamayas rojas (*Ara macao cyanoptera*) dispersaron especies nativas con frutos, lo que podría mejorar su regeneración (Amaya-Villarreal et al., 2015). La dispersión de semillas también aumentó después de la resilvestración en el Parque Nacional Gorongosa, en Mozambique. Los sitios reconstituidos en Gorongosa tuvieron más dispersión de semillas por parte de los ungulados que otros sitios vecinos (Correia et al., 2017). Resultados similares se encontraron en ecosistemas desérticos, como el desierto del Néguev, en Israel, donde se reintrodujeron el órix (*Oryx leucoryx*) y el asno salvaje asiático (*Equus hemionus*). La baja sobreposición de la dieta de ambas especies con la de otros ungulados no extirpados tuvo el efecto de aumentar la tasa de regeneración de algunas especies de plantas en comparación con la situación antes de la reintroducción (Polak et al., 2014). Algunos otros ejemplos icónicos de resilvestración que favorecen la regeneración natural de las plantas involucran translocaciones de tortugas gigantes. En Seychelles, las tortugas gigantes de Aldabra (*Aldabrachelys gigantea*), translocadas como análogos ecológicos de tortugas globalmente extintas, dispersaron especies de plantas de frutos grandes, incluidas especies endémicas (Griffiths et al., 2011). En la Isla Española de Galápagos, la translocación de tortugas gigantes (*Chelonoidis hoodensis*) aumentó el reclutamiento de una especie arbórea de cactus *Opuntia* en sitios alejados de *las* plantas progenitoras (Gibbs et al., 2008).

Las interacciones antagónicas entre plantas y animales también son fundamentales para restaurar la función de regeneración natural de las plantas. El daño por herbivoría es fundamental para mantener la diversidad y composición de las plantas en los bosques tropicales a través de fenómenos con densodependencia negativa (Bagchi et al., 2014; Villar et al., 2020) que afectan diferencialmente la mortalidad de las especies vegetales muy abundantes. Así, la resilvestración trófica puede afectar la regeneración de las plantas y aumentar la diversidad de plantas en áreas donde se han perdido herbívoros o donde la abundancia de herbívoros ha sido modificada por la presión antropogénica. Por ejemplo, la herbivoría promovida a través de la resilvestración trófica en el Parque Nacional de Gorongosa (Mozambique) controló la abundancia de una especie arbustiva invasora (Guyton et al., 2020). La herbivoría también puede restaurarse indirectamente mediante la reintroducción de especies depredadoras que controlan las poblaciones de herbívoros. Un ejemplo icónico es la reintroducción de lobos (*Canis lupus*) en el Parque Nacional de Yellowstone (EE. UU.). Después de la extirpación de los lobos, la población de alces (*Cervus canadensis*) aumentó y su presión por herbivoría suprimió el reclutamiento de álamos. Con la reintroducción del lobo, la herbivoría por alces disminuyó, lo que restableció la regeneración natural de los álamos (Painter et al., 2018). No obstante lo anterior, se descubrió que la forma en que la resilvestración trófica afecta a las interacciones entre plantas y herbívoros —y su efecto en la regeneración natural— depende en gran medida del contexto, por lo que se necesitan más estudios que permitan analizar este fenómeno (Genes & Dirzo, 2022).

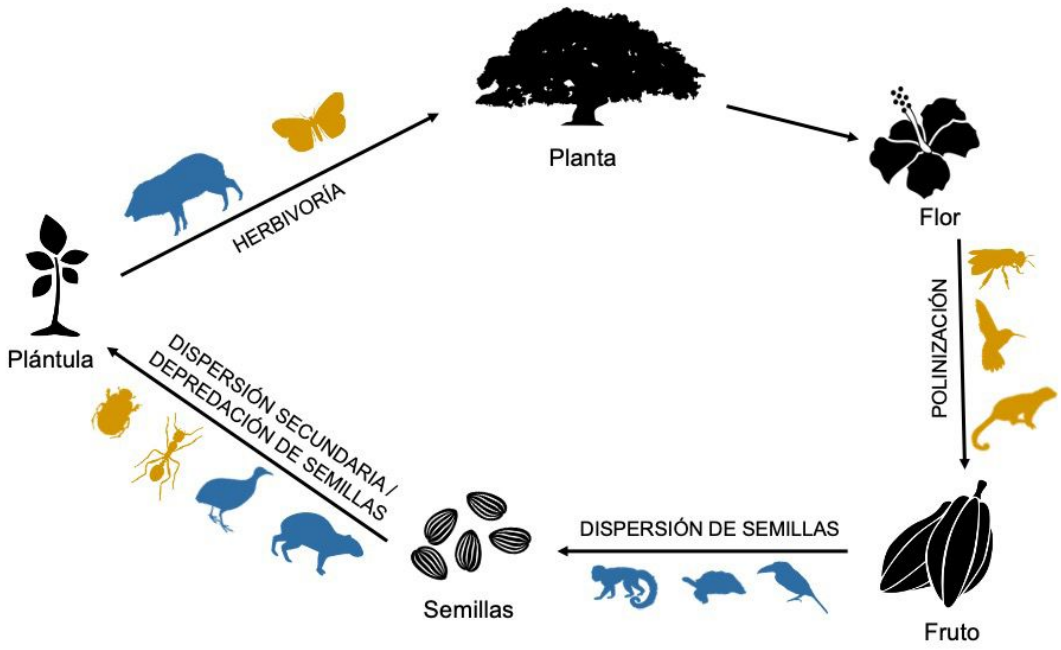


Figura 1. El papel de las translocaciones de conservación animal en la restauración de la función ecológica mediada por las interacciones planta-animal. Los taxones animales que participan en interacciones que promueven la polinización, la dispersión de semillas, la dispersión secundaria de semillas, la depredación de semillas y la herbivoría están representadas por íconos animales. Los colores representan taxones que se han usado más frecuentemente en translocaciones (azul) y taxones que tienen pocas o ninguna translocación estudiada todavía (amarillo). La reintroducción de polinizadores es un vacío importante para recuperar los ciclos de regeneración.

La depredación de semillas por parte de vertebrados e invertebrados puede dificultar la regeneración natural en áreas que se están restaurando, dependiendo de la abundancia de los depredadores de semillas. Por ejemplo, la gran abundancia de roedores en los sitios de regeneración natural en el Parque Nacional de Kibale (Uganda) dio lugar a un bajo reclutamiento de plantas (Chapman & Chapman, 1999). Aunque algunas especies depredadoras de semillas pueden ser adecuadas para las primeras etapas de la resilvestración trófica (Galetti et al., 2017), la restauración de la depredación de semillas a través de la reintroducción de animales podría ser más riesgosa en sitios que se encuentran en etapas tempranas de regeneración natural. Por el contrario, la depredación de semillas pequeñas por parte de roedores podría favorecer el establecimiento de plántulas de plantas de sucesión tardía con semillas más grandes en lugares que se encuentran en etapas más avanzadas de regeneración natural.

1.2 Restauración de la descomposición, ciclo de nutrientes y secuestro de carbono

Las interacciones planta-animal son fundamentales para regular la descomposición y el ciclo de los nutrientes, por lo que su pérdida o recuperación afecta a estas funciones ecosistémicas. Los animales influyen en los procesos biogeoquímicos a través de interacciones directas (de alimentación o pisoteo) o indirectas (interacciones depredador-herbívoro). Los herbívoros afectan el carbono al remover biomasa vegetal y liberarla en el suelo a través de la defecación (Schmitz et al., 2014; Villar et al., 2020). Además, al alimentarse de especies de plantas con diferente densidad de carbono y biomasa vegetal, los animales herbívoros afectan de distinta manera el almacenamiento de carbono (Schmitz et al., 2018). Los dispersores de semillas también afectan el almacenamiento de carbono de manera diferente entre ellos a través de mecanismos regulados por la coincidencia de rasgos. En los bosques neotropicales, las especies de plantas de semillas grandes tienen una mayor densidad de madera, lo que se correlaciona con el potencial de almacenamiento de carbono (Bello et al., 2015). Las especies de semillas grandes solo pueden ser consumidas por frugívoros de gran tamaño corporal, por lo que la extinción local de tales animales causa disminuciones dramáticas en las reservas potenciales de carbono a través de cambios proyectados en la composición de la comunidad vegetal (Bello et al., 2015; Peres et al., 2016). Además, los herbívoros de gran tamaño pueden afectar indirectamente el almacenamiento de carbono a través del pisoteo, ya que la compactación del suelo modifica su temperatura al cambiar la retención de carbono (Schmitz et al., 2018). De igual manera, las reintroducciones de mamíferos podrían afectar indirectamente el ciclo de nutrientes al aumentar la atracción y abundancia de escarabajos peloteros (Landim et al., 2022).

La alta pérdida de biodiversidad puede provocar cambios en la productividad y la descomposición de las plantas, algo similar a lo ocasionado por el cambio climático (Cardinale et al. 2012). La disminución de los herbívoros superabundantes ha originado cambios sustanciales en el almacenamiento de carbono, aunque su impacto ha sido variable en órdenes de magnitud en distintos lugares del planeta. Por ejemplo, en el Serengeti, la población de ñus disminuyó de 1,2 millones a 300.000 individuos (Holdo et al., 2009), lo que provocó una disminución drástica del pastoreo y, consecuentemente, una intensificación de los incendios forestales, que aumentaron las emisiones de CO_2 (Holdo et al., 2009). Como respuesta, una práctica de conservación exitosa ayudó a recuperar la población de ñus, que también recuperó la captura de CO_2 en los bosques de sabana del Serengeti (Schmitz et al., 2014). Aun así, la restauración

exitosa de la función ecológica a través de la resilvestración trófica es incierta, ya que muchas de estas retroalimentaciones de los ecosistemas dependen de la densidad y pueden diferir en respuesta a los cambios ambientales. Por ejemplo, el hipopótamo (*Hippopotamus amphibius*) moldea la química y ecología de las comunidades de las cuencas hidrográficas. Sin embargo, estos animales están presentes en alta densidad en las cuencas hidrográficas debido a los cambios hidrológicos antropogénicos conducentes a una disminución del flujo de agua y consecuente sequía. Los hipopótamos son megaherbívoros, es decir, consumen una gran cantidad de vegetación durante la noche, y defecan y descansan bajo el agua durante el día. Los cambios en las cuencas hidrográficas sumados a las altas densidades de hipopótamos pisoteando y defecando bajo el agua, promueven la eutrofización, con lo cual disminuye la diversidad de peces e insectos (Stears et al., 2018).

La resilvestración trófica con grandes herbívoros, como el tapir frugívoro de tierras bajas (*Tapirus terrestris*), una especie vulnerable que se ha extinguido localmente en la mayoría de los fragmentos de bosque dentro de la mata atlántica brasileña (Bogoni et al., 2018), podría contribuir a restaurar el ciclo de nutrientes a través de sus interacciones tróficas. Villar et al. (2020) encontraron que una especie clave de palma dentro del bioma estructura afecta directa e indirectamente la disponibilidad de nitrógeno mediante el consumo de grandes herbívoros. Dada la rareza actual de estos animales en tales ecosistemas, la resilvestración trófica es necesaria para restaurar dichos procesos.

2. Factores que afectan la probabilidad de restaurar las funciones ecológicas

A pesar de los esfuerzos efectivos de conservación, es poco probable que en un lugar dado se restauren todas las interacciones perdidas entre plantas y animales, y sus funciones asociadas. Algunas interacciones pareadas son imposibles de restaurar porque las especies animales o vegetales involucradas se han extinguido globalmente. Incluso, cuando las especies no se han extinguido globalmente, diferentes factores pueden influir en la probabilidad de restaurar una interacción, y en la probabilidad de que esta interacción se traduzca en una función restaurada (Fig. 2).

Las funciones mediadas por especies con alta distintividad evolutiva —que pertenecen a linajes únicos y tienen pocas especies filogenéticamente emparentadas en el presente— tienen menos probabilidades de ser restauradas, ya que realizan interacciones evolutivamente únicas (Emer et al. 2019). Las especies con alta distintividad evolutiva exhiben rasgos especializados y

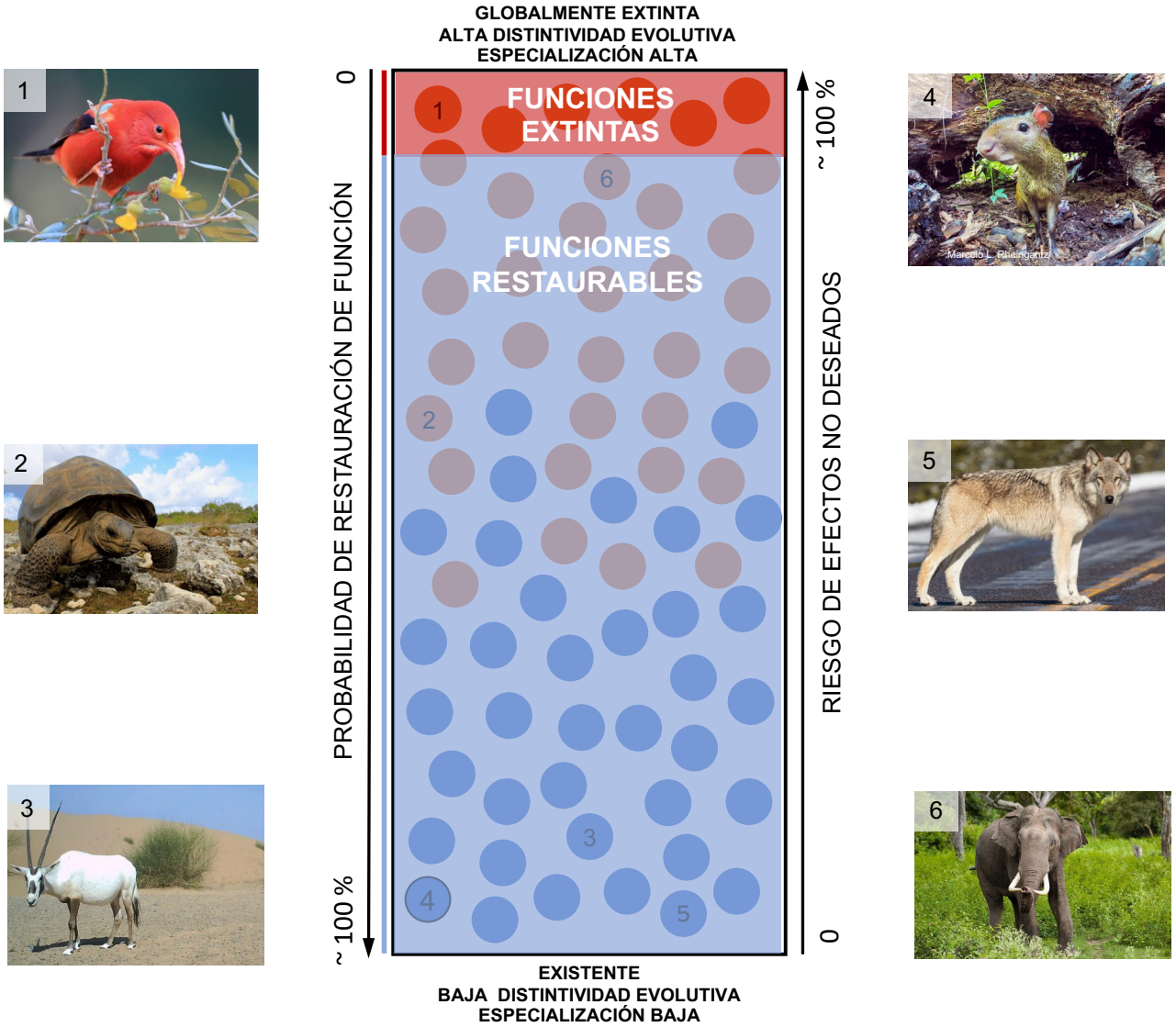


Figura 2. Modelo conceptual sobre la probabilidad de restauración de funciones ecológicas y sus riesgos asociados. (1) El hihi representa a los polinizadores especializados hawaianos cuya extinción causó potencialmente la extinción de 31 especies de plantas debido a su función irremplazable. (2) Aunque las tortugas gigantes *Cylindraspis* se han extinguido en todo el mundo, su función ha sido parcialmente sustituida por la introducción de una especie ecológicamente análoga (*Aldabrachelys gigantea*). (3) El órix (*Oryx leucoryx*) se había extinguido localmente en el desierto del Néguev, y su reintroducción restauró efectivamente las interacciones y la función de dispersión de semillas. (4) También la reintroducción del agutí de joroba roja (*Dasyprocta leporina*), localmente extinto, restauró las interacciones entre los agutíes y las plantas. (5) La reintroducción del lobo gris (*Canis lupus*), localmente extinto en Yellowstone, restauró las interacciones planta-animal indirectamente a través del control arriba-abajo de la población de herbívoros. (6) La introducción experimental del elefante asiático (*Elephas maximus*) para reemplazar las funciones de los elefantes de colmillos rectos globalmente extintos en Eskebjerg Vesterlyng, Dinamarca.

por ende suelen ser más especializadas en sus interacciones, lo que significa que interactúan con plantas que, a su vez, tienen menos interactuantes, siendo por ello menos redundantes (Pigot et al., 2016). Por lo tanto, es más probable que las interacciones entre plantas con animales con alta distintividad evolutiva sean funcionalmente irremplazables. Por ejemplo, 30 de las 50 especies de mieleros hawaianos (Fringillidae: Carduelinae) están ahora clasificadas como extintas, probablemente debido al cambio en el uso de la tierra, la caza y las enfermedades introducidas, como la malaria aviar (Ricklefs, 2017). Tras la extinción de estas especies, 31 especies de plantas de la familia Campanulaceae se han extinguido, presumiblemente debido a falta de polinización (Cox & Elmqvist, 2000). Se ha demostrado que los impactos antropogénicos, como el cambio en el uso de la tierra, que conduce a la pérdida de la cobertura forestal y conectividad del paisaje, disminuyen la diversidad filogenética de las aves y la distintividad evolutiva de las interacciones de dispersión de semillas en el bosque atlántico brasileño (Monteiro et al., 2022). Por lo tanto, es probable que las interacciones evolutivamente singulares se estén perdiendo rápidamente, lo cual es preocupante dado que pueden ser más difíciles o imposibles de restaurar.

El anidamiento y la asimetría se encuentran entre las propiedades más prevalentes y conocidas de las redes de interacción mutualista. Las especies especialistas tienden a interactuar con un subconjunto de las especies con las que interactúan los generalistas (anidamiento), y las especialistas tienden a interactuar más con las especies generalistas (asimetría) (Bascompte et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2007). Estos patrones originan una alta redundancia, por lo tanto, se esperaría que las interacciones y funciones se mantuvieran a través de rutas alternativas, incluso si parte de las especies dentro de una red se extinguen. Dado que las redes de interacción poseen una robustez relativamente alta a las extinciones de especies debido a su redundancia, anidamiento y asimetría, ¿por qué pensar que las funciones mediadas por especies animales especializadas son difíciles de restaurar? En primer lugar, las especies especializadas pueden tener más probabilidades de extinguirse debido a su menor abundancia (Ashworth et al., 2004; Stang et al., 2007). En segundo lugar, aunque las interacciones entre especialistas son raras, pues estas especies interactúan principalmente con especies de plantas generalistas que a su vez interactúan con otras especies, también las especialistas pueden interactuar con especies de plantas con menos especies interactuantes. En tercer lugar, hay excepciones para la propiedad de anidamiento de redes mutualistas cuando las redes son pequeñas y pobres en especies (Guimarães et al., 2006). Es posible que estos patrones no se mantengan en áreas que han sido previamente sometidas a una alta defaunación, que generalmente son las

áreas objetivo de restauración y resilvestración. En cuarto lugar, la especialización topológica suele asociarse a especialización morfológica o conductual. Por ejemplo, las especies de colibríes dentro de clados que se caracterizan por tener picos largos visitan flores con corolas más largas (p. ej., Dalsgaard et al., 2021). Pero más importante que ello es que, aun cuando la redundancia en las redes ecológicas puede evitar que las especies de plantas pierdan por completo a sus animales interactuantes si alguno de ellos se extingue, hay una diferencia significativa entre mantener/restaurar las interacciones y mantener/restaurar las funciones. Por ejemplo, aunque la dispersión de semillas de una planta de semillas grandes puede restaurarse mediante la reintroducción de roedores acumuladores de semillas de tamaño pequeño, es poco probable que estos animales reemplacen la función de dispersión de semillas a larga distancia que pudo haberse perdido cuando se extinguieron los dispersores más grandes (Pires et al., 2018). Por otro lado, interacciones menos especializadas tienen una mayor probabilidad de ser recuperadas a través del establecimiento de nuevas interacciones. Por ejemplo, la enredadera hawaiana (*Freycinetia arborea*) solía ser polinizada por especies de aves que ya se han extinguido, como el cuervo hawaiano (*Corvus tropicus*) entre otras. A pesar de que las interacciones particulares entre la enredadera y las especies de aves se han perdido para siempre, la función de polinización fue recuperada por el establecimiento de una nueva interacción, entre la enredadera y una especie de ave introducida, el ojo blanco (*Zosterops japonica*) (Cox & Elmqvist, 2000).

El estado de conservación de las especies animales es fundamental para determinar la probabilidad de restauración de la interacción, siendo las interacciones entre especies extintas globalmente las que tienen menor probabilidad de ser restauradas, seguidas de las especies amenazadas y más raras, y finalmente de las especies comunes y abundantes (Fig. 2). Por ejemplo, las especies frutales que tienen rasgos morfológicos que se ajustan a dispersores de megafauna extintos (frutos de megafauna; frutos de 4 a 10 cm de diámetro con hasta cinco semillas grandes o > 10 cm de diámetro con muchas semillas pequeñas) pueden representar hasta el 30% de las especies de plantas leñosas en sitios como los humedales del Pantanal en Brasil (Guimarães et al., 2008). Sin embargo, la mayoría de las especies de plantas dispersadas por megafauna no se han extinguido luego de la extinción de la megafauna, ya que su especialización con los dispersores no es lo suficientemente estrecha como para que otros animales no puedan interactuar con ellas. Esto es así, aunque el dispersor remanente sea funcionalmente diferente, probablemente moviendo menos semillas y a distancias más cortas. En otras palabras, en áreas como América del Sur, donde todas las especies de frugívoros de la megafauna se han extinguido globalmente durante el Pleistoceno-Holoceno,

la dispersión puede haberse mantenido, aunque algunas interacciones y su funcionalidad sean imposibles de restaurar. La restauración de funciones es más probable que resulte de la reintroducción de especies localmente extintas que aún son abundantes a nivel regional, como el mono aullador marrón (Genes et al., 2019; Landim et al., 2022).

Adicionalmente, la probabilidad de restaurar una función ecológica es inversamente proporcional al riesgo que conlleva la translocación de una especie a la comunidad ecológica. En otras palabras, intentar reemplazar una función que se ha perdido debido a la extinción global de una especie implica los riesgos asociados a liberar una especie no nativa que puede no interactuar con el subconjunto esperado de especies locales y llegar a convertirse en una especie invasora.

3. Monitoreo de la restauración de la función ecológica

El monitoreo de la restauración de funciones ecológicas podría emplearse como un conjunto de herramientas para evaluar la efectividad de estrategias de conservación, como la resilvestración trófica. Esto es fundamental, ya que las reintroducciones de animales pueden tener efectos ecológicos perjudiciales dependiendo de las condiciones ambientales, la fuente animal, y otros factores. Se ha sugerido que las tasas de remoción de semillas podrían ser un indicador preciso de los niveles de perturbación antropogénica en los bosques tropicales, donde una menor remoción indicaría un mayor grado de perturbación (Boissier et al., 2014). Del mismo modo, la remoción de semillas podría emplearse como un indicador rápido de la restauración de la función ecológica después de la resilvestración trófica.

El monitoreo de las interacciones es metodológicamente desafiante, específico del taxón y difícil de evaluar en cuanto a completitud (Jordano, 2016b). Las interacciones cambian en el espacio y el tiempo y pueden ser contexto-dependientes lo que hace difícil evaluar su éxito mediante comparaciones de funcionalidad entre un ecosistema renaturalizado y uno natural no degradado. Además, el monitoreo de los ecosistemas en recuperación es un desafío debido a la naturaleza compleja de las funciones ecológicas, que requieren estudios con grandes escalas temporales y espaciales para capturar los cambios en toda la comunidad, como es el caso de los estudios de reintroducción del lobo de Yellowstone (p. ej., Runyon et al., 2014; Painter et al., 2018). Además, de la misma manera que la pérdida de interacciones puede desacoplarse, y ocurrir más rápido que la pérdida de especies, la restauración de la función ecológica puede llevar más tiempo que la simple restauración

de la interacción. Suponiendo que la restauración de la función ecológica conduzca a un aumento de la diversidad, el seguimiento podría centrarse en la diversidad de taxones específicos que se espera que se vean afectados por la translocación animal.

4. Lagunas, conclusión y camino a seguir

La resilvestración se ha usado ampliamente para restaurar ecosistemas en todo el mundo. Desde llevar de vuelta los lobos de Tasmania a Australia continental después de 3.000 años de ausencia, o a los agutíes al Parque Nacional de Tijuca en Río después de décadas de extirpación, la reintroducción de especies *per se* implica muchos riesgos, pero el mayor de ellos es mantener los ecosistemas no funcionales. La ciencia de la ecología de la restauración ya ha acumulado suficiente información para proporcionar una guía a las iniciativas de resilvestración, pero necesitamos un cambio desde un enfoque taxonómico a una perspectiva funcional que abarque el papel de los animales en la restauración y el mantenimiento de los ecosistemas naturales. Ayudar a la restauración de las funciones ecológicas a través de translocaciones de animales garantiza la autosostenibilidad a largo plazo de los paisajes restaurados, si es que ellos son protegidos de una mayor degradación. Las funciones proporcionadas por los animales reintroducidos pueden concebirse como una alternativa a la gestión continua del paisaje, tal como la plantación de especies de plantas que perdieron sus dispersores de semillas, la polinización manual de plantas que carecen de polinizadores y el control manual de especies de plantas sobreabundantes que carecen de herbívoros. Las reintroducciones de animales pueden proporcionar todos estos servicios a largo plazo, posiblemente a través de un costo más asequible y con el beneficio adicional de restaurar paisajes más adaptables.

No obstante, existen problemas y simplificaciones frecuentes en las translocaciones de animales para restaurar las funciones ecológicas. Una de ellas es el supuesto de que, si las especies blanco se translocan o se recolonizan de forma natural, las interacciones entre especies y las funciones ecológicas se restablecerán a los mismos niveles ecológicos y evolutivos del pasado. Sin embargo, hay casos en que la reintroducción de especies no condujo a la restauración efectiva de la función ecológica. La paloma rosada (*Nesoenas mayeri*) ha sido reintroducida en Mauricio después de su extinción casi global en la década de 1970 (Swinnerton et al., 2004). Aunque en la actualidad hay más de 538 individuos en estado silvestre (Fundación de Vida Silvestre de Mauricio 2022), los animales siguen dependiendo de alimentación suplementaria para sobrevivir, por lo que se han establecido en zonas cercanas a los

comederos suplementarios, lo cual significa que no están desempeñando el papel ecológico esperado en cuanto a dispersión de semillas (Edmunds et al., 2008; Florens, 2013). Otro supuesto relacionado es que las interacciones entre especies son estáticas en el tiempo y el espacio, ignorando las interacciones pasadas y nuevas, lo que afecta directamente al primer supuesto.

A pesar de su gran importancia ecológica, ciertos grupos de animales han sido menos objeto de programas de translocación. Podría decirse que este sesgo ha afectado más a los polinizadores que a los grupos que participan en otras funciones, aunque en general las reintroducciones de invertebrados siguen siendo raras. Teniendo en cuenta la rápida disminución de las poblaciones de insectos (Wagner et al., 2021), se espera que la mitigación de las amenazas relacionadas con los invertebrados junto con la reintroducción de insectos sea más común.

La resilvestración otorga un papel más proactivo a la ecología en nuestra sociedad. Durante mucho tiempo, los ecólogos han acumulado información sobre la distribución de las especies, las tendencias de las poblaciones, la historia natural y las causas del declive. Toda esta información nos ayuda a dilucidar cómo funciona la naturaleza, pero se trata de una mera ciencia orientada al diagnóstico. Si los médicos usaran el mismo enfoque, la mayoría de nosotros ya estaríamos muertos. Por lo tanto, la resilvestración aliada a la ciencia de la restauración es necesaria para resolver no solo los problemas ecológicos, sino también los problemas de la sociedad.

Agradecimientos

LG agradece financiamiento de Gabilan Stanford Graduate Fellowship; AP agradece financiamiento de CNPq y FAPERJ, y MG agradece una beca de CNPq.

CAPÍTULO

11



IMPORTANCIA DE LAS INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL EN LAS INVASIONES BIOLÓGICAS

Anna Traveset[1] *

Marina P. Arbetman[2]

Sandra Hervías-Parejo[1]

Carolina L. Morales[2]

Raquel Muñoz-Gallego[1]

Agustín Sáez[2]

Marcelo A. Aizen[2]

La imagen muestra la floración de la planta invasora escoba escocesa (*Cytisus scoparius*) expandiéndose por el lecho de un río seco cerca del lago Nahuel Huapi, en el noroeste de la Patagonia Argentina. Crédito de la fotografía: Carolina Laura.

[1] Laboratorio de Ecología Terrestre, Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, CSIC-Universidad de Islas Baleares. C/ Miquel Marqués 21 07190-Esporles, Mallorca, España.

[2] Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina

* Autora de correspondencia. Email: atraveset@csic.es

Resumen

Las interacciones bióticas son claves para entender las causas y consecuencias de las invasiones biológicas. Este capítulo está centrado específicamente en evaluar cómo las interacciones planta-animal, tanto positivas como negativas, facilitan o impiden la expansión de especies no-nativas introducidas en una región y cómo modulan los impactos de dichas invasiones sobre la biota nativa. Para entender la ocurrencia o no de invasiones biológicas, las hipótesis más clásicas basadas en interacciones antagonistas han dado lugar a hipótesis basadas en la facilitación como factores clave en la colonización y expansión de especies no-nativas, incluidos los mutualismos entres especies no-nativas y entre no-nativas y nativas. Mientras las interacciones mutualistas planta-animal (como la polinización y la dispersión de semillas) pueden promover las invasiones, otras antagónicas (como la herbivoría) pueden limitarlas. A su vez, las especies invasoras pueden ser factores relevantes en la disrupción de interacciones entre especies nativas, impactos que pueden ser potenciados por la perturbación de hábitat y otros factores asociados al cambio global. El manejo de las especies invasoras y el restablecimiento de interacciones entre plantas y animales nativos pueden ser útiles en la restauración ecológica.

Introducción

Para realizar predicciones más realistas sobre los efectos del cambio global —entre los que se incluyen los de las invasiones biológicas—, y elaborar políticas más adecuadas para mitigarlos, necesitamos considerar las interacciones biológicas y no solo las especies de forma individual (ver también Cap. 8). De hecho, las invasiones de especies no-nativas son una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad a nivel global. Por ello, la comprensión de las interacciones que puedan limitarlas, al tiempo que promover la preservación de la biodiversidad, se considera un gran desafío de la sociedad actual (IPBES, 2019).

En el presente capítulo nos centraremos en analizar cómo las interacciones bióticas, positivas o negativas, y concretamente las interacciones planta-animal: (i) facilitan, frenan o impiden la entrada en un ecosistema de nuevas especies (especialmente las no-nativas invasoras, tanto de animales como de plantas) y (ii) modulan los impactos de esas invasiones sobre la biodiversidad.

Gracias al estudio de la biología de las invasiones, la comunidad científica ha ganado conocimiento sobre diferentes áreas biogeográficas y ecosistemas, y ha podido poner a prueba un amplio espectro de hipótesis ecológicas, además de formular otras nuevas (Sax et al., 2007; Wandrag & Catford, 2020).

De hecho, la introducción de especies no-nativas en una gran diversidad de hábitats permite evaluar hasta qué punto, y mediante qué mecanismos, sus efectos pueden influenciar la estructura de la comunidad, no solo a escalas espaciales pequeñas, sino también a escalas más grandes (desde paisajes hasta regiones y biomas). Las invasiones biológicas también brindan oportunidades únicas para estudiar y comprender procesos ecológicos relevantes en el mantenimiento de la biodiversidad, y para cuantificar sus cambios a lo largo del tiempo. La consideración de las interacciones bióticas en la biología de las invasiones también ha facilitado una mejor comprensión tanto de los mecanismos que permiten a las especies no-nativas integrarse en las comunidades receptoras como de los efectos en el funcionamiento de las comunidades invadidas que tales interacciones tienen durante el proceso de invasión (Hui & Richardson, 2017).

Las invasiones de especies no-nativas se han acelerado durante el Antropoceno gracias al cruce de barreras geográficas que facilitan los distintos medios de transporte (Richardson et al., 2000) como a distintas perturbaciones de origen antrópico (p. ej., deforestación, introducción de ganado, etc.) que favorecen los procesos de naturalización e invasión. Existe abundante información sobre el papel que juegan los humanos en el proceso de desencadenar, mediar y sostener invasiones biológicas, para el caso tanto de las plantas (Zimmermann et al., 2014) como de los animales (Spear et al., 2013). Aquí, por tanto, nos centraremos en las interacciones entre las especies no-nativas y otros organismos no-humanos.

1. Hipótesis de cómo las interacciones (positivas y negativas) pueden influir en las invasiones biológicas

De las cerca de 30 hipótesis más importantes que se han propuesto en ecología de las invasiones (Catford et al., 2009; Jeschke & Heger, 2018), más de la mitad invoca las interacciones entre especies, ya sean antagónicas o mutualistas, como facilitadoras o inhibidoras de las invasiones. Entre las interacciones antagónicas, la mayoría de las hipótesis se refieren a las relaciones de competencia mientras que otras apelan a especies «enemigas» (herbívoros o patógenos) (ver Fig. 1.2 en capítulo 1 en Traveset & Richardson, 2020). Tan solo una minoría contempla las relaciones de facilitación o de mutualismo, concretamente la hipótesis del Colapso de Invasión (*Invasional Meltdown*) (Simberloff & von Holle, 1999), la de Mutualismo/Facilitación (Richardson et al., 2000), la de los *Mutualismos perdidos* (Alpert, 2006; Mitchell et al., 2006) o la de los *Mutualismos mejorados* (Reinhart & Callaway, 2006).

Una de las hipótesis más frecuentemente testadas es la llamada *Darwin naturalization hypothesis* (DNH), según la cual las especies no-nativas tienen una probabilidad mayor de establecerse y extenderse en áreas donde encuentran menos parientes evolutivos cercanos (Darwin, 1859). Esta hipótesis asume que las interacciones entre especies son principalmente negativas, y su justificación radica en que la competencia por los recursos y/o la incidencia de los herbívoros y/o patógenos es mayor entre especies emparentadas (Daehler, 2001). Muchos estudios han confirmado esta hipótesis, aunque un número también considerable la ha rechazado. Las inconsistencias en los resultados se han atribuido a las diferentes escalas espaciales y filogenéticas (Thuiller et al., 2010). Así, lo esperado según la DNH ocurriría más frecuentemente a pequeñas escalas, mientras que a escalas más grandes se espera lo contrario, o sea, que las especies no-nativas tengan mayores probabilidades de establecerse en áreas donde la similitud de caracteres con especies emparentadas les permite estar pre-adaptadas al nuevo ambiente (Alpert. 2006; Catford et al., 2009). De hecho, Cadotte et al. (2018) sugieren que muchos estudios que apoyan la DNH han usado escalas espaciales y temporales inapropiadas, no han considerado diferentes etapas de la invasión o han utilizado métodos analíticos y métricos no adecuados, y por dichas razones proporcionan pautas para recopilar datos apropiadamente y para poner a prueba hipótesis contrastadas. Así también, las inconsistencias podrían deberse a que las especies no-nativas tienen mayor probabilidad de establecerse en áreas donde encuentran más parientes evolutivos porque interactúan con mutualistas similares, o más parecidos, que con especies más distantes.

Un siglo más tarde a la hipótesis de Darwin, Elton (1958) postuló la Hipótesis de la Resistencia Biótica, según la cual los ecosistemas con alta biodiversidad deberían ser más resistentes a la invasión que los ecosistemas con baja diversidad. Esto se debe a que las especies invasoras no están adaptadas para hacer frente a los competidores nativos ni pueden defenderse de los herbívoros o patógenos en sus nuevos rangos. La comunidad receptora ejerce así una resistencia contra las especies no-nativas invasoras, limitando su colonización, naturalización y persistencia. Aunque existe mucho apoyo para esta hipótesis (Levine et al., 2004), aún son necesarios más estudios que esclarezcan cómo la resistencia biótica interactúa con otros factores, como la presión de propágulos, las interacciones facilitadoras, los niveles de perturbación o el cambio climático. Además, es preciso conocer si la resistencia biótica es una fuerza más relevante que otros factores para «repeler» las invasiones, si la magnitud de tal resistencia varía geográficamente y si esta resistencia se puede manipular para manejar las invasiones. La preservación de la biodiversidad nativa, sin duda, contribuye a reducir la incidencia y

el alcance de las invasiones (Beaury et al., 2020). Sin embargo, para que la resistencia biótica pueda ser útil en el control de invasiones, debe superar los efectos contrapuestos de las perturbaciones estocásticas a corto plazo (p. ej. apertura de un «gap» en un bosque) y de la presión de entrada de especies no-nativas a largo plazo (p. ej. Parker et al., 2020). Además, la antigua noción de que las zonas tropicales están menos invadidas que las templadas debido a una mayor prevalencia de interacciones entre especies y, por tanto, a una resistencia biótica más fuerte en las primeras, se «tambalea» al considerar el efecto de factores como el tamaño del área de estudio, la productividad, la presión de propágulos, etc. (Parker et al., 2020).

La hipótesis de la Evolución de una Mayor Capacidad Competitiva (*Evolution of Increased Competitive Ability*, EICA) es otra de las que han tenido una gran repercusión en la comunidad científica dedicada a estudiar las invasiones biológicas. Formulada por primera vez por Blossey & Nötzgold (1995), establece que la liberación o reducción de los efectos negativos inducidos por los enemigos especialistas —los cuales limitan las poblaciones en su rango de distribución nativo— permite a la especie no-nativa asignar los recursos y mejorar su capacidad competitiva cuando llega a un hábitat donde esos enemigos están ausentes, por tanto, creciendo y reproduciéndose a tasas más altas que las nativas. Más tarde, esta hipótesis fue incluida dentro de la más amplia Teoría o Hipótesis de la Liberación de Enemigos (*Enemy Release Hypothesis*, ERH) (Colautti et al., 2004), la cual postula también que los nuevos enemigos adquiridos en el rango no-nativo son más propensos a ser generalistas y, por tanto, afectan negativamente también a los competidores nativos. En las últimas dos décadas, muchos estudios han puesto a prueba tales predicciones, encontrando apoyo para ellas. Sin embargo, la ERH sigue siendo polémica, y metanálisis recientes han mostrado resultados contradictorios (Honor & Colautti, 2020). De hecho, debido a la falta de estudios demográficos a largo plazo, no está claro todavía si la liberación de los enemigos naturales resulta en un crecimiento poblacional más rápido o en una mayor abundancia de la especie invasora en el rango no-nativo (Honor & Colautti, 2020). Además de los cambios demográficos, la liberación de enemigos puede implicar una serie de cambios evolutivos en la especie invasora; por ejemplo, la propagación y fijación de genotipos menos defendidos, pero a la vez más competitivos. Estudios sobre las normas de reacción de múltiples genotipos a lo largo de un gradiente en la abundancia de enemigos seguramente serán de gran ayuda para inferir la tasa de evolución adaptativa en el pasado y predecir cambios en el futuro (ver revisión en Honor & Colautti, 2020).

Relacionada con la hipótesis EICA, Callaway & Ridernour (2004) postularon posteriormente, y en el caso de las plantas invasoras, la hipótesis de las Armas Novedosas (*Novel Weapons Hypothesis*) según la cual las especies no-nativas desprenden químicos alelopáticos (p. ej. exudados de las raíces) que inhiben y reducen a los competidores potenciales en el nuevo hábitat. Las especies nativas no están adaptadas a esas nuevas armas bioquímicas, lo cual incrementa la habilidad competitiva y el éxito de las especies no-nativas. Esta hipótesis proporcionó una explicación alternativa al *trade-off* (crecimiento vs. defensas) asumido en la evolución de la habilidad competitiva en las plantas invasoras, ya que predice que la selección actúa directamente sobre esos caracteres, proporcionando una ventaja competitiva en el nuevo hábitat. Las «nuevas» armas pueden afectar no solo a las plantas nativas, sino también a otros organismos; pueden disminuir la herbivoría o suprimir los hongos micorrícicos beneficiosos para los competidores nativos, pero no necesariamente para la planta invasora (Callaway et al., 2008). Existe también la posibilidad de que los compuestos químicos producidos por plantas nativas puedan contribuir a la resistencia contra la invasión de las no-nativas; sin embargo, este aspecto todavía ha recibido muy poca atención (van Kleunen et al., 2018). En general, son necesarios más estudios para entender los mecanismos por los cuales las especies invasoras que producen sustancias alelopáticas alteran las interacciones bióticas y cómo esto puede afectar la estructura de las redes de interacción en el hábitat invadido. Por otro lado, las «armas novedosas» pueden ser biológicas, como ocurre cuando las especies no-nativas cointroducen patógenos que ellas toleran pero que son altamente letales cuando se transmiten a especies nativas emparentadas (Vilcinskas, 2015).

Otra hipótesis por destacar es la del Mutualismo Mejorado (*Enhanced Mutualism Hypothesis*, EMH), formulada originalmente por Reinhart & Callaway (2006), según la cual algunas especies invasoras muestran una notable capacidad de capitalizar a los mutualistas generalistas, y en algunos casos, procuran más o mejores (más eficientes) mutualistas en sus rangos invadidos que en los nativos. Por ejemplo, algunas plantas invasoras tienen asociaciones con hongos micorrícicos en su rango no-nativo que les confieren ventajas sustanciales frente a las nativas. Así, en un trabajo reciente, Yu et al. (2022) encontraron que las plantas no-nativas invierten más en producir y enviar señales químicas a los hongos micorrícicos que las nativas; que esas señales son más efectivas captando hongos para las raíces de las no-nativas y, sobre todo, que un mayor reclutamiento de hongos se corresponde con un mayor crecimiento de la planta. Las especies no-nativas superan a las nativas

de muchas maneras (Inderjit et al., 2021), pero hasta qué punto se debe a las relaciones mutualistas, y de qué manera estas determinan esa superioridad, es un tema que todavía queda por investigar y, por tanto, sigue siendo una frontera ecológica.

Frente al paradigma permanente en la importancia de las interacciones antagónicas entre especies, incluidas las invasoras, Simberloff & von Holle (1999) argumentaron en su hipótesis de *Invasional Meltdown* (IMH) que las interacciones facilitadoras entre las especies no-nativas podrían aumentar recíprocamente su tasa de invasión, así como los impactos ecológicos en la comunidad invadida. Este «colapso invasivo» a menudo ocurre en varios niveles tróficos, donde una especie hace que un hábitat o comunidad sea más favorable para la otra (ver revisión en Kuebbing, 2020). Como en el caso de las hipótesis previamente mencionadas, muchos estudios han encontrado apoyo para IMH, pero muchos otros no, lo que refleja diferentes tipos de evidencia dependiendo del tipo de hábitat u otros factores (revisado en Braga et al., 2018). Las interacciones entre especies no-nativas y los impactos resultantes aún son poco comunes en la literatura sobre invasiones biológicas en comparación con la gran cantidad de información existente sobre las interacciones entre especies nativas y no-nativas, o sobre el impacto de una sola especie invasora. Además, la mayoría de los estudios se han centrado en las interacciones directas y entre solo dos especies no-nativas; mientras que son pocos los que se han realizado a nivel de comunidad o ecosistema (p. ej., Morales & Aizen, 2002). De hecho, debido a la escasez de datos empíricos sobre las interacciones indirectas, y cómo estas afectan a los patrones de invasión en comunidades compuestas por múltiples especies, no podemos todavía saber si la facilitación es más prevalente e importante que la obstaculización de invasiones (Kuebbing, 2020). Lo que parece claro es que, para evaluar bien el colapso invasivo, debemos considerar tanto las interacciones directas como las indirectas entre especies nativas y no-nativas a nivel de comunidad, y determinar cómo estas modulan los patrones de invasión y los impactos ecológicos de las especies invasoras.

Por último, cabe destacar otra hipótesis, introducida por White et al. (2006), la cual reivindica los efectos de las interacciones indirectas, mediadas tanto por factores bióticos como abióticos, en la facilitación de las invasiones. Se trata de la llamada Hipótesis de los Efectos Indirectos Bióticos (BIEH, por su sigla en inglés), y postula que una especie A influye sobre el crecimiento, la aptitud o la dinámica de la población de otra especie B a través de cambios en la población o el comportamiento de una tercera especie C. Estas interacciones complejas han sido subestimadas en ecología hasta hace poco, pero recientemente han cobrado mucho interés, en parte debido al creciente

poder computacional disponible para la modelización de redes ecológicas que permitan determinar su papel en la estructura, dinámica y evolución de las comunidades. Los cuatro tipos de efectos indirectos más comúnmente documentados son: a) la competencia aparente; b) el mutualismo/comensalismo indirecto; c) la competencia explotativa por un recurso biótico, y d) las cascadas tróficas. Las interacciones indirectas juegan un papel muy importante en muchos procesos ecológicos; sin embargo, carecemos todavía de la información necesaria para predecir en qué circunstancias influyen sobre el éxito e impacto de las invasiones biológicas (Allen, 2020).

2. Interacciones mutualistas que promueven las invasiones

2.1 Interacciones de polinización

Cerca del 90% de las casi 250.000 especies de plantas con flor dependen, en distinta medida, de animales para la transferencia de polen y la producción de semillas que permite su reproducción sexual (Herrera & Pellmyr, 2009; Ollerton et al., 2011). A su vez, un gran número de especies de invertebrados y vertebrados dependen de los recursos provistos por las flores, principalmente néctar y polen, como fuente de alimento propia y/o de su descendencia (Kearns et al., 1998). Este mutualismo de polinización es típicamente generalizado, con la mayoría de las especies de plantas polinizadas por un grupo diverso de animales y la mayoría de los polinizadores recompensados por flores de una gran variedad de especies de plantas (Waser et al., 1996); la misma naturaleza mayormente generalista de las interacciones planta-polinizador que fue fundamental para el desarrollo de la apicultura y la agricultura (Brown & Cunningham, 2019) facilitó también las invasiones biológicas.

Tanto las plantas como los visitantes florales introducidos en áreas fuera de su rango de distribución natural han podido integrarse en las comunidades locales y beneficiarse de las interacciones con la fauna y flora nativa, a fin de asegurar su reproducción, establecimiento y propagación (Memmot & Waser, 2002; Morales & Aizen, 2006; Aizen et al., 2008; Traveset & Richardson, 2014). De hecho, los invasores, a medida que se hacen abundantes, suelen beneficiarse de interacciones muy asimétricas. En estas interacciones asimétricas, las especies invasoras solo dependen débilmente de sus compañeros de interacción, quienes a su vez dependen fuertemente de los invasores (Aizen et al., 2008; Frost et al., 2019). En términos más generales, hay un consenso en que la estructura de las redes planta-polinizador puede influir en la invasibilidad de una comunidad (Stouffer et al., 2014 y referencias ahí citadas).

Posiblemente unos de los ejemplos más clásicos de una especie clave en la apicultura y agricultura que se ha vuelto altamente invasora es la abeja de la miel, *Apis mellifera*. Esta especie supergeneralista, nativa de Eurasia y África, ha sido introducida en todos los continentes, excepto la Antártida, donde ha capitalizado los recursos que ofrece tanto la flora nativa como la no-nativa, así como los cultivos (Villanueva-Gutiérrez, & Roubik, 2004). Esta capacidad de establecer mutualismos con la flora local puede ser uno de los aspectos que explique, por ejemplo, el gran éxito invasor de la abeja de la miel (Schneider et al., 2004). Otro ejemplo es la invasión de abejorros del género *Bombus*, la cual ocurrió en distintas regiones del mundo tras su introducción para polinizar diversos cultivos (Aizen et al., 2019; Lohrmann et al., 2022). Dichos abejorros han sabido capitalizar los recursos florales provistos por plantas tanto nativas como no-nativas presentes en los sitios donde fueron introducidos para así lograr una exitosa invasión (Matsumura et al., 2004; Morales et al., 2013; Aizen et al., 2019).

Si bien las especies introducidas generalistas tienen más probabilidades de volverse invasoras, hay especies no-nativas relativamente especialistas en su mutualismo de polinización que han sido exitosas invasoras. Esto se debe a que han encontrado en su nueva área un taxón mutualista para el cual están especializadas. Un ejemplo emblemático es *Cytisus scoparius* (retama), un arbusto con flores papilionadas cuyo crecimiento poblacional, y por tanto su expansión, depende de la producción de semillas (Parker, 1997). Para que sus flores sean correctamente polinizadas, necesita de abejas de gran tamaño que realicen un «disparo» floral. En Norteamérica, y especialmente en Sudamérica, la preexistencia de representantes nativos (grandes abejas) ha favorecido su éxito invasor, así como la invasión de representantes no-nativos de dichos grupos, como son los abejorros *Bombus terrestris* (Morales et al., 2013). No parece existir consenso, sin embargo, en los atributos intrínsecos que hacen que una especie sea una buena invasora, más allá de amplias generalizaciones con relativo poder predictivo (Perkins & Nowak, 2013). Por ejemplo, si bien la producción de semillas por autofertilización, independientemente de los polinizadores, es una característica que distingue a muchas especies de plantas invasoras, otras basan parte de su éxito reproductivo «usurpando» visitas de polinizadores a través de la producción de flores vistosas que contienen mucho néctar (Chittka & Schürkens, 2001).

2.2 Interacciones de dispersión de semillas

Así como sucede con el mutualismo de polinización, las interacciones entre las plantas invasoras y los animales dispersores, nativos o no, pueden ser importantes impulsores de las invasiones biológicas en todo el mundo.

Pero, ¿se establecen esas interacciones de forma estocástica o existen rasgos clave, de las especies vegetales invasoras, que influyen en la probabilidad de estar en la dieta de los frugívoros? Las semillas son uno de los propágulos más importantes de las plantas, y sus características y las de los frutos que las contienen influyen en gran medida en el éxito de la invasión. En concreto, los rasgos que aumentan la probabilidad de encuentro (duración de la fructificación) y la capacidad de ser consumido (tamaño de la semilla, palatabilidad y contenido nutricional de los frutos) son importantes predictores del consumo de frutos carnosos por especies frugívoras y de su dispersión de forma efectiva. Lo anterior impulsa la propagación de las especies invasoras y limita la dispersión de algunas especies autóctonas (Bitani et al., 2020; Sperry et al., 2021). Otros rasgos intrínsecos de la especie invasora (tales como la floración prolongada, el alto porcentaje de germinación de las semillas, la germinación temprana y la capacidad de establecerse en diferentes microhábitats) facilitan las interacciones de dispersión de semillas con frugívoros y, por tanto, su éxito de invasión (Marciniak et al., 2020). Algunos de estos rasgos, que se pueden medir con facilidad, son importantes para comprender la dinámica de las invasiones y brindan pautas para el desarrollo de las estrategias de gestión que pueden implementarse para minimizar nuevas invasiones. Es necesario considerar también que ciertos rasgos son hereditarios (p. ej. el tamaño de la semilla) y, por tanto, pueden evolucionar a medida que las plantas se adaptan a su área de distribución introducida (Bufford & Hulme, 2021).

Durante la invasión puede ocurrir también un filtrado ecológico basado en los rasgos de las especies no-nativas y relacionado con el grado de similitud con los rasgos de las especies nativas, lo que hace que las especies no-nativas sean más capaces de competir y persistir en el nuevo entorno. Por ejemplo, entre las características de los frutos similares a las de las especies autóctonas que facilitan las interacciones eficaces de dispersión por aves, se encuentran: el tipo de fruto, la forma, el color al madurar y el periodo de maduración (Liu et al., 2021). La presencia de plantas nativas puede jugar también un papel clave, al atraer a los dispersores de semillas compartidos y favorecer la tasa de remoción de frutos de la especie invasora (Wróbel et al., 2022). Asimismo, un estudio de Waddell et al. (2020) reveló que las comunidades tropicales de plantas no-nativas son un subconjunto no aleatorio de las especies establecidas en un determinado hábitat. Estos autores explican que las especies herbáceas no-nativas dominan fuera de los remanentes de selva tropical porque no pueden dispersarse fácilmente en el bosque y/o no están bien adaptadas a las condiciones ambientales del bosque, por lo que no pueden competir con la comunidad nativa (plantas leñosas y altas dispersadas a largas distancias por vertebrados).

La disponibilidad de dispersores es uno de los factores más importantes para el éxito de la invasión de especies no-nativas con fruto carnoso. Los dispersores difieren en su capacidad de dispersión, y el éxito de las plantas dispersadas por frugívoros depende tanto de los rasgos de la planta como del animal. En los últimos años se ha conocido un mayor número de estudios, a nivel de comunidad, que han permitido determinar que no todas las especies dispersoras tienen el mismo papel en la facilitación de la invasión de plantas no-nativas. Así, las especies de aves potencialmente dispersoras de plantas invasoras son especies generalistas, relativamente abundantes y que persisten en bosques fragmentados (ver p. ej. Martin-Albarracín & Amico, 2021). Además, el tiempo de retención de las semillas invasoras en el tracto digestivo de los animales que las consumen puede afectar la tasa de germinación. Así, por ejemplo, las especies de aves frugívoras de menor tamaño muestran retenciones de semillas más cortas y tasas de germinación más altas, comparadas con las aves de mayor tamaño (Adams et al., 2022). De hecho, algunos rasgos funcionales, como la anchura de las semillas, pueden ser útiles para predecir los resultados de las interacciones con nuevas especies. Un reciente estudio, por ejemplo, ha encontrado que las especies de plantas con semillas más anchas tienen menos probabilidad de sobrevivir al paso por el intestino de galliformes introducidos y de germinar (Case et al., 2022). Del mismo modo, aquellos rasgos relacionados con la capacidad competitiva de las especies invasoras podrían determinar la gravedad de sus impactos (Ni et al., 2021).

Con el declive y la extinción de los grandes herbívoros dispersores de semillas, los procesos ecosistémicos impulsados por la dispersión están amenazados en muchas regiones del mundo. Por ello, los pequeños roedores y lagomorfos, ampliamente distribuidos a nivel mundial y, en algunos casos, incluso invasivos, han ganado importancia como vectores de dispersión debido a su ubicuidad, diversidad y abundancia. Estos taxones pueden contribuir a la persistencia de las poblaciones locales mediante la dispersión de semillas dentro de un parche de hábitat, además de mover las semillas a sitios seguros donde pueden sobrevivir a eventos estocásticos y sin afectar su viabilidad. En casos raros, también participan en eventos de dispersión a larga distancia (Bobadilla et al., 2020; Godó et al., 2021). Además, dichos taxones presentan diversos métodos de dispersión y pueden ingerir frutos carnosos intencionadamente, llevar las semillas adheridas al pelo que cubre su cuerpo o consumirlas incidentalmente. Por ejemplo, *Oenothera drummondii* tiene un carácter invasor cuando coexiste con estos dispersores (Gallego-Fernández, et al. 2021). Las interacciones planta-dispersor, entre especies invasoras, pueden tener un efecto recíproco, favoreciendo, como en el caso de la polinización, el proceso de invasión y potenciando sus impactos posteriores (*Invasional Meltdown*) (Simberloff & Van Holle, 1999).

Las invasiones biológicas pueden reconfigurar las interacciones de dispersión de semillas de forma imprevista, creando nuevas vías de propagación a través de sus interacciones con otras especies. Lo anterior conlleva el potencial de aumentar las tasas de dispersión, a corta y larga distancia, de organismos tanto nativos como no-nativos. El uso hortícola intensivo, en jardines y zonas seminaturales, representa un riesgo inminente de invasión en los remanentes de bosque cercanos de áreas protegidas. Por ejemplo, la invasión del cangrejo de río (*Procambarus clarkii*) ha dado lugar a una nueva vía de dispersión secundaria a través de las interacciones con gaviotas (Lovas-Kiss et al., 2018), lo que implica epizoocoria en la fase primaria y endozoocoria en la segunda fase. En la primera fase, los propios cangrejos de río dispersan los propágulos en el barro adherido a su exoesqueleto mientras se mueven en los arrozales. En la segunda fase, las gaviotas y otras aves acuáticas dispersan dichos propágulos al alimentarse de cangrejos de río. Además, como el vector secundario (gaviotas y otras aves acuáticas) se desplaza regularmente entre los arrozales y los humedales naturales, probablemente facilite la invasión de estos últimos por nuevas especies, muchas de ellas no-nativas. Aunque mucho menos conocida que la endozoocoria, la epizoocoria está ampliamente extendida e involucra, por ejemplo, a 116 especies de loros que dispersan casi 100 especies de plantas de 35 familias (Hernández-Brito et al., 2021). A pesar de ciertos avances en el conocimiento de las interacciones planta-dispersor que facilitan las invasiones biológicas, seguimos necesitando más datos empíricos para identificar nuevas vías de dispersión y estudiar la conectividad entre los ecosistemas artificiales y naturales, el alcance geográfico de los organismos dispersados y las implicaciones para las meta-comunidades (Díaz-Vélez et al., 2020).

En comunidades altamente alteradas, como es el ejemplo de la isla Oahu (Hawái), las redes planta-dispersor están dominadas en gran medida por especies introducidas. Dichas redes muestran una estructura especializada y modular a escala local y regional, a pesar de la elevada disimilitud de las interacciones entre las comunidades (Vizentin-Bugoni et al., 2019). Además, las especies introducidas, convertidas ahora en las protagonistas del sistema, al asumir la función de dispersión de semillas, dispersan en gran medida plantas no-nativas (Hui, 2021), lo que representa otro caso de *Invasional Meltdown*. La retroalimentación positiva entre los socios introducidos los hace ser cada vez más cosmopolitas y abundantes, toda vez que dan forma a las nuevas redes de dispersión de semillas. Se ha evidenciado recientemente que los dispersores introducidos desempeñan, en la estabilidad estructural de la red (conectividad), en la redundancia funcional (es decir, el anidamiento) y en la modularidad, un papel más importante incluso que el resto de dispersores nativos (Vizentin-Bugoni et al., 2021).

3. Interacciones antagonistas que impiden/frenan las invasiones

3.1 Papel de los patógenos en las invasiones

En un escenario de invasión, los patógenos transportados con la especie introducida y los patógenos que potencialmente pueden infectar al hospedador invasor pueden determinar el éxito al facilitar o limitar dicho proceso. Si bien las invasiones biológicas están generalmente influenciadas por varios factores, el rol de los patógenos tiene cada vez más protagonismo. Cuando una especie invade un nuevo sitio, transportar o no sus parásitos puede devenir en tres situaciones: si los transporta, puede que los introduzca en su nueva comunidad; si se libera de sus parásitos previo al proceso de invasión, podría adquirir parásitos de su nuevo entorno y, por último, el invasor puede establecerse, libre de sus parásitos originales (Hatcher & Dunn, 2011).

Aunque tradicionalmente la relación polinizador-parásito ha sido estudiada desde un enfoque antagonista (Brown, 2022), el resultado de esta interacción no es fijo, y este antagonismo puede modificarse según el contexto. En su sitio de origen, los parásitos pueden reducir el *fitness* de la especie; sin embargo, en el contexto de la invasión, los beneficios de transportar patógenos pueden ser potencialmente mayores. Por otro lado, liberarse de sus patógenos durante el proceso de invasión puede devenir en una explosión demográfica al evitar la interacción con organismos perjudiciales (Torchin et al., 2003). El impacto, ya sea positivo o negativo, que producen los patógenos en relación con las invasiones puede ser directo o mediado por una interacción con otros integrantes de la comunidad.

Una especie no-nativa puede diseminar parásitos que transporta durante la invasión a un nuevo sitio, infectando a sus congéneres y reduciendo la capacidad competitiva debido a una nueva enfermedad. Esta transmisión de parásitos no-nativos hacia hospedadores nativos es conocida como «*spillover*». Se han documentado varias de sus consecuencias (Luis et al., 2018), muchas de ellas ligadas a la fragmentación y biodiversidad del sitio invadido, conforme al efecto «dilución» (Allan et al., 2003). La hipótesis que evalúa el impacto sobre las especies nativas ha sido propuesta para plantas (aunque luego utilizada para una variedad de organismos) como la hipótesis de «*novel weapon*» (Callaway & Ridenour, 2004). Un ejemplo es el de la introducción de un nuevo parásito (*Apicystis bombi*) por parte de un invasor (*Bombus terrestris*) en la Patagonia, Argentina, donde se crea una nueva relación entre este parásito y sus nuevos hospedadores: *Bombus ruderatus* y *Bombus dahlbomii* (Arbetman et al., 2013; Schmid-Hempel et al., 2013).

Y aunque la introducción del parásito junto con el abejorro comercial devenido en invasor fue ampliamente documentada (Aizen et al., 2019), el impacto de dicho parásito sobre la especie nativa *B. dahlbomii* aún no ha sido evaluado, y el patrón de desplazamiento documentado es de naturaleza correlativa: cuando avanza esta especie invasora, desaparece el abejorro nativo (Morales et al., 2013). Sin embargo, dada la naturaleza generalista de este parásito, sí se ha documentado su alto grado de patogenicidad en otras especies de abejorros (Rutrecht & Brown, 2008) y en otros polinizadores (Tian et al., 2018).

Cuando el invasor no transporta sus propios parásitos desde su sitio de origen, pero puede adquirirlos en su nuevo entorno, el área de distribución del patógeno se amplía y el invasor puede actuar como un huésped intermediario o diseminando esos mismos patógenos a especies nativas «*spillback*» (Kelly et al., 2009). Por ejemplo, Pereira et al. (2021) mostraron cómo el abejorro manejado *B. terrestris*, libre de patógenos, al ser colocado en sitios agrícolas, es capaz de adquirir parásitos de congéneres nativos forrajeando en flores compartidas y reinfectando a los polinizadores nativos.

Por otro lado, cuando los organismos invasores pierden sus patógenos (*enemy release*), o cuando estos no pueden reproducirse en el sitio invadido por algún filtro ambiental, puede existir una ventaja al aumentar su capacidad para establecerse y resultar en una invasión exitosa. Por el contrario, también podrían perder sus mutualistas y resultar desfavorecidas (*the missed mutualist hypothesis*) (Moles et al., 2022).

Existen también un sinnúmero de interacciones con terceros o intermediarios que, mediadas por patógenos, pueden determinar o contribuir al éxito de una invasión. La «competencia aparente», definida como la interacción negativa indirecta entre individuos, poblaciones, especies o grupos funcionales enteros, mediada a través de la acción de una o más especies de enemigos naturales compartidos (Holt & Bonsall, 2017), puede modificar las nuevas interacciones que se dan en el contexto de una invasión. Muchos parásitos tienen ciclos vitales indirectos en los que intervienen dos o más especies hospedadoras. La introducción de una nueva especie en una comunidad puede proporcionar un hospedador intermediario que permita completar el ciclo vital de un parásito y posibilite su establecimiento en una nueva área de distribución. Además existe otro tipo de interacciones indirectas que pueden impactar sobre el éxito o fracaso de una invasión. Por ejemplo, la morfología floral puede modificar e incluso determinar el impacto de la transmisión de patógenos favoreciendo o dificultando la interacción entre parásito y hospedador (Pinilla-Gallego et al., 2022).

Hoy en día está claro que los parásitos tienen un rol fundamental en la modulación de las invasiones. Investigaciones futuras aportarán más información sobre cómo los parásitos modulan y determinan parte del éxito (o fracaso) de las invasiones, teniendo en cuenta el impacto a nivel de la comunidad entera.

3.2 Papel de los herbívoros en las invasiones

Las interacciones de herbivoría, definidas como el consumo de diferentes partes de una planta (tanto vegetativas como reproductivas) por un animal, tienen un carácter mayoritariamente antagonista debido a los numerosos efectos negativos, directos e indirectos, que han sido descritos para el crecimiento, la reproducción e, incluso, la supervivencia de las plantas (Maron & Crone, 2006; Barber et al., 2012; Moreira et al., 2019; Haas & Lortie, 2020; Muñoz-Gallego et al., 2022). En este sentido, la herbivoría puede actuar como un filtro ecológico en el proceso de invasión de plantas no-nativas. El consumo de plántulas y plantones, y la depredación de semillas puede reducir el éxito de establecimiento y de propagación de las especies introducidas. Un trabajo de revisión del impacto de los herbívoros nativos sobre plantas no-nativas mostró una reducción, de hasta un tercio, en la producción y viabilidad de semillas, reclutamiento, supervivencia y crecimiento de plántulas, y de casi la mitad en el tamaño y el crecimiento de las plantas adultas (Maron & Vilà, 2001). Un claro ejemplo es el de la hierba sudafricana Ehrharta calycina, invasora en California, donde su altura, producción de raíces, fecundidad y biomasa se ven mermadas por la liebre (Cushman et al., 2011). Al contrario de lo postulado por la «*Enemy Release Hypothesis*», puede ocurrir que las plantas no-nativas carezcan de defensas efectivas frente a los herbívoros nativos, por lo que se ven más afectadas que las plantas nativas («*New Association Hypothesis*», Parker & Hay, 2005). Por ejemplo, Cogni (2010) reportó que la mariposa *Utetheisa ornatrix*, nativa de Sudamérica, causó una tasa de depredación de semillas y tuvo un éxito reproductor mayor sobre la fabácea invasora *Crotalaria pallida* que sobre la especie nativa *Crotalaria incana*.

Sin embargo, los herbívoros también pueden promover y facilitar las invasiones. Así, pueden establecer relaciones mutualistas con plantas no-nativas, por ejemplo, dispersando sus semillas («*foliage is the fruit*», Janzen, 1984) a largas distancias (Maron & Vilà, 2001; Jaroszewicz et al., 2013). Además, herbívoros no-nativos pueden asociarse con plantas no-nativas, retroalimentándose positivamente («*Invasional Metldown*»). Es el caso de las suculentas invasoras *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus aff. acinaciformis,* dispersadas por ratas y conejos introducidos en islas del sureste de Francia (Bourgeois et al., 2005).

Por otro lado, tal como se ha descrito anteriormente, los herbívoros también pueden facilitar la invasión de plantas no-nativas mediante el consumo por preferencia de plantas nativas frente a las no-nativas («*Enemy Release Hypothesis*»; Keane & Crawley, 2002; Eschtruth & Battles, 2009; Cronin et al., 2015). Incluso las plantas no-nativas pueden potenciar dicha herbivoría sobre las plantas nativas. Por ejemplo, el cardo invasor *Carduus nutans* incrementó la susceptibilidad de herbivoría por un gorgojo invasor, *Rhinocyllus conicus*, sobre dos especies de cardos nativos en Nebraska, Estados Unidos (Rand & Louda, 2004). Finalmente, puesto que los grandes herbívoros son considerados importantes ingenieros ecosistémicos (sensu Jones et al., 1994), también pueden promover de manera indirecta el establecimiento de plantas no-nativas, alterando las interacciones de competencia de la comunidad y perturbando tanto las condiciones abióticas del medio como las características del suelo (Maron & Vilà, 2001; Xu et al., 2022).

A pesar del obvio papel de los herbívoros como moduladores de las invasiones biológicas, relativamente pocos estudios han evaluado su contribución, ya sea frenando o facilitando el establecimiento de especies no-nativas. Por lo tanto, urge considerar las interacciones de herbivoría en los planes de gestión diseñados para la mitigación y erradicación de especies invasoras.

3.3 Resistencia biótica a las invasiones

Como se ha indicado al inicio de este artículo, la resistencia biótica que las comunidades nativas ejercen naturalmente puede limitar la introducción, el establecimiento y/o la propagación de especies no-nativas (Elton, 1958). Esta resistencia se da por medio de interacciones ecológicas como competencia, herbivoría, depredación y parasitismo (Traveset & Richardson, 2020). Dado que la resistencia biótica es una propiedad de la comunidad, la magnitud de dicha resistencia es de esperar que aumente con la diversidad de especies de la comunidad receptora. Una predicción que se desprende de esta hipótesis es que comunidades más diversas experimentan menos incidencia de invasiones biológicas —ya sea en términos de riqueza, abundancia o dominancia de especies invasoras o simplemente de una menor probabilidad de que una especie no-nativa se establezca o se vuelva invasora—. Por esa razón, también es conocida como la hipótesis de diversidad-invasibilidad (Jeschke et al., 2012). Este aspecto es clave en tanto conecta la diversidad con la estabilidad de los ecosistemas (Jeschke et al., 2012 y referencias ahí citadas).

La hipótesis de resistencia biótica ha encontrado respuestas contrapuestas. Por un lado, en una revisión cuantitativa de las principales hipótesis en invasiones biológicas, Jeschke et al. (2012) encontraron que casi el 30% de los 129 estudios que testaron experimentalmente diferentes predicciones de esta hipótesis en plantas, vertebrados e invertebrados encontraron evidencia a favor de la misma. Más recientemente, Beaury et al. (2020) evaluaron la hipótesis de resistencia biótica a lo largo y ancho de los Estados Unidos, compilando información de más 24.000 puntos de observación distribuidos en 7 ecorregiones. Observaron que la ocurrencia de plantas no-nativas estaba negativamente correlacionada con la riqueza de especies, un patrón consistente en todas las ecorregiones estudiadas, lo cual brindaba, por tanto, fuerte sustento a la hipótesis propuesta por Elton en 1958. También existen ejemplos que incluso han mostrado el patrón inverso, es decir, mayor número de especies no-nativas en *hotspots* de diversidad de plantas nativas. Por ejemplo, Stohlgren et al. (2006) observaron que las poblaciones humanas se han asentado mayormente en sitios con alta diversidad y, conforme aumentan las perturbaciones antrópicas, también lo hacen las especies no-nativas. Estos resultados evidencian que dichas perturbaciones son un determinante de mayor peso en el modelado de la distribución de las especies no-nativas que la resistencia biótica brindada por los sistemas naturales.

Si bien, en un contexto de interacciones ecológicas, la resistencia biótica ha sido tradicionalmente interpretada como el resultado de una mayor incidencia de interacciones antagonistas desde especies nativas hacia especies no-nativas en comunidades más diversas (Levine et al., 2004), esta también podría resultar de una mayor incidencia de interacciones mutualistas entre especies nativas que refuerzan la cohesión de la comunidad y, por lo tanto, su resistencia a la invasión. En el caso de las interacciones antagonistas, una mayor resistencia biótica en comunidades más diversas podría resultar de un mayor número de especies nativas que compitan, depreden o parasiten sobre las especies no-nativas (Levine et al., 2004). Por el contrario, en el caso de las interacciones mutualistas, se ha visto que, por ejemplo, redes planta-polinizador más diversas suelen presentar interacciones menos asimétricas entre sus miembros. Esto podría reducir la probabilidad de que una especie no-nativa pueda dominar dichas redes (Aizen et al., 2008).

Por último, la eficacia de la resistencia biótica en reducir una invasión biológica puede variar a lo largo de las etapas que la misma involucra (introducción, establecimiento, dispersión e impacto). En un metanálisis enfocado en la invasión de plantas, Levine el al. (2004) encontraron que interacciones

antagonistas como la competencia y la herbívora, si bien no impiden el establecimiento de especies de plantas no-nativas, sí limitan su propagación, manteniéndolas «a raya». Independientemente de la etapa del proceso de invasión en la cual la resistencia biótica actúe, existe fuerte evidencia de un efecto positivo del manejo de la biodiversidad para reducir las probabilidades de eventos de invasión y, de ese modo, reducir los efectos que estas producen en los ecosistemas; la detección de estrategias de conservación y restauración de hábitats que limiten el éxito e impacto de las invasiones biológicas es crucial para el mantenimiento de la biodiversidad (IPBES, 2019).

4. Factores que alteran las interacciones bióticas en las comunidades invadidas

Las actividades antrópicas pueden tener un efecto importante al modificar las interacciones ecológicas entre especies en la comunidad invadida. Por ejemplo, pueden alterar la fuerza y dirección de la competencia entre especies, modular los efectos directos e indirectos de los enemigos sobre las especies nativas y no-nativas, e influenciar también las relaciones de facilitación y mutualistas existentes en la comunidad (Wandrag & Catford, 2020; Allen, 2020). Existe bastante evidencia que muestra que las perturbaciones y los cambios en la disponibilidad de recursos (Seabloom et al., 2015), ambos asociados a las actividades humanas, alteran las interacciones entre plantas nativas y no-nativas. A su vez, las plantas no-nativas pueden conducir a impactos drásticos, por ejemplo, cambiando la estructura de la vegetación y alterando el régimen de fuegos (Gaertner et al., 2014; Shackleton et al, 2018). En muchas ocasiones, las disrupciones de las interacciones bióticas dificultan, o incluso imposibilitan, la restauración a las condiciones anteriores a la invasión (p. ej. Kaiser-Bunbury et al., 2020).

El tipo y magnitud de las interacciones bióticas que influyen sobre las invasiones, especialmente las que involucran plantas, dependen en gran medida de las actividades humanas. Estas determinan en qué zonas y con qué frecuencia se introducen. Además, el tipo y la frecuencia de perturbaciones antrópicas pueden determinar los beneficios que las especies no-nativas obtienen desplazando o superando a las especies nativas. Generalmente, en el caso de las plantas, por ejemplo, la probabilidad de que las no-nativas superen a las nativas aumenta si la perturbación (1) elimina directamente a las nativas competidoras o disminuye su *fitness* o (2) incrementa la disponibilidad de recursos para las no-nativas en detrimento de las nativas. A menudo, ambos efectos son difíciles de discernir (Wandrag & Catford, 2020).

La intensificación de la agricultura, junto con los efectos del cambio climático, está continuamente creando nuevas combinaciones de especies coexistentes, modificando simultáneamente las condiciones bajo las cuales estas interaccionan así como los resultados de dichas interacciones (Ricciardi et al., 2017). Entender los procesos que determinan dónde se establecen las especies no-nativas y cómo estas interaccionan con otras especies en la comunidad receptora es crucial para realizar un manejo efectivo de la invasión y sus impactos. Los cambios en el uso del suelo mediados por las actividades antrópicas, combinados con los caracteres intrínsecos de las especies (p. ej., su capacidad competitiva, tasa de producción de flores o frutos) pueden influir sobre la dominancia de las especies no-nativas, exacerbando así los efectos del cambio global. Las plantas invasoras pueden alterar las comunidades de animales, las interacciones tróficas, la productividad primaria, el ciclo de nutrientes y los mismos regímenes de perturbación; y dichos efectos pueden, a su vez, ser modulados por otras especies que interactúan con las plantas invasoras (Kendig et al., 2020). Así, por ejemplo, los patógenos que interactúan con las plantas invasoras pueden influir sobre la formación de suelo y la regulación del agua, además de conducir a la mortalidad de árboles —lo que puede a su vez aumentar la intensidad de fuegos forestales— y también alterar el ciclo de nutrientes a través de la red trófica (Kendig et al., 2020).

Se requiere mucha más investigación encaminada a responder la pregunta desafiante de cómo los cambios en las condiciones bióticas (composición de las comunidades) y en las condiciones abióticas modifican los resultados en las interacciones. Traveset & Richardson (2020) presentan un modelo conceptual que muestra los distintos motores de cambio global que influyen sobre el éxito de las invasiones vegetales a través de sus efectos directos e indirectos en las interacciones bióticas. Los motores de cambio, como ya sabemos, no son independientes entre sí; algunos pueden influir sobre los efectos de otros. Por su lado, las invasiones pueden, a su vez, tener un efecto de retroalimentación positiva e incrementar la magnitud de esos motores de cambio global. Asimismo, algunas interacciones bióticas están relacionadas entre sí, directa o indirectamente. Por ejemplo, el resultado de la competencia entre distintas especies de plantas puede ser positivo (mutualismo/facilitación) o negativo (antagonismo) dependiendo de si la dominante es la nativa o la no-nativa.

5. Retos futuros en el estudio de las interacciones bióticas y las invasiones

La investigación, especialmente en las dos últimas décadas, ha mostrado la relevancia de las interacciones bióticas en el proceso de las invasiones biológicas. Así, el éxito de las invasiones de especies no-nativas depende a menudo del establecimiento de interacciones con otros organismos. Por ejemplo, el estudio de Richardson (2000) conceptualizó el papel de los mutualismos en las invasiones vegetales, lo cual significó un punto de inflexión en nuestra compresión de la dinámica de dichas invasiones. Existe ahora bastante evidencia de los niveles de homogeneización de las biotas a escala regional. Así, las especies no-nativas, introducidas por los humanos de un lugar a otro del planeta, raramente encuentran barreras en el momento de asociarse con especies nativas en la comunidad receptora, sea mediante interacciones positivas (de facilitación o mutualistas) o negativas (compitiendo por los recursos con las nativas, o siendo usadas como recurso alimenticio por enemigos naturales, por ej. herbívoros, depredadores, patógenos). Igualmente, muchos estudios han mostrado la capacidad de pares de especies —que evolucionaron de forma aislada— para formar asociaciones nuevas, que asisten a las no-nativas para atravesar distintas barreras y naturalizarse, o incluso convertirse en invasoras (p. ej. las cacatúas en Australia que han promovido la invasión de pinos al dispersar sus semillas; Richardson et al., 2000).

El estudio de las interacciones bióticas ha contribuido a la aparición de una plétora de hipótesis que han sido contrastadas en los últimos años. Testarlas sigue siendo el objetivo de muchos estudios actuales en una gran diversidad de ecosistemas. En el caso de las plantas, existen varias especies que se han usado como sistema modelo para estudiar aspectos clave de las interacciones bióticas que modulan las invasiones, por ejemplo, *Lythrum salicaria*, *Centaurea* spp. o *Alliaria petiolata* (Traveset & Richardson, 2014). Queda, sin embargo, mucho margen para encontrar otros taxones modelo y síndromes de invasión (*sensu* Novoa et al., 2020) que ayuden a revelar cuestiones como, por ejemplo, ¿cuál es la importancia relativa de las interacciones bióticas comparada con la de los efectos de la perturbación, la presión de propágulos u otros factores? Sabemos también que las especies no-nativas tienen una gran variedad de mecanismos para superar a las nativas (Inderjit et al., 2021), pero desconocemos todavía la importancia relativa de las relaciones positivas frente a las negativas promoviendo esa «superioridad» (Yin et al., 2022).

La teoría de redes tiene mucho potencial para contribuir en nuestra comprensión del papel de las interacciones bióticas en las invasiones. No obstante, para hacer buenas predicciones de cómo influye la estructura de la red en la integración de las especies no-nativas en ella y, viceversa, del impacto que dichas especies pueden tener en la comunidad, necesitamos estudios experimentales. Dichos estudios deberían ser realizados en distintos ecosistemas e incorporar simultáneamente las interacciones positivas y negativas que involucran a dichas especies no-nativas. Además, a la hora de evaluar cómo se integran las especies no-nativas en las redes, especialmente en una escala de paisaje, es importante considerar la estructura del mismo, teniendo en cuenta, por ejemplo, el grado de fragmentación y de perturbación. Existe hoy en día muy poca información al respecto.

Considerar las interacciones bióticas, además, es crucial para mejorar el manejo de muchas invasiones. El control biológico está bien establecido como un elemento efectivo y rentable para un manejo integrado de muchas especies invasoras en distintos tipos de ecosistemas (Hill & Coetzee, 2020). Existen muchas oportunidades para aumentar la resiliencia de los ecosistemas a las invasiones, básicamente manteniendo y restaurando los procesos ecológicos y limitando las perturbaciones. Las interacciones bióticas juegan un papel determinante mediando la recuperación del ecosistema perturbado después de un manejo dirigido a eliminar las especies invasoras no-nativas (p. ej., Kaiser-Bunbury et al., 2020). La restauración de los ecosistemas después de controlar la invasión de especies puede acelerarse a través de la manipulación de las interacciones bióticas, por ejemplo, facilitando la recuperación de especies nativas o aliviando los problemas asociados con los efectos secundarios de las invasiones. Desarrollar intervenciones innovadoras y efectivas, sin duda, requiere la consideración de múltiples interacciones tróficas. Una importante prioridad en el manejo debería ser la prevención de casos de Invasional Meltdown y de cambios de regímenes, especialmente frente a la continua entrada de especies no-nativas (Seebens et al., 2017).

Agradecimientos

Los autores agradecen el financiamiento otorgado por el proyecto 418RT0555 del Programa CYTED para la publicación de este libro.

CAPÍTULO

12



EFECTOS COMPLEJOS DEL ESTABLECIMIENTO DE UNA ESPECIE EXÓTICA: RECONSIDERANDO EL PARADIGMA DE EFECTOS NEGATIVOS

Rodrigo Medel[1] *
Catalina González-Browne[1]
Milton Ortuño[1]
Consuelo Sáez-Cordovez[1]
Francisco E. Fontúrbel[2]

La imagen muestra una abeja nativa *Centris nigerrima* (Apidae) volando en dirección a una flor de *Mimulus luteus* (Phrymaceae), que exhibe una conspicua guía de néctar visible para las abejas.
Crédito de la fotografía: Rodrigo Medel.

[1] Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
[2] Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
* Autor de correspondencia. Email: rmedel@uchile.cl.

Resumen

La literatura relacionada con el impacto de las especies no nativas en los ambientes en el que se establecen describe una preponderancia de efectos negativos sobre diversos componentes de las comunidades y los ecosistemas recipientes. Sin embargo, estudios recientes han mostrado que los efectos no negativos pueden ser mucho más prevalentes que lo concebido inicialmente, debido en parte a mecanismos ecológicos complejos y contexto-dependientes, que van más allá de la categoría dicotómica positivo/negativo con la que suelen ser conceptualizados estos efectos. En este capítulo analizamos tres casos anómalos en que el abejorro exótico *Bombus terrestris*, introducido en Chile en 1998, desempeña funciones ecológicas no negativas relevantes una vez establecido en ambientes de Chile central. Primero, en una comunidad altoandina el abejorro se transforma rápidamente al cabo de unos pocos años en el polinizador más eficiente de la comunidad de polinizadores. Segundo, una vez integrada en la red de polinización local, *B. terrestris* monopoliza las interacciones y se transforma en la especie con mayor centralidad gracias a su carácter supergeneralista, favoreciendo la persistencia de la alterada red de polinización. Tercero, el abejorro desempeña un papel fundamental en los primeros estadíos del proceso de reconexión de una red de polinización devastada por un megaincendio. Estos tres efectos complejos no pueden ser reducidos a una clasificación dicotómica simple de efectos positivos o negativos, por lo que resulta necesario ampliar nuestras categorías de análisis para lograr un mejor entendimiento del efecto real de las especies exóticas en los ambientes invadidos.

Introducción

Uno de los paradigmas dominantes en ecología de invasiones es que las especies no nativas ejercen efectos mayoritariamente negativos en las comunidades donde se establecen. En general no hay desacuerdo en el hecho de que tales especies suelen provocar alteraciones importantes en los ambientes invadidos debido a la modificación de las funciones de los ecosistemas y a que son responsables de un 60% de la pérdida total de especies en el planeta (Pyšek et al., 2020b; Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES), 2023). Los mecanismos a través de los cuales los efectos de las especies no nativas se propagan al interior de los ambientes invadidos, sin embargo, son algo menos conocido (Parra-Tabla et al., 2021), puesto que dependen de factores como la susceptibilidad de un hábitat a ser invadido, la invasibilidad de la especie (i.e., el conjunto de rasgos que la hacen más propensa a invadir) y la dinámica de introducción (Lonsdale, 1999;

Donaldson et al., 2014; Pyšek et al., 2020a). Desde hace algún tiempo se ha señalado que las especies no nativas (usado indistintamente también como «especies exóticas» de aquí en adelante) no siempre tienen efectos perniciosos, sino que pueden llegar a ser inocuas o, incluso, beneficiosas para algunos componentes de las comunidades recipientes en ciertos casos (p. ej. Brown & Sax, 2004; Davis et al., 2011; Bowler et al., 2022), lo que pareciera depender de la naturaleza de los ambientes receptores, de las características propias de las especies exóticas y del tiempo transcurrido desde el establecimiento de las especies en el nuevo ambiente, entre otros factores. Esta complejidad natural tiene el efecto de reducir sustancialmente nuestra capacidad de alcanzar un real entendimiento de las consecuencias ecológicas y evolutivas de las invasiones, lo que ha dado lugar a la reciente idea de efectos contexto-dependientes para enfatizar el hecho de que los efectos de las especies exóticas sobre la estructura y función de las comunidades y ecosistemas puede variar de un contexto ambiental a otro, y es fuertemente contingente de las condiciones locales (Catford et al., 2022; Sax et al., 2022). No obstante lo anterior, es notorio el hecho de que la mayor parte de la literatura enfatiza los efectos negativos de las especies exóticas en los ambientes invadidos, reforzando la idea de que todas las especies exóticas son una amenaza para la biodiversidad.

Una revisión de efectos realizada por Goodenough (2010) reveló que especies introducidas a ambientes terrestres, marinos y de agua dulce en una amplia diversidad de taxa (incluidos microorganismos, parásitos, plantas, insectos, anfibios, reptiles, aves, mamíferos, peces y crustáceos) tuvieron efectos facilitadores sobre especies nativas con una sorprendente alta frecuencia y sobre distintos niveles de organización biológica. Cabe entonces preguntarse lo siguiente: ¿Por qué razón los efectos negativos están sobrerepresentados en la literatura? Una posibilidad que no se puede descartar es la presencia de sesgos inconscientes en los investigadores. Uno de los supuestos metafísicos más arraigados es el de la naturaleza en balance o equilibrio (Kricher, 2009). De acuerdo con esta visión, un estado de «bienestar natural» representa una condición idealizada que no debe ser alterada en aras de su preservación, y las especies exóticas son visualizadas, en ese contexto, como agentes perturbadores indeseables que deben ser —a toda costa— erradicados de los ecosistemas (Brown & Sax, 2004; Sax et al., 2022). Otra posibilidad es que los efectos neutros o beneficiosos tomen mayor tiempo en aparecer, como suele ocurrir con los efectos indirectos, siendo más inmediatos y evidentes los efectos negativos directos (Bender et al., 1984; Brown et al., 1986). Es así que los efectos de más larga data suelen quedar subrepresentados en comparación con efectos de corto plazo. Una tercera posibilidad es la inevitable influencia del trabajo pionero de Charles Elton sobre invasiones biológicas

(Elton, 1958), quien da cuenta de que las especies no nativas son concebidas como una amenaza para la economía y el bienestar humano (Sax et al., 2022). Sin embargo, las especies exóticas pueden desencadenar efectos mucho más complejos que lo conceptualizado en nuestras categorías simples de efectos negativos o positivos (Valiente-Banuet, et al. 2015, ver revisión en Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021). Por ejemplo, si bien las especies exóticas pueden tener un efecto desintegrador de redes de interacción (p. ej. Aizen et al., 2008), al mismo tiempo, una vez incorporadas a la red, tales especies pueden contribuir a la persistencia de la red ya alterada, por lo que su remoción puede redundar en una mayor desintegración de esta . Este tipo de efectos puede ser mucho más prevalente que lo que se concibe usualmente y podría formar parte de mecanismos que aún estamos lejos de comprender a cabalidad.

1. Objetivo y sistema de estudio

Con el objetivo de ilustrar la complejidad de los efectos de las especies exóticas y, a partir de ahí, ponderar medidas para su adecuado manejo, en este capítulo se presentan tres casos anómalos en que la especie de abejorro exótico *Bombus terrestris*, introducida en la zona central de Chile en 1998, exhibe efectos no contemplados inicialmente como consecuencia de adoptar un papel funcional nuevo en las comunidades recipientes, ya sea como (1) especie responsable de la evolución floral, (2) especie central que dota de organización e integración a una red planta-polinizador que se ha visto invadida por esta especie y (3) especie crucial para la reconexión de interacciones en una red de polinización devastada por una perturbación de gran escala. En los tres casos, *B. terrestris* está lejos de ser considerada una especie con efectos puramente negativos. Por el contrario, podría considerarse como una especie que cuenta con la suficiente flexibilidad ecológica como para desempeñar diversas y complejas funciones una vez integrada a los nuevos ambientes.

El objetivo de este capítulo no es efectuar una revisión exhaustiva de los diversos efectos que *B. terrestris* tiene sobre las especies nativas o los ecosistemas recipientes (para revisiones del tema ver Schmid-Hempel et al., 2014 y Morales et al., 2017). Tampoco pretende cuestionar los efectos perjudiciales documentados que dicha especie ocasiona en tales ambientes, sino plantear la necesidad de expandir nuestros marcos de referencia respecto a los efectos de las especies exóticas, usualmente representados en clave dicotómica simple, y reconocer que los efectos del establecimiento de tales especies pueden ser mucho más complejos, contexto-dependientes y no reducibles a una simple dicotomía de efectos positivo/negativo.

Bombus terrestris es un abejorro europeo traído a Chile por primera vez en 1997 para estudiar su efectividad en la polinización de tomates. Como el resultado fue exitoso, se inició su importación paulatina a partir de 1998 y de manera masiva desde 2006, registrándose un ingreso promedio anual de 16.650 colonias (Smith-Ramírez et al., 2018). Debido al constante ingreso de individuos, *B. terrestris* ha invadido rápidamente una amplia variedad de hábitats en Chile y Argentina en algo más de una década (Fontúrbel et al., 2021). Actualmente, la especie está asilvestrada en gran parte del territorio chileno y también en Argentina, y en algunos casos se comporta como ladrón de néctar (Valdivia et al., 2016) o es causante del daño en el estigma de las flores (Sáez et al., 2014), lo que reduce el éxito reproductivo de las plantas. Asimismo, se ha descrito que la ocurrencia de *B. terrestris* va usualmente acompañada de una declinación de hasta un 99,4% de la abundancia relativa del abejorro nativo *Bombus dahlbomii* (Smith-Ramírez et al., 2014), lo que se ha interpretado como consecuencia de un posible traspaso de parásitos desde *B. terrestris* a *B. dahlbomii (*Morales et al., 2013; Schmid-Hempel et al., 2014). El impacto que genera *B. terrestris* sobre las interacciones mutualistas sugiere que un exceso de visitas del abejorro puede tener consecuencias devastadoras sobre las especies de plantas visitadas, lo cual afecta la disponibilidad de néctar para especies de abejas nativas y manejadas (i.e., polinizadores legítimos), y disminuye la productividad de los cultivos, entre otros múltiples efectos (p. ej. Sáez et al., 2017).

2. Caso 1. El principio de Stebbins: de visitante ocasional a polinizador más eficiente

El ajuste entre rasgos florales y partes del diseño corporal de los polinizadores ha sido considerado como una de las evidencias más notables de adaptaciones finas que resultan de la coevolución entre especies. Este fino ajuste se presume que resulta de un alto grado de especialización de las plantas por aquellos polinizadores más abundantes y efectivos en la transferencia de polen. Esta hipótesis, conocida como el Principio del Polinizador más Eficiente, fue planteada por Stebbins (1970) y señala que una especie de planta con flor debería especializarse sobre el polinizador más efectivo si la abundancia del polinizador es constante en el tiempo y hay poca limitación de polen. Por el contrario, la planta debería evolucionar hacia un fenotipo floral generalizado que admita un mayor espectro de polinizadores cuando la abundancia del polinizador más efectivo es variable en el tiempo y hay una alta limitación de polen en el ambiente. Así, la especie más abundante y más efectiva será la más importante en moldear la evolución floral.

Al deconstruir el Principio de Stebbins saltan a la vista una serie de elementos que son condiciones necesarias para la evolución floral en función de un polinizador: (1) debe haber una baja limitación de polen en el ambiente, (2) debe haber un polinizador más eficiente que otros en la transferencia de polen, (3) este polinizador debe ser menos variable en abundancia que los polinizadores menos eficientes y (4) debe haber selección natural mediada por los polinizadores sobre el fenotipo floral. Si todas estas condiciones se satisfacen, entonces podemos afirmar con algún grado de confianza que el fenotipo floral de la especie evoluciona de acuerdo con la selección impuesta por el polinizador más eficiente, por lo que a largo plazo se espera algún grado de ajuste floral afín a las características de tal polinizador.

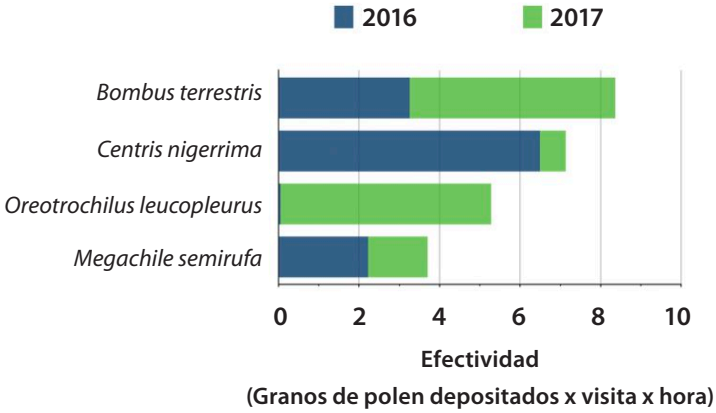
En una comunidad andina de Chile central, abejas, colibríes, y esfíngidos nativos convergen en el uso de flores de *Mimulus luteus* (Phrymaceae), una especie nativa que habita a ambos lados de la cordillera de los Andes en Chile y Argentina. En el sitio de estudio, la composición de especies de polinizadores nativos fue relativamente similar entre 2016 y 2017 (62,5% de similitud), aunque la abundancia de algunas especies difirió marcadamente entre estos dos años.

Para estimar la limitación de polen, calculamos el índice de limitación (L) como L = 1 - (C/S), en que C es el número de semillas producidas por flores polinizadas de forma natural, y S el número de semillas producidas al saturar manualmente los estigmas con un exceso de polen. Los valores cercanos a 0 indican una baja limitación de polen en el ambiente (i.e., hay suficientes polinizadores), mientras que los cercanos a 1 indican que hay alta limitación de polen (i.e., hay pocos polinizadores).

En el sitio de estudio se observaron bajos valores del índice L en ambos años (2016: L = 0.28; 2017: L = 0.34), lo que indica que hubo polinizadores suficientes como para evaluar la hipótesis en el sitio de estudio, dado que se satisface el primer criterio del Principio de Stebbins. El abejorro *B. terrestris* estuvo presente en el sitio de estudio al menos desde el año 2009 (Esterio et al., 2013) y presentó un notorio aumento a lo largo del tiempo hasta alcanzar cierta estabilidad, tal como es esperable para especies invasoras que se encuentran en los primeros estados del proceso de establecimiento (Strayer et al., 2006). Las estimaciones de efectividad de las especies, a partir de la tasa de deposición de polen de *M. luteus* sobre estigmas vírgenes de la especie, revelaron que el abejorro exótico fue el más efectivo en los dos años (Fig. 1), satisfaciendo de este modo el segundo criterio de Stebbins (para detalles del cálculo de efectividad ver Medel et al., 2018).

Durante los años 2016 y 2017, *B. terrestris* (Fig. 2A) presentó una abundancia mucho más estable que los otros polinizadores comunes en el sitio de estudio, tales como *Centris nigerrima* (Fig. 2B), *Oreotrochilus leucopleurus* (Fig. 2C) e *Hyles annei* (Fig. 2D), promediando 2.1 y 2.7 visitas por flor por hora respectivamente, lo que satisface el criterio de estabilidad poblacional de Stebbins.

Figura 1. Efectividad de las especies de polinizadores durante dos años consecutivos en la localidad de Juncal. La efectividad se calculó de acuerdo con las tasas de visita y el número de granos de polen de *Mimulus luteus* depositados en la superficie estigmática de flores vírgenes luego de la primera visita de un polinizador a las flores.



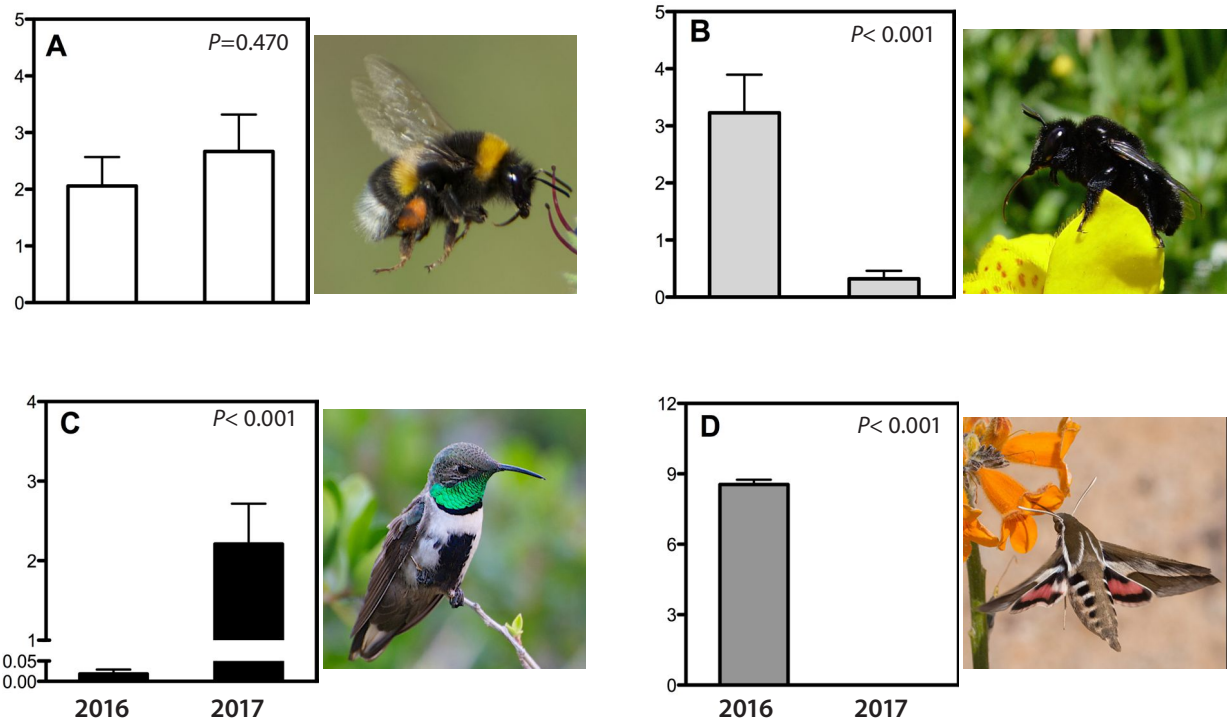


Figura 2. Abundancia poblacional de las especies de polinizadores en Juncal, estimada a partir de sus tasas de visita sobre *Mimulus luteus*. Los valores en el eje y son tasas de visita (visitas · flor^{-1} · h^{-1}) amplificadas x 100. (A) *Bombus terrestris*, (B) *Centris nigerrima*, (C) *Oreotrochilus leucopleurus*, (D) *Hyles annei*. Figura adaptada de Medel et al. (2018).

Finalmente, sabiendo que la forma y el tamaño de la señal de néctar de *M. luteus* son blancos contemporáneos de selección mediada por polinizadores (Medel et al., 2003), estimamos los coeficientes de selección sobre esos caracteres florales en 100 plantas para cada uno de los dos años, usando el promedio de tres cápsulas replicadas por planta como estimaciones del *fitness* femenino individual. Los resultados en producción de semillas al año siguiente indicaron que los polinizadores favorecieron la reproducción de plantas con flores de tubos cortos (β_{2017} = -0.13, $\beta_{2017\text{-}2018}$ = -0.08) y con grandes corolas (β_{2017} = 0.14, β_{2018} = 0.18, $\beta_{2017\text{-}2018}$ = 0.14), lo cual satisface el cuarto criterio de Stebbins. Estos resultados confirman que, a pesar de haber llegado al sitio de estudio unos pocos años atrás, el abejorro *B. terrestris* satisface todos los criterios del Principio del Polinizador más Eficiente de Stebbins. Esto significa que la especie puede rápidamente usufructuar roles funcionales y evolutivos que, de otro modo, serían probablemente ejecutados por polinizadores nativos (los cuales son menos abundantes y variables entre años). En particular, en este estudio se han presentado evidencias que indican que al adoptar el papel de polinizador más eficiente, *B. terrestris*, puede influir en la dirección del cambio evolutivo del fenotipo floral muy rápidamente en los sistemas naturales, de modo que los polinizadores exóticos pueden llegar a ser los más importantes agentes de selección mediada por polinizadores.

Los estudios sobre el Principio de Stebbins han supuesto que el proceso de adaptación floral resulta de una larga historia de interacción entre plantas y polinizadores nativos, que puede ocurrir a lo largo de miles de generaciones. La participación de especies de polinizadores no nativos es descartada de antemano, ya que, en principio, debido a su reciente relación con la planta nativa, no habría mayor potencial para moldear el fenotipo floral de las especies nativas. Este trabajo muestra precisamente lo contrario, lo que va en línea con recientes avances en evolución contemporánea, que indican que rápidos cambios son más frecuentes que lo usualmente esperado (p. ej. Thompson, 1998; Hart et al., 2019; Grainger & Levine, 2021), ya que las especies de polinizadores exóticos pueden, en principio, alcanzar altas densidades y desplazar los rasgos óptimos de las flores, siempre y cuando tales polinizadores satisfagan los criterios implicados en la hipótesis de Stebbins.

3. Caso 2. La apropiación funcional de una red planta-polinizador

El segundo estudio de caso en que participa *B. terrestris* involucra un nivel de organización diferente: una red de interacciones planta-polinizador. Al igual que en el caso anterior, en esta situación, el abejorro exótico se apropia de la función desempeñada por especies nativas en la red y eso tiene el efecto de degradar la integridad de la red de interacciones. Esta situación es consistente con lo reportado por Aizen et al. (2008) y Valido et al. (2019), según los cuales la presencia de especies exóticas tiene el efecto de transferir enlaces desde especies nativas a exóticas, disminuyendo la conectancia entre especies nativas al transformarse las exóticas en supergeneralistas con un rol central crucial para la persistencia de la red. De este modo, estos supergeneralistas tienen la capacidad de integrarse rápidamente en las redes de polinización existentes (Morales & Aizen, 2006; Richardson et al., 2000; Simberloff & Von Holle, 1999; Vazquez & Aizen, 2004), y en el caso específico de *B. terrestris*, su hábito de ladrón de néctar de algunas plantas con flores incide negativamente en la organización de una red de polinización en Argentina (Chalcoff et al., 2022). Sin embargo, a la fecha no existen antecedentes que capturen los cambios en la organización de las redes a medida que la especie se va estableciendo en el ambiente invadido. Puesto que en el periodo 2016-2018 se observó un claro aumento en el porcentaje de visitas florales por parte de *B. terrestris* y una disminución concomitante en las visitas de otros himenópteros (Fig. 3), este escenario es muy adecuado para seguir los cambios en la estructura de la red a medida que el abejorro se establece y resolver, al menos en parte, la limitación inherente a la aproximación de redes en cuanto a asignación de causalidad.

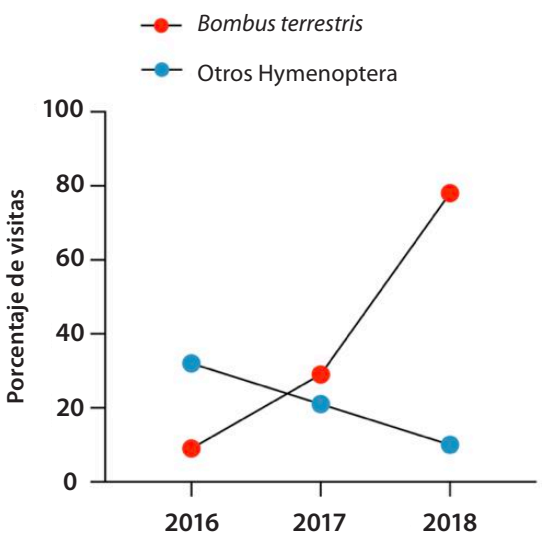


Figura 3. Porcentaje de visitas efectuadas por *Bombus terrestris* y las restantes especies de himenópteros de la comunidad de polinizadores respecto al total de visitas de cada año.

Al igual que el estudio de caso anterior, este trabajo se efectuó durante el periodo de máxima floración (diciembre-enero, correspondiente al verano austral) en una comunidad altoandina. Luego de realizar muestreos focales de las visitas de polinizadores a las especies en flor, se calcularon las tasas de visita por flor por hora para cada especie de planta, distinguiendo la especie de polinizador involucrado en la visita. A partir de esta información, se construyeron matrices cuantitativas de interacción y se procedió a estimar una serie de parámetros de red (ver Bascompte & Jordano, 2014), de los cuales en este capítulo se presentan el anidamiento ponderado y la modularidad. Asimismo, se estimaron parámetros de nivel de especie, como grado, fuerza de la interacción y centralidad, y se evalúo si los parámetros de las redes de cada año diferían de lo esperable por azar mediante modelos nulos, manteniendo el número de enlaces e interacciones constantes.

En la Figura 4 se muestran los diagramas de red bipartita (A) y de anidamiento (B) durante 2016, 2017 y 2018. En los diagramas de redes bipartitas, el tamaño de las barras es proporcional al número de visitas registradas por especie. El espesor de los enlaces representa la frecuencia de la interacción, medido como tasa de visitas. *Bombus terrestris* se representa en color negro. La pérdida global de interacciones a medida que *B. terrestris* monopoliza los recursos florales puede tener importantes consecuencias en lo relativo a pérdida de biodiversidad, puesto que usualmente la pérdida de interacciones antecede a la pérdida de especies (Valiente-Banuet et al., 2015). En los diagramas de anidamiento, cada cuadrado representa una interacción observada. Los cuadrados en rojo representan la ubicación de *B. terrestris* en la matriz, observándose un claro desplazamiento temporal hasta ocupar una posición supergeneralista en 2018, lo que se traduce en una disminución en su ranking de anidamiento desde 0.30 en 2016 a 0.29 en 2017 y 0.00 en 2018.

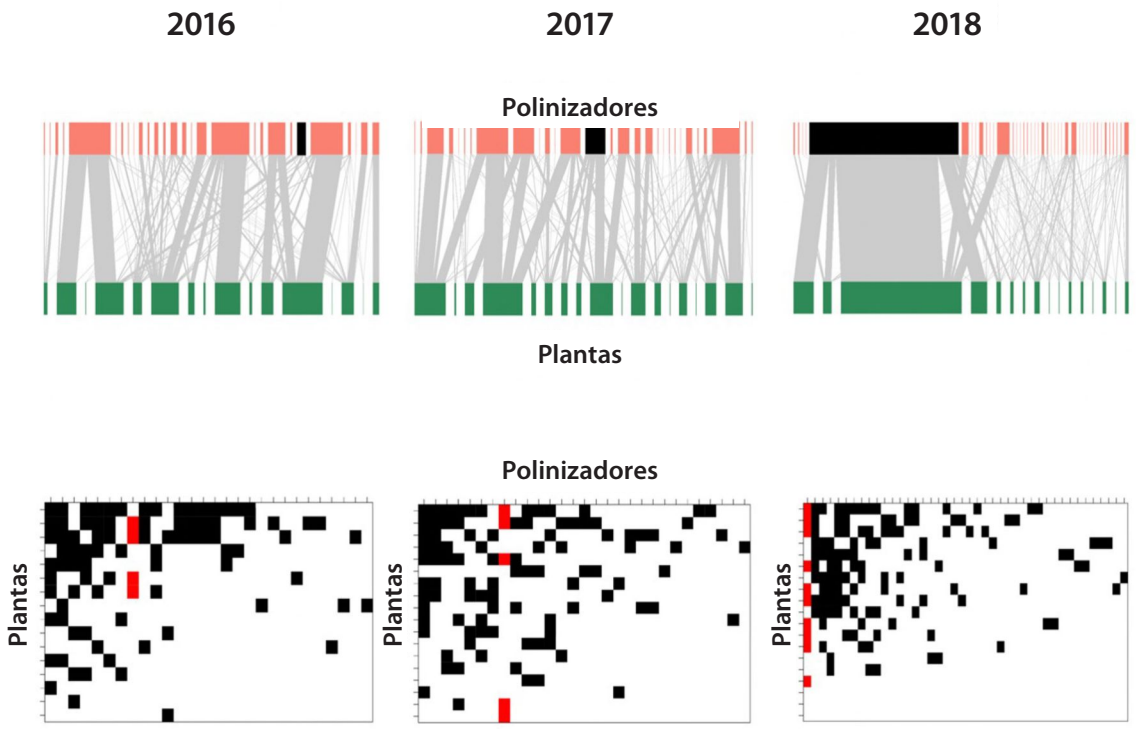


Figura 4. Redes bipartitas y diagramas de anidamiento correspondientes a los años 2016, 2017 y 2018. Las barras negras en los diagramas bipartitas corresponden a la abundancia de *Bombus terrestris*. Los cuadrados rojos en los diagramas de anidamiento corresponden a las interacciones efectuadas por *B. terrestris*.

En relación con los descriptores a nivel de la red analizados, se observó una disminución en el anidamiento ponderado (wNODF) y en la modularidad de la red (Tabla 1), lo que significa que el establecimiento de *B. terrestris* ocasionó una pérdida de redundancia funcional y resiliencia, y tornó a la red más vulnerable a perder interacciones ante perturbaciones. La creciente monopolización de interacciones por *B. terrestris* tendría el efecto de desarmar la estructura modular de la red. Al analizar de manera más detallada las interacciones y los cambios en el rol de *B. terrestris*, se puede observar que el número de especies de plantas visitadas por el abejorro (i.e., su grado) y la fuerza de las interacciones aumentaron en los tres años de muestreo. Una tendencia similar se observó con el ranking de anidamiento, donde *B. terrestris* alcanzó la máxima centralidad (= 0) hasta convertirse en una especie supergeneralista en el tercer año. Estas tres observaciones nos indican, con gran robustez, que la especie de abejorro pasa, en un periodo de tan solo tres años, a ocupar un rol fundamental en el sistema planta-polinizador, lo que es consistente con lo documentado por Medel et al. (2018) y resumido en el Caso 1, donde *B. terrestris* adoptó rápidamente el rol de polinizador más eficiente en la comunidad en unos pocos años. En el lapso de tres años, *B. terrestris* se convirtió no solo en la especie de polinizador con la mayor tasa de visitas, sino también en la especie más central de la red planta-polinizador, siendo la persistencia de la red —si bien alterada desde la llegada y establecimiento de *B. terrestris*— dependiente en gran medida de la propia especie exótica. Es así como la creciente integración de este abejorro a la red de polinización se asoció a un cambio concomitante en la topología de la red donde la especie fue adoptando un papel crecientemente dual. Por una parte, ocasionó una evidente desintegración de la red, pero por otra parte, adoptó un creciente rol central en la red desintegrada, otorgando sustento a lo que quedó de ella.

Tabla 1. Índices de red (anidamiento y modularidad) y de especie para *Bombus terrestris* (grado, fuerza y centralidad) entre 2016 y 2018.

	2016	2017	2018
Anidamiento red	23.4	18.2	17.6
Modularidad red	0.64	0.59	0.19
Grado	4	5	10
Fuerza de interacción	0.1	5.2	10.5
Centralidad	0.30	0.29	0

4. Caso 3. Reconexión de interacciones

El tercer y último estudio de caso en que participa el abejorro exótico *B. terrestris* se refiere al proceso de reconexión de interacciones perdidas a causa de un incendio de gran magnitud y escala que devastó parte del bosque maulino en la zona central de Chile durante el verano del año 2017. Se estudió la organización de la red de polinización durante tres años consecutivos (2018 a 2020) con posterioridad al incendio, notando la participación de especies de plantas y polinizadores exóticos y nativos en la reconstrucción de la red. Se compararon los parámetros asociados al proceso de reconstrucción con una red de referencia obtenida años antes del incendio en una localidad cercana, ubicada a 30 km del sitio de estudio.

El fuego es una perturbación que ha estado presente durante toda la historia de la Tierra, siendo un filtro ecológico y una importante fuerza evolutiva que modifica las interacciones entre especies, la composición de comunidades e incluso regula algunos rasgos funcionales (McLauchlan et al., 2020). Se sabe que este tipo de perturbación tiene efectos contrastantes sobre las especies, promoviendo algunas por sobre otras (Pausas & Parr, 2018), lo cual a su vez depende del tipo de ecosistema invadido (Peralta et al., 2017). Mientras algunos autores sostienen que el fuego aumenta la diversidad y abundancia de polinizadores (Carbone et al., 2019; Lazarina et al., 2019), otros advierten sobre sus posibles efectos negativos en la adecuación biológica de las especies, incluida la extinción de subconjuntos no aleatorios de especies (Brown et al., 2017; Keith, 1996). Es bien sabido que algunas especies de plantas son resistentes al fuego y son capaces de recolonizar tempranamente el hábitat incendiado, iniciando de este modo la sucesión ecológica (Esposito et al., 1999; Castoldi et al., 2013). Asimismo, se sabe que algunos insectos se benefician del fuego. Por ejemplo, en los ecosistemas mediterráneos de Grecia, la comunidad de dípteros aumenta su abundancia en etapas tempranas de sucesión postincendio (Lazarina et al., 2017). También existen abejas generalistas que tienden a asociarse a sitios recientemente incendiados, ya que son capaces de utilizar un amplio rango de recursos florales y aprovechar la disponibilidad de sitios de anidamiento (Lazarina et al., 2016). Aunque es importante conocer cómo se ven afectadas las especies de plantas y polinizadores con los incendios, más importante aún es identificar la manera en que las interacciones que entre ellas se establecen se ven afectadas, ya que la pérdida de interacciones antecede la pérdida de especies (Valiente-Banuet et al., 2015). Es aquí donde la aproximación de redes de interacción para el estudio de la sucesión postincendio cobra importancia, ya que el estudio de las redes de interacción es una de las maneras que nos permite identificar las escalas apropiadas para una restauración eficiente de ecosistemas multifuncionales (Montoya, 2019).

La perturbación provocada por incendios en la estructura de las redes ha sido motivo de controversia. Algunos autores señalan que, luego de un incendio, las redes modifican su estructura, aumentando el número de especies de polinizadores generalistas sin cambiar su nivel de especialización ante la escasez de recursos (Peralta et al., 2017). Otros indican que el fuego no pareciera afectar la estructura de la red de polinización, a excepción de una disminución en la especialización de los visitantes florales, debido a la escasez de recursos florales postincendio (Baronio et al., 2021). Por el contrario, los ecosistemas de Chile no han tenido una alta frecuencia histórica de incendios y, por ende, no poseen una biota adaptada a este tipo de perturbaciones como sucede en otros ecosistemas. Mas aún, la mayor parte de los incendios que se registran en Chile son de naturaleza antropogénica (González, 2005). No obstante, se ha observado un aumento de la incidencia y la magnitud de los incendios forestales en las últimas décadas debido al aumento de plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus*, especies con hojas altamente inflamables (Úbeda & Sarricolea, 2016).

Este tercer caso se basa en un estudio llevado a cabo en el bosque maulino, un tipo de ecosistema ubicado en la cordillera de la Costa de Chile que contiene un alto grado de endemismo, donde dominan el ruil (*Nothofagus alessandrii*) y el hualo (*Nothofagus glauca*), especies en estado de conservación «vulnerable» y en «peligro crítico» respectivamente. El bosque ha sido intensamente fragmentado principalmente por el cambio en el uso del suelo para el establecimiento de plantaciones forestales (mayormente pino y eucalipto), así como por la extracción histórica de maderas nativas (San Martin, 2003). Los incendios masivos ocurridos a finales de enero de 2017 abarcaron el 54% de la Región del Maule y afectaron de manera importante los bosques de ruil (Valencia et al., 2018). Con el propósito de examinar la reconexión de la red de polinización se usó como punto de comparación una red de bosque maulino intacta muestreada el año 2007 en la Reserva Nacional Los Ruiles, ubicada a 30 km del sitio de estudio. La red original contó con un mayoritario número de especies de plantas y polinizadores nativos (91,1%), donde el 74,5% de las interacciones se efectúa entre especies nativas.

Desde 2018 a 2020 se registraron las visitas de polinizadores sobre las especies de plantas con flores en el sitio mediante observaciones focales para construir redes cuantitativas de interacción. Las observaciones se efectuaron entre noviembre y diciembre de cada año. Con el fin de determinar la manera en que la red se fue reconstituyendo desde cero con posterioridad al incendio, se estimaron diversos índices que dan cuenta de la organización de la red y el comportamiento de las especies individuales. Aquí solo se presentan los resultados relacionados con las especies más importantes en términos de su

contribución a la red. Los resultados fueron sorprendentes, ya que revelaron un papel inusitado para las especies exóticas. Por ejemplo, al analizar las redes bipartitas, se observa que las especies exóticas, tanto de plantas como animales, juegan un papel preponderante en la reconstrucción de la red (Figura 5). Sin embargo, a diferencia de las plantas que se encuentran ubicadas a lo largo del gradiente de generalización-especialización, las especies de polinizadores exóticos ocupan los lugares más altos del gradiente, propios de las especies supergeneralistas. En particular, el abejorro *B. terrestris* adoptó el rol de polinizador supergeneralista desde comienzos de la reconstitución de la red: era el tercero más generalista en el año 2018 y pasó a ocupar el primer lugar en los años 2019 y 2020.

El papel funcional clave de esta especie en el proceso de reconstrucción de la red es mostrada con mayor detalle en la Figura 6, en la que se presentan los valores de centralidad de los cuatro polinizadores más importantes de cada año. Se registraron dos polinizadores exóticos importantes: *Apis mellifera* y *B. terrestris*, el último de los cuales adoptó el papel central de la red en los años 2019 y 2020. Esto significa que, al conectar el mayor número de especies, *B. terrestris* desempeñó un papel de especie supergeneralista otorgando cohesión a los primeros pasos de la reconstrucción de la red luego de la devastación masiva producto del incendio de 2017.

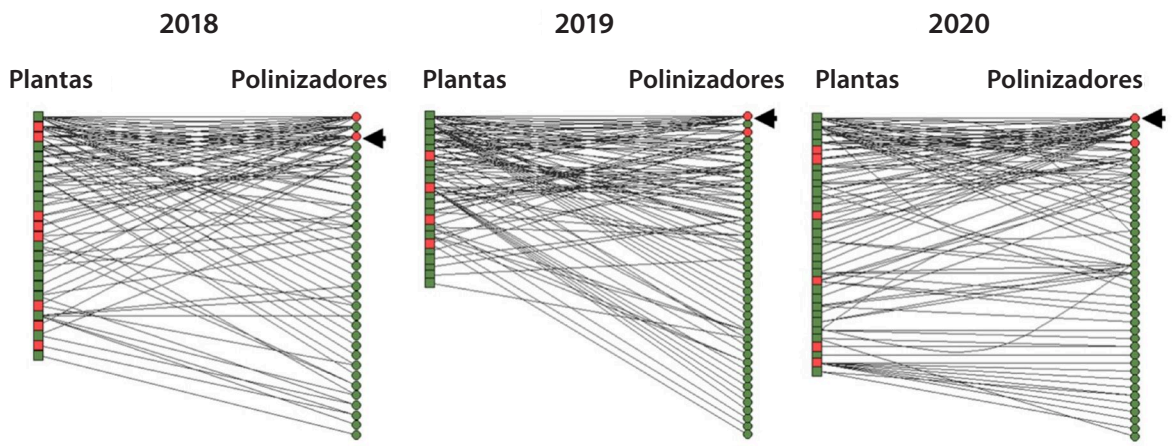


Figura 5. Redes bipartitas de interacción planta-polinizador durante los años 2018 y 2020, una vez comenzada la reconstitución de la red perdida por el incendio ocurrido el año 2017. En color verde se indican especies nativas y en color rojo las especies exóticas. Las flechas indican la ubicación de *Bombus terrestris* en el gradiente descendente de generalización.

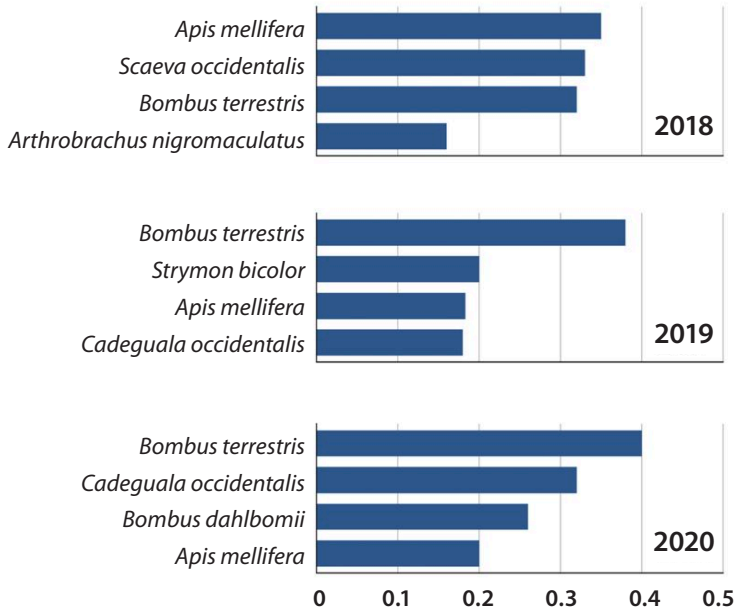


Figura 6. Valores de centralidad de las cuatro especies más importantes entre 2018 y 2020. La centralidad se estimó de los vectores propios de la matriz de adyacencia de la red de cada año por separado.

Comentarios finales

Los tres casos discutidos en este capítulo señalan que el abejorro exótico *B. terrestris*, una vez establecido en las comunidades receptoras, puede desempeñar roles funcionales diferentes a los efectos únicamente negativos que usualmente se le atribuyen. A pesar de su importancia para nuestro entendimiento de los fenómenos desencadenados por los procesos de invasión biológica, situaciones en las que especies exóticas escapan a la categoría de efectos negativos suelen ser opacadas en la literatura. En este capítulo se han expuesto brevemente tres casos en los que *B. terrestris* adopta papeles funcionales nuevos en las comunidades planta-polinizador invadidas, tales como (1) llegar a ser el polinizador más eficiente en poco tiempo, (2) monopolizar y dar cohesión a las redes de polinización después de su inserción en ellas en virtud de su carácter supergeneralista y (3) participar en la reconstrucción de interacciones planta-polinizador luego de una perturbación de gran escala. Por cierto, la ocurrencia de estos efectos más complejos no excluye el hecho que esta especie, al igual que la mayoría de las especies exóticas,

tenga consecuencias perjudiciales para los ambientes invadidos bajo ciertas condiciones. Como el objetivo de este capítulo no ha sido desestimar tales evidencias, sino más bien llamar la atención al hecho simple de que las especies, comunidades y ecosistemas resisten categorizaciones simples. Por ello, estos casos de estudio contribuyen a comprender la complejidad de los efectos desencadenados por esta especie y, tal vez, gran parte de las especies cuando colonizan nuevos ambientes. En este contexto, el efecto negativo de la llegada y establecimiento de *B. terrestris* en la red de interacción y la rápida adaptación y centralidad adoptada por este polinizador en la comunidad nativa nos llaman a reflexionar sobre cuál es la mejor estrategia de conservación para especies con efectos contrapuestos (ver revisión en Cassini, 2020). Por una parte, el mantener las importaciones del abejorro para propósitos comerciales podría agudizar aún más sus efectos perniciosos al momento de establecerse en las comunidades (ver Smith-Ramírez et al., 2018; Aizen et al., 2019). Por otra parte, sin embargo, su erradicación de los lugares donde el abejorro ya se encuentra establecido podría ser contraintuitivamente un riesgo, ya que, al ocupar crecientemente un rol central en la comunidad, podría causar el rápido colapso de esta. Asimismo, la regeneración de las interacciones perdidas como consecuencia de una perturbación y la persistencia de las redes de polinización podrían verse comprometidas. La mejor manera de ponderar las acciones de conservación a la luz de estas evidencias contrapuestas es una pregunta aún abierta (Vimercati et al., 2020).

El examen anterior, relacionado con los conceptos de la ecología de invasiones aplicado al complejo caso de *B. terrestris*, sirve para ilustrar un fenómeno de índole más general, asociado a la limitación de nuestras categorías de análisis (i.e., efectos positivos o negativos), que suelen ser desbordadas por la evidencia empírica. La idea asentada de efectos puramente negativos pareciera ignorar que una amplia diversidad de efectos no contemplados es del todo esperable debido a la complejidad y contexto-dependencia de los fenómenos en ecología de invasiones (ver revisión en Catford et al., 2022). Aun cuando la ecología de invasiones ha experimentado importantes cambios en los grados de consenso de diversos paradigmas a medida que se acumulan nuevos casos (p. ej., Gioria et al., 2023), más evidencias de efectos complejos no negativos efectuados por especies exóticas en los ambientes invadidos requieren ser documentados en la literatura. Esto permitirá desarrollar perspectivas y acciones más realistas de manejo que aquellas usualmente enfocadas en los efectos puramente negativos ocasionados por tales especies.

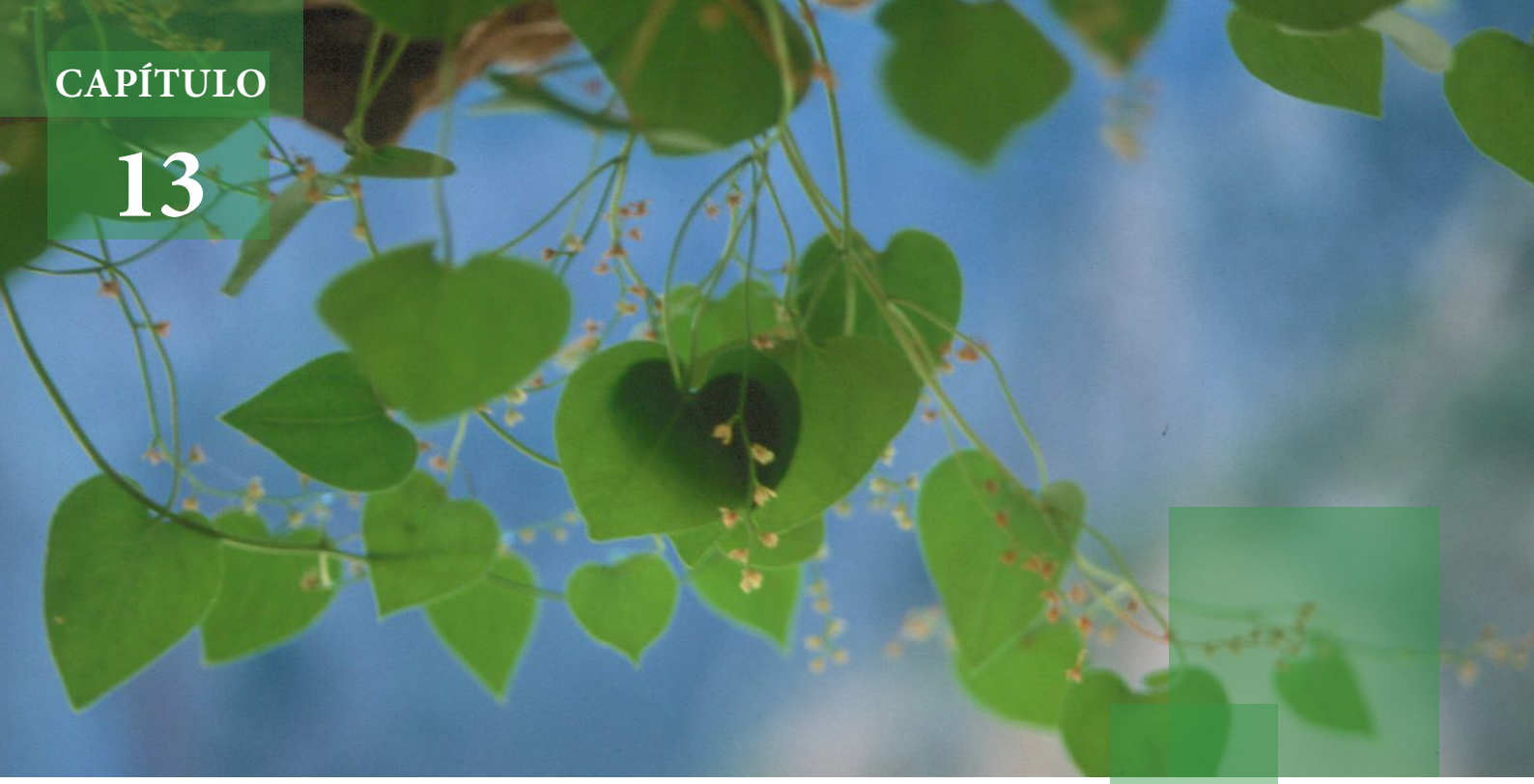
Finalmente, la detección de efectos complejos que no se ajustan a la expectativa de efectos perjudiciales puede ser concebido como anomalías científicas, entendidas como fenómenos que desafían creencias científicas ampliamente aceptadas en forma de teorías o dogmas. Es bien conocido que las anomalías juegan un papel clave en el conocimiento científico, ya que suelen propiciar un mejor entendimiento de los fenómenos naturales. Ya Thomas Kuhn (1962) señalaba que las anomalías solo son visibles contra el fondo suministrado por el paradigma dominante, y son más evidentes cuanto más preciso y mayor alcance tenga el paradigma de base. Es así que, por definición, las anomalías existen solo en relación a expectativas establecidas por teorías maduras o generalizaciones empíricas robustas. Sin embargo, la ocurrencia de un resultado discordante no es suficiente para estimular la creación de una nueva perspectiva; es solo apenas el comienzo. Lo que sigue, para que algo sea descubierto, es el intento por incorporar las anomalías en una nueva generalización, que usualmente resulta de reflexiones sobre el fenómeno (Craver & Darden, 2013). Así, la anomalía contribuye a la modificación de un esquema de razonamiento y favorece la creación de un esquema modificado que corrige el desajuste entre el esquema insuficiente y las observaciones anómalas.

Agradecimientos

Los autores agradecen el financiamiento de los proyectos CYTED 418RT155 y FONDECYT 1231757. Los autores agradecen a Carlos Pino y Mildred Ehrenfeld por su constante apoyo con las investigaciones incluidas en este capítulo. A Carezza Botto, quien efectuó importantes comentarios a una primera versión. Además, RM agradece el dedicado trabajo de la editora Marisol Flores y el financiamiento de los proyectos CYTED 418RT155 y FONDECYT 1180850.

CAPÍTULO

13



INTERACCIONES BIOLÓGICAS EN AMBIENTES RAROS: PLANTAS RUPÍCOLAS

María Begoña García[1] *
Héctor Miranda[1]
María Jarne[1]
Sergio Albacete[1]
Lidia del Arco[1]
Francisco Martín[1]
Ane Múgica[1]
Adela González[2]
Jens Olesen[3]

La imagen muestra la planta *Borderea chouardii*

[1] Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC)
[2] Universidad de Granada
[3] Universidad de Aarhus
* Autora de correspondencia. Email: mariab@ipe.csic.es

Resumen

Aunque no siempre evidentes, las interacciones biológicas son indispensables para la persistencia de todos los organismos. Por ello, su conocimiento adquiere especial relevancia en el caso de organismos raros, catalogados como tales por su restringida distribución, alta especialización ecológica o pequeño tamaño poblacional. En este capítulo nos centramos en plantas rupícolas de roquedos y paredones calizos de la cordillera pirenaica. Estos endemismos estenoicos suelen estar restringidos a parches aislados, por lo que muchos son extraordinariamente raros y catalogados en las listas de plantas amenazadas. El objetivo es mostrar dos aproximaciones que conectan interacciones y biología de poblaciones en dos direcciones distintas: 1) ilustrando el papel de la abundancia de las plantas en las interacciones y 2) midiendo la importancia de las interacciones en la abundancia de las plantas.

En primer lugar, exploramos el papel que juegan poblaciones grandes y pequeñas de tres endemismos (*Borderea pyrenaica*, *Pinguicula longifolia* y *Ramonda myconi*) para sostener comunidades de interactuantes. Analizamos el tamaño y la composición de la *single plant species web* en cada tipo de población, y demostramos que las poblaciones de pequeño tamaño pueden ser proporcionalmente tan valiosas como las de mayor tamaño. En segundo lugar, evaluamos, mediante modelos demográficos, la importancia de las interacciones para la tasa de crecimiento poblacional de otras dos plantas raras y amenazadas (*Petrocoptis crassifolia* y *Borderea chouardii*) y demostramos que el peso de las interacciones ligadas a reproducción y reclutamiento se reduce considerablemente en función de la longevidad de las plantas.

Estas dos miradas ponen de relieve la importancia de evaluar cuantitativamente tanto el papel de las plantas raras para sostener comunidades de biodiversidad local como el papel de las interacciones para sostener a las poblaciones de plantas raras. Esta conexión entre dos disciplinas puede mejorar los planes de gestión de organismos raros, no solo por la vulnerabilidad actual de muchas plantas de roquedos, sino porque en el escenario de cambio global en el que nos encontramos es previsible que los organismos raros sean cada vez más frecuentes.

Introducción

Las interacciones biológicas constituyen la conexión indispensable para el funcionamiento de los ecosistemas, puesto que sin ellas desaparecerían las especies (Valiente-Banuet et al., 2015). Una planta, por ejemplo, además de tener necesidades relacionadas con la temperatura, los nutrientes del suelo, la luz o la humedad ambiental, puede depender de organismos polinizadores para producir semillas, de detritívoros para absorber el fósforo, de pájaros para dispersar sus semillas y de micorrizas para que las plántulas de semillas recién germinadas prosperen y den lugar a otro individuo que vuelva a completar el ciclo vital y la reemplace a su muerte. A su vez, ella puede competir con algunas de las plantas vecinas por la luz, proveer de cobijo o alimento a otros seres con los que comparte el mismo ambiente, como pequeños áfidos, arañas depredadoras, plántulas de otra especie que germinan a su sombra, o grandes herbívoros que modelan el paisaje general en el que se encuentran. Por el solo hecho de convivir en el espacio, los individuos de una misma especie o de distintas especies a menudo se benefician o perjudican entre sí, con lo cual se establecen complejos entramados de interacciones biológicas en las comunidades. En el actual contexto de cambio global y crisis de biodiversidad, es evidente que el estudio de las interacciones es esencial para la conservación de la biodiversidad, puesto que nos permite explorar, por un lado, los efectos derivados de la pérdida de especies sobre el resto de los integrantes de un ecosistema y, por otro lado, identificar las especies que más contribuyen al sostenimiento y la estabilidad de las comunidades (Tylianakis et al., 2008a).

El inventariado de las interacciones y la evaluación de su papel, sin embargo, puede suponer un verdadero reto: no solo necesitamos describir su enorme diversidad y variabilidad espaciotemporal, sino también cuantificar su importancia para todas las especies involucradas y cómo sus cambios pueden afectar al futuro de la propia estabilidad del sistema que comparten. Una primera dificultad en el inventariado de las interacciones en las que participa una especie es que no siempre son obvias. A diferencia del inventariado de especies, individuos o genes, muchas interacciones son esporádicas y su conocimiento depende mucho del esfuerzo de muestreo. Si bien en ocasiones pueden detectarse por rastros —como en el caso de la herbivoría de los elefantes en la sabana tropical—, otras veces son tan breves como la rápida visita de un abejorro a una flor, o invisibles como el intercambio de nutrientes de las bacterias en las raíces. Para complicar más las cosas, su presencia o intensidad pueden variar tanto en el tiempo (Herrera, 2005; Edwards et al., 2018) como en el espacio, por ejemplo, en función de las características ecológicas o estructura demográfica de la población: ambiente abierto o cerrado,

tamaño poblacional, densidad de individuos o microclima particular de cada planta (p. ej. Andersson et al., 2016; Valdés & Ehrlén, 2022).

Respecto de la cuantificación de su importancia, necesitamos conocer si mejoran la eficacia biológica del organismo que recibe la interacción, o añaden un factor de riesgo para la especie, lo que dependerá de su signo (mutualismos, antagonismos), intensidad, y a qué fase o proceso del ciclo vital del organismo afecten. No puede tener la misma importancia una interacción negativa sobre el crecimiento de frágiles plántulas con una baja tasa de supervivencia que sobre adultos bien establecidos y productores de semillas, porque cada fase contribuye de forma distinta a la dinámica poblacional, y por tanto a la abundancia poblacional (García & Ehrlén, 2009; Boyd et al., 2022). Y si la dinámica de una planta está dirigida por la dominancia de un tipo u otro de interacciones positivas o negativas, el futuro y la viabilidad a largo plazo pueden verse promovidos o comprometidos según si el balance neto de las interacciones es positivo o negativo. Es importante, por ello, identificar qué factores externos pueden alterar el equilibrio de las interacciones en cada lugar, qué interacciones tienen más peso en la dinámica de cada población de un organismo, y qué tan sensible es cada especie a esos factores.

1. Interacciones biológicas: claves para la persistencia de la biodiversidad

El actual escenario de cambio global en el que nos encontramos inmersos está generando cambios en la biodiversidad a una velocidad sin precedentes (Kolbert, 2014). La entrada de especies alóctonas, el deterioro, fragmentación y pérdida de hábitats, el cambio climático o la homogenización de los ecosistemas son algunas de las características asociadas al cambio global (ver Cap. 8), que implican una modificación en la presencia de especies o sus abundancias, y necesariamente también un cambio en la presencia e intensidad de las interacciones. Dada la complejidad del reto y que nos encontramos en la mayor crisis de biodiversidad conocida hasta la fecha, a menudo se impone priorizar y enfocarse en lo más urgente; de ahí el interés de explorar el papel que juegan las interacciones biológicas para las cada vez más frecuentes especies raras. Este será el enfoque del presente capítulo: una aproximación «fitocéntrica» o centrada en plantas raras.

Las plantas suelen ser los elementos focales de las redes de interacciones biológicas por su abundancia en todo tipo de sistemas naturales terrestres, y por ser productores primarios de las cadenas tróficas: están en contacto directo con la mayoría de los animales y microorganismos de la Tierra, manteniéndolos y ejerciendo una fuerte influencia sobre depredadores, patógenos, parásitos,

simbiontes y descomponedores (Power, 1992). Así, más allá de que las plantas requieren de algunos interactuantes para persistir, son también elementos que ayudan a mantener comunidades locales de interactuantes que entran en contacto con ellas. A veces son controladas por ellos y a veces son ellas quienes los controlan.

Por otro lado, la rareza es un fenómeno biológico que ha estado siempre asociado a la vulnerabilidad. Está en la antesala de las listas de especies que llenan los catálogos de amenazadas, porque la escasa abundancia de un organismo, sea por su restringida distribución geográfica, por su especialización ecológica o por los reducidos tamaños poblacionales (Rabinowitz, 1981), puede poner en riesgo la persistencia de una especie por razones de azar o escasa capacidad para hacer frente a situaciones de peligro, situándolas más fácilmente en el borde del colapso demográfico (Matthies et al., 2004; Harnik et al., 2002; Saupe et al., 2015). A pesar de su vulnerabilidad, las especies raras contribuyen de forma desproporcionadamente importante a la función de los ecosistemas (Mouillot et al., 2013; Bracken and Low, 2012); de ahí su gran interés en biología de la conservación.

Las plantas raras son, en realidad, más comunes de lo que creemos (~36,5% de las especies conocidas; Enquist et al., 2019), porque lo verdaderamente raro es ser muy común y estar distribuido por todo el planeta. Aunque suelen mostrar preferencias de hábitat más estrechas que las especies comunes (Wamelink et al., 2014), se distribuyen por todo tipo de ecosistemas terrestres y acuáticos, se localizan en ambientes de alta diversidad y parecen estar asociadas a lugares de estabilidad climática y bajas tasas de riesgo histórico de extinción (Enquist et al., 2019). Las plantas raras constituyen un material de trabajo de gran interés para el análisis de interacciones, ya que al tratarse de organismos a menudo singulares —con pocas poblaciones, especialistas edáficos, o endemismos que han evolucionado en contextos muy locales—, han podido establecer asociaciones muy particulares y raras, de interés para su supervivencia a lo largo del tiempo.

Una primera cuestión de interés en relación con las interacciones de especies raras podría ser conocer si existe algún tipo de patrón. A fecha de hoy solo conocemos algunas revisiones parciales sobre el efecto de un solo tipo de interacción, la herbivoría, en 35 plantas raras (Ancheta & Heard, 2011), en las cuales se pone de manifiesto la falta de información, cuantificación y experimentación para evaluar su verdadero papel. La mayor parte de los estudios centrados en interacciones de plantas raras o amenazadas muestran evidencias de casos particulares y van dirigidos a demostrar cómo la falta o deterioro de una interacción afecta al buen funcionamiento o pone en

riesgo la persistencia de una población o especie. Pero en realidad… ¿por qué deberíamos esperar un patrón general en las interacciones de plantas raras cuando la causa de rareza puede ser tan diversa?

Un endemismo restringido a un pequeño territorio, o una planta especializada y adaptada a un sustrato infrecuente, puede ser tan abundante localmente como una planta común o cosmopolita (Lesica et al., 2006), por lo que su rareza no debería influir en la cantidad o tipo de interacciones si se compara con el resto de las plantas más comunes de la comunidad. Si, por el contrario, se trata de una planta rara por tener un menor número de efectivos que otras especies concurrentes, la rara no necesariamente tiene por qué mostrarse en desventaja a menos que sus interactuantes sean especializados y tengan problemas para detectarla, puesto que también se beneficiaría del efecto atractor del resto de especies que la rodean. Sin embargo, esto no parece ser un caso común. Por ejemplo, en el caso de sistemas de polinización, las especies raras tienden a interaccionar con especies comunes (Bascompte et al., 2003), probablemente como sistema de aseguramiento a largo plazo, dado que dos especies raras tienen una probabilidad mucho más alta de que con el tiempo una de ellas falle y la otra quede desemparejada. La baja frecuencia local de una planta rara genera una asimetría en los recursos ofrecidos a los interactuantes, asimetría que puede llevar a sufrir limitaciones derivadas de la baja densidad de individuos (p. ej. un efecto Allee) y por ello ser menos exitosas en producción de semillas, debido a que reciben menos polinizadores por los cuales compiten con plantas más comunes (Xi et al., 2020). Pero también se ha visto que la baja abundancia local puede verse compensada de forma indirecta por la mayor abundancia de otras plantas próximas con las que comparten polinizadores y los atraen con mayor intensidad (Brown & Gilbert, 2020; Wei et al., 2021), o por el hecho de que los predadores se ceben en el recurso más abundante (Xi et al., 2020). En definitiva, la situación de ventaja/desventaja de una planta rara parece ser contexto-dependiente, y el hecho de atraer a menos interactuantes puede ser una desventaja en el caso de mutualistas, pero sin duda una ventaja en el de antagonistas.

Por otro lado, es importante tener en cuenta que la rareza no es necesariamente una propiedad de la especie. Las especies tienen una estructuración espacial, de forma que una planta puede ser rara en un lugar y abundante en otros lugares o ambientes dentro de su rango de distribución (Murray & Lepschi, 2004; Pironon et al., 2017). Además, también conviene tener en cuenta la dimensión temporal de la rareza, lo que puede afectar la singularidad o complejidad de las interacciones actuales. La endemicidad o baja abundancia de algunas plantas puede ser histórica, típica de la restricción a condiciones raras. En tal caso, su persistencia a lo largo del tiempo en

esas condiciones no hace pensar que sean demográficamente vulnerables, mientras que han disfrutado de un largo tiempo para generar interacciones raras o coevolucionar con organismos raros. Por el contrario, las plantas que se han convertido recientemente en raras por razones antropogénicas —reducidas a escasos ambientes todavía sin alterar por el ser humano debido a su inaccesibilidad o escaso interés para la explotación económica— pueden haber perdido buena parte de sus interacciones en un pasado muy reciente y no disponer de tiempo para reconstruir relaciones fundamentales para su persistencia. Este fenómeno puede llevar a que todavía se mantengan las especies a pesar de haberse perdido la interacciones, creando sistemas fantasma por la falta de interactuantes (Valiente-Vanuet et al., 2015).



Figura 1. Aspecto general de distintos ambientes de plantas rupícolas en Pirineos. De izquierda a derecha: paredones calizos, extraplomos y pedreras.

El objetivo de este capítulo es ofrecer dos miradas que conectan las interacciones con la biología de poblaciones y la demografía de plantas; miradas que a menudo pasan desapercibidas, pero que creemos que cobran gran importancia en el caso de plantas raras. Para ello, revisamos algunos estudios realizados en los Pirineos, una cordillera que separa la península ibérica del resto del continente europeo. Esta región constituye un *hotspot* de plantas raras (Enquist et al., 2019), muchas de las cuales se encuentran en ambientes rocosos, como cantiles y gleras (Miranda et al., 2022). La vida vegetal en este medio no es fácil porque debe asentarse sobre un sustrato que exige una alta adaptación fisiológica, a menudo en posición vertical y en forma de parches dispersos, lo que dificulta la dispersión (Fig. 1). Debido a estos fuertes filtros ambientales, las plantas rupícolas suelen cumplir los tres criterios de Rabinowitz (1981): ser endemismos restringidos, ser especialistas ecológicos y tener reducidos tamaños poblacionales. Como consecuencia de ello, a menudo también están catalogadas como amenazadas. El estudio de plantas exclusivas de pedreras y paredones rocosos es complejo y requiere en ocasiones de escalada o estructuras especiales. Aunque sabemos muy poco

de los organismos que allí habitan, estos ambientes se consideran refugios de biodiversidad y albergan poblaciones de especies excepcionalmente longevas (Larson et al., 1999, 2000).

La primera parte del análisis se centra en cómo la abundancia de las plantas afecta la diversidad de las interacciones. Para ello, utilizamos inventarios de interacciones en varias plantas raras (*single plant species web*) con el fin de mostrar su papel en el sostenimiento de comunidades de interactuantes en su entorno, al tiempo que exploramos el efecto de un reducido tamaño poblacional de la planta sobre la diversidad de dicha comunidad de interactuantes (Fig. 2A.). La segunda parte se enfoca en cómo la intensidad de las interacciones afecta la persistencia y dinámica poblacional de las plantas (Fig. 2B). Confiamos en que estas miradas ayuden a enfocar más efectivamente las acciones destinadas a minimizar las consecuencias de la pérdida de interacciones o de reducción en la abundancia de plantas amenazadas y, en definitiva, posibiliten una mejor gestión de la biodiversidad.

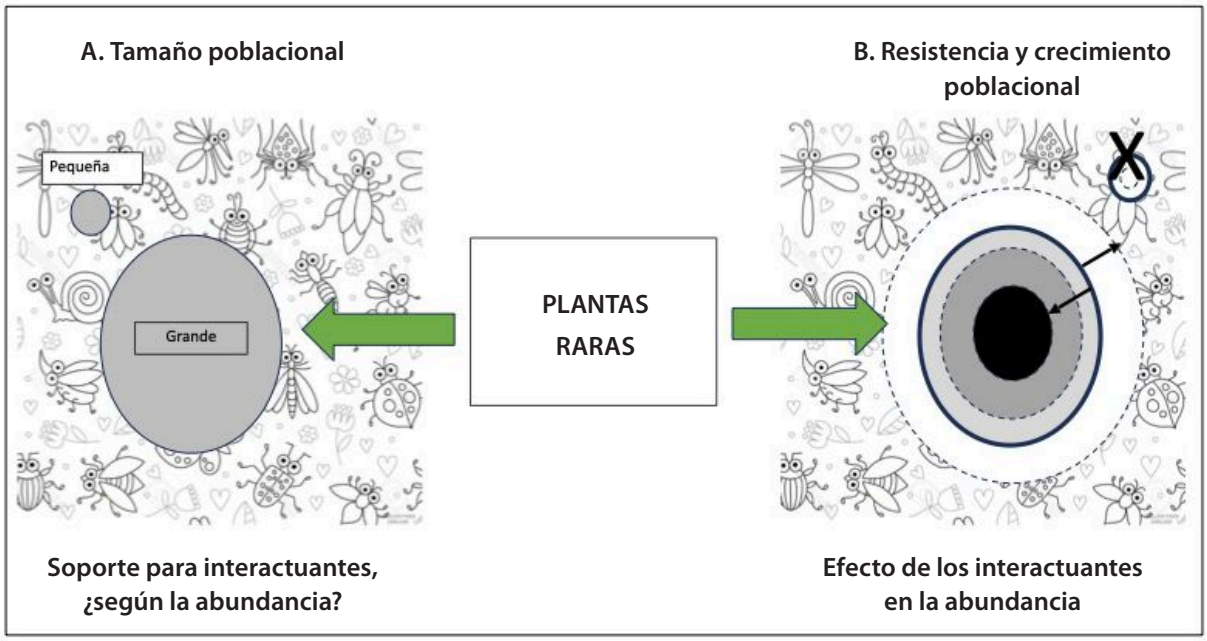


Figura 2. Marco conceptual del capítulo. Se ilustran las dos aproximaciones en las que se conectan interacciones y biología de poblaciones en plantas raras. A. Conexión con el tamaño poblacional. B. Conexión con el crecimiento poblacional.

2. Integrando interacciones y biología de poblaciones en plantas raras

2.1 Las plantas raras como sustento de la biodiversidad local

Los índices clásicos de biodiversidad consideran cada especie como un ítem. Sin embargo, cuando una planta constituye un apoyo o soporte vital para los organismos con los que interactúa, es evidente que su desaparición no solo resta un ítem a la riqueza de la comunidad en la que ocurre, sino que altera el conjunto de la riqueza local al arrastrar una reducción en la abundancia o la pérdida de sus interactuantes.

Cada planta interacciona con una *single plant species web* distinta en cada ambiente, a la que contribuye a sostener. El número de interactuantes, un descriptor básico de la red social de la planta o *egonet* (*sensu* Olesen, 2022) y su composición, pueden considerarse buenos indicadores del valor de la planta en dicho ambiente, pues su reducción puede ser el detonante de un efecto cascada que lleve a la pérdida o extinción local a más largo plazo de otras plantas, animales, microorganismos y hongos implicados en esta red de interacciones y el complejo entramado trófico asociado (Rezende et al., 2007; Bascompte et al., 2019). De forma intuitiva se tendería a pensar que, cuanto mayor sea el número de interacciones biológicas que una planta mantiene, más importante será su papel en el sostenimiento de la diversidad local, entre otras cosas porque, al aumentar el tamaño de la red, aumentarán también las posibilidades de que la pérdida de una interacción pueda restituirse con alguna otra (*rewiring*), lo que ayuda a mantener las funciones y la diversidad de procesos en el sistema y, en definitiva, aporta estabilidad por la redundancia funcional.

En el actual contexto de cambio global en el que la fragmentación disgrega poblaciones o reduce los tamaños poblacionales, y sabiendo que las poblaciones de pequeño tamaño tienen un mayor riesgo de desaparecer (Matthies et al., 2004), una cuestión de creciente interés es conocer en qué medida la red de interacciones se ve influenciada por el tamaño poblacional de la planta, o en qué medida las poblaciones de pequeño tamaño pueden dar un soporte muy reducido a sus interactuantes. De ir en paralelo tamaño poblacional y red de interacciones, se podría pensar en un riesgo adicional a la estabilidad demográfica de la planta, si lo que se pierden son mutualismos; o en una ventaja adicional, si lo que se pierden son relaciones antagónicas.

Recientemente hemos analizado la diversidad de interactuantes en poblaciones de muy distinto tamaño (grande vs. pequeña) con el fin de determinar el efecto del tamaño poblacional sobre la diversidad de las interacciones.

Para ello, seleccionamos tres especies raras de los Pirineos por ser endémicas y especializadas en roquedos. Es esperable que una población de gran tamaño tenga un número mayor de interactuantes que una población pequeña por el simple hecho de ocurrir sobre una mayor extensión y heterogeneidad ambiental. Sin embargo, es interesante conocer si una población pequeña ha perdido potencial para interaccionar con su entorno o contiene una diversidad de interacciones proporcional a su tamaño, es decir, similar a un parche de igual tamaño dentro de una grande.

Las tres especies rupícolas y endémicas pirenaicas analizadas, *Borderea pyrenaica*, *Pinguicula longifolia* y *Ramonda myconi*, pueden ser abundantes y dominantes en los ambientes donde ocurren. Probablemente por ello, y por el hecho de que aun siendo endémicas cuentan con abundantes poblaciones a nivel regional, no se encuentran catalogadas como amenazadas en ningún listado oficial regional, nacional o europeo (las dos primeras sí aparecen en un listado por su interés a nivel regional).

- *Borderea pyrenaica* es un taxón perteneciente a una familia pantropical que ha quedado relegada a las pedreras pirenaicas, un hábitat que pocas plantas son capaces de soportar por la inestabilidad de estos sistemas en pendiente y por las oscilaciones térmicas que deben soportar. Su pequeño «ñame» o tubérculo crece muy lentamente bajo las piedras, pudiendo superar los 300 años con apenas unos 5 g de biomasa (García & Antor, 1995). Sus flores son visitadas por insectos locales poco frecuentes y escasa reputación, como las hormigas y mariquitas, y en mucha menor frecuencia por dípteros (García et al., 1995).

- *Pinguicula longifolia* es una grasilla restringida a paredones calizos húmedos donde apenas crecen otros pocos especialistas rupícolas, y su supervivencia no solo depende del reclutamiento de nuevas plantas a través de reproducción vegetativa y semillas tras la polinización, sino de una colección de pequeños voladores que quedan atrapados en sus pegajosas trampas. A diferencia de otras grasillas, sus largas hojas colgantes tienen una capacidad superior para capturar insectos voladores de mayor tamaño (Antor & García, 1995).

- *Ramonda myconi* es una planta «resurrección» capaz de desecarse por la falta de lluvias hasta quedar como cartón. También es una planta de grietas y pequeños rellanos en paredes rocosas tanto umbrías en el fondo de barrancos como roquedos más expuestos en el piso subalpino. Tiene una aparentemente pequeña red de interactuantes, como los abejorros polinizadores, hasta que se descubre que el envés de sus peludas hojas en

roseta y el espacio que dejan contra el suelo dan cobijo a numerosos otros pequeños interactuantes que encuentran allí humedad en los momentos de sequía, como el verano.

Para cada una de estas especies elegimos una pareja de poblaciones próximas de forma que mantuviesen en lo posible las condiciones ambientales (entre 0,7 y 22 km en línea recta), pero que difiriesen claramente en su tamaño (grande vs. pequeña). Aunque el tamaño de la población pequeña varió entre especies, lo que diferencia la grande (L) de la pequeña (S) es que existe al menos un orden de magnitud (NL > NS*10). Puesto que es esperable que el número de interactuantes en L sea mayor que en S por el simple hecho de su extensión, dentro de L se muestrearon plantas en tres áreas (L1, L2, L3) de tamaño similar a la pequeña (S). Este diseño permite explorar si la red de interacciones en S es menor que en un parche de similar tamaño de L. Se realizaron numerosos y variados muestreos durante dos ciclos vegetativos para la identificación y captura de todo tipo de artrópodos aéreos visitantes de las plantas (observaciones a través de casi 300 censos durante más de 4 300 minutos, aspiraciones sobre las hojas, *Berlesse*, experimentos de cafetería para la dispersión de semillas, entre otros) (Miranda et al., inédito).

A pesar de tratarse de endemismos estenoicos, el inventario de interactuantes demostró que mantienen una enorme variedad de relaciones con artrópodos, superando las 200 taxa en el caso de dos de ellas (Fig. 3). Además, la composición de interactuantes es muy dispar entre especies, siendo el grupo de insectos minoritario en *R. myconi*, muy abundante en *B. pyrenaica* y totalmente dominante en *P. longifolia*. El resultado más relevante de la comparación entre parches de poblaciones de distinto tamaño fue constatar que las poblaciones pequeñas son visitadas por una comunidad de artrópodos similar en tamaño y composición al registrado en áreas de similar tamaño dentro de las correspondientes poblaciones grandes (Fig. 3).

Un caso extremo de la importancia que puede cobrar una planta rara sería aquel en el que ofrece un nicho único a otro interactuante, resultado de una coevolución íntima histórica. Esto es lo que parece ocurrir con un pequeño ácaro que vive y se alimenta de las presas digeridas sobre las hojas de *Pinguicula longifolia*, planta carnívora endémica del Pirineo central (Antor & García, 1995). Esta pequeña grasilla que vive en paredones rocosos húmedos es el único hábitat conocido del *Oribatula tibialis* subsp. *nova*, pues, en caso de que la planta hospedadora desapareciese, también lo haría su huésped.

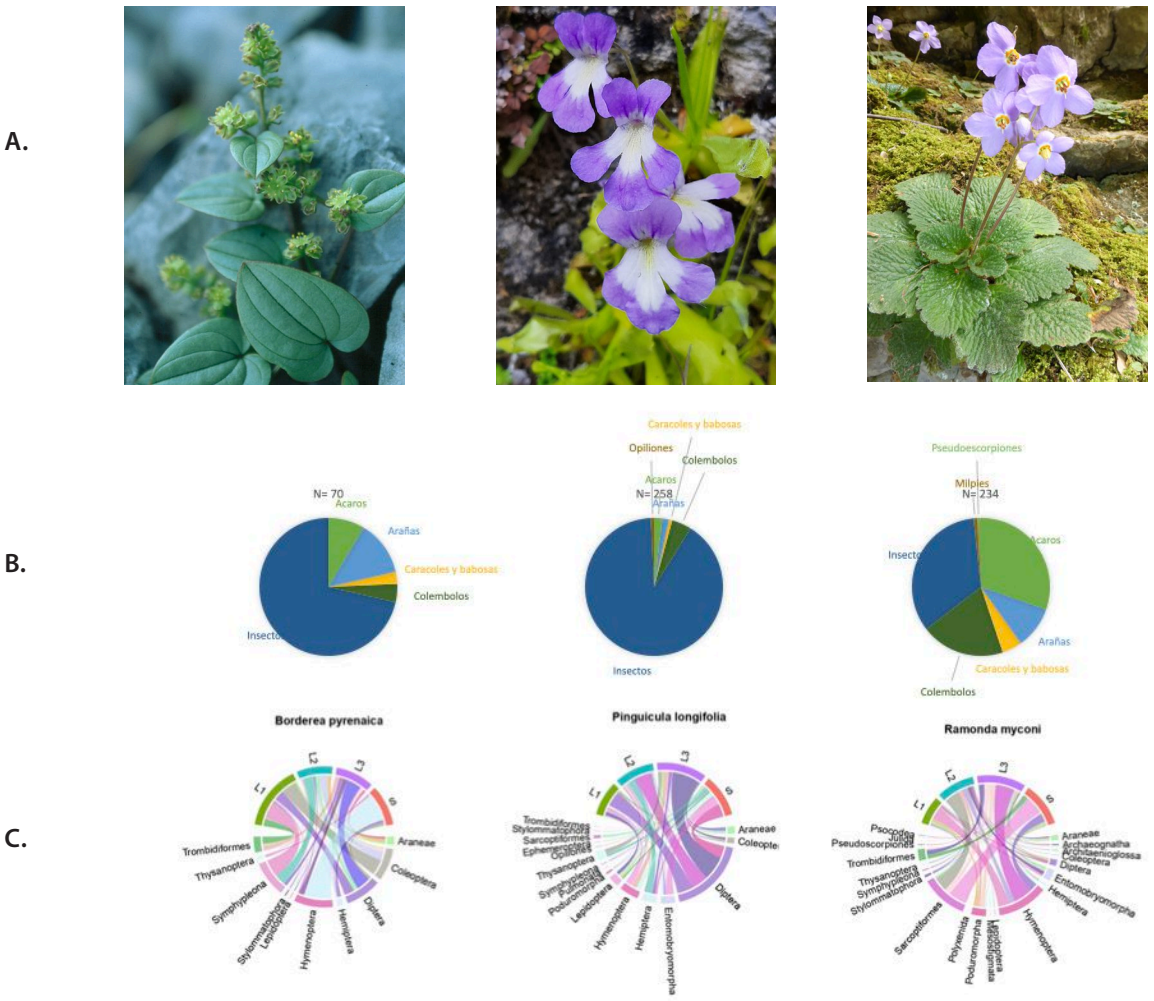


Figura 3. A. Aspecto de las tres plantas rupícolas pirenaicas estudiadas. B. Número y tipo de interactuantes registrados a nivel de grandes grupos (órdenes) para el conjunto de las dos poblaciones estudiadas. C. Abundancia de órdenes en los tres parches delimitados en el interior de la población de gran tamaño (L1, L2 y L3) y la pequeña (S).

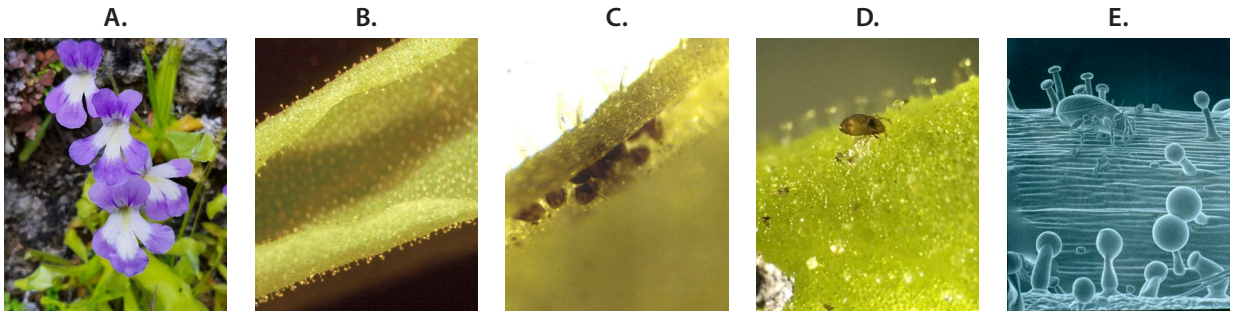


Figura 4. *Pinguicula longifolia*, planta carnívora endémica del Pirineo central (A); superficie foliar cubierta de glándulas pediceladas que atrapan a pequeños artrópodos que entran en contacto con ella (B); un grupo de ácaros *(Oribatula tibialis* subsp. *nova*) en el recoveco de la base de una hoja (C); un ácaro moviéndose por una hoja (D); y una imagen de la superficie foliar tomada con microscopio de barrido (E).

2.2 Evaluando la importancia de las interacciones en plantas raras: modelos demográficos

Algunas interacciones como la polinización, la dispersión o la herbivoría son llamativas y nos parecen importantes para las plantas, por lo que las cuantificamos y podemos incluso estimar sus efectos en el crecimiento de la planta o la capacidad de producir semillas al año siguiente. Sin embargo, el crecimiento o el número de semillas son solo partes del ciclo vital, componentes de la *fitness* y, en el caso de las semillas, les queda un largo camino por recorrer para haber logrado su cometido: germinar, crecer y sobrevivir hasta convertirse en adulto reproductor que vuelve a generar y diseminar semillas. Evaluar la importancia de un proceso requiere conocer todos los restantes procesos asociados, integrarlos y estimar el valor relativo de cada uno. ¿Cómo saber la importancia del aumento de la herbivoría de una voraz larva que ataca las hojas? ¿Cómo podemos comparar si es más perjudicial para la planta el efecto de esa herbivoría que la de un ratón que preda las semillas?

Los modelos poblacionales estructurados no solo son claves para entender la dinámica de cualquier organismo (Morris & Doak, 2002), sino que ofrecen un marco cuantitativo para testar la importancia de una variable o interacción ecológica, puesto que permiten evaluar el efecto de cualquier variable sobre las tasas vitales y la *fitness* del organismo. Los modelos demográficos nos ayudan a interpretar el papel de los factores bióticos y abióticos en el funcionamiento de las poblaciones, de forma que, si podemos cuantificar la diversidad de interacciones, podremos también descifrar su relevancia tras ponderar su intensidad por la sensibilidad del sistema a la tasa vital a la que afecta. No han sido muchos los estudios que han utilizado esta aproximación hasta la fecha (ver revisión en García & Ehrlén, 2009), basada en un método propuesto hace más de tres décadas por Calvo & Horvitz (1990) para evaluar el efecto del aumento en la disponibilidad de polen. El problema de este método es que supone un gran esfuerzo de recolección de información: la estima de las tasas vitales en campo para todos los estadios del ciclo vital de la especie, es decir, el seguimiento demográfico de cientos de plantas marcadas o mapeadas durante al menos dos años consecutivos. Los siguientes ejemplos pretenden ilustrar la utilidad de esta aproximación para el caso de otros dos endemismos pirenaicos especialistas de paredones rocosos, en este caso catalogados como amenazados en listas regionales o incluso europeas como la Directiva Hábitats.

a. ***Petrocoptis pseudoviscosa*** se restringe a un único valle del Pirineo central español. Vive en paredones y extraplomos calizos y se localiza en parches aislados, muchos de ellos con cierta continuidad a lo largo de un encajonado y profundo cañón fluvial. Durante cinco años (1995-1999) se realizó un estudio demográfico en tres poblaciones muy contrastadas por su tamaño poblacional: una muy pequeña y aislada (menos de 20 plantas reproductoras), otra de tamaño intermedio (unos cientos de plantas reproductoras) y otra de gran tamaño dentro del cañón (varios miles de individuos reproductores a lo largo de parches más o menos conectados). El método utilizado y las tasas de crecimiento poblacional resultantes se describieron en García (2008) y se basaron en el seguimiento de más de 700 plantas, la cuantificación de la tasa de fructificación y la posterior depredación anual de frutos, así como numerosas siembras manuales en las grietas para estimar la tasa de germinación.

Todas las piezas del puzle del ciclo vital se integraron en modelos demográficos anuales para cada población, con el fin de determinar a qué tasas vitales era más sensible el crecimiento poblacional. Estos modelos mostraron la máxima estabilidad y mejor tasa de crecimiento poblacional (λ) en la población de tamaño intermedio, precisamente aquella con menor tasa de fructificación (*fruit set*), mayor depredación de frutos, y menor tasa de germinación. Esta población mostraba, además, una estructura poblacional «envejecida» en comparación con las otras poblaciones: menor frecuencia de plántulas y mayor frecuencia de individuos reproductores. La razón se encontraba en la baja sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a la fase reproductiva, a pesar de que las evidencias del proceso reproductivo y la estructura poblacional sugerían lo contrario. La supervivencia de las grandes plantas resultó ser el proceso con mayor influencia en la estabilidad poblacional, una tasa que no tiene relación con las interacciones biológicas. Altas tasas de supervivencia en individuos ya establecidos indican que también lo será la longevidad de las plantas en esta población intermedia (50 años), muy superior a la de mayor tamaño (18,4 años). Podríamos concluir, por tanto, que las interacciones son solo relativamente importantes en el funcionamiento y la *fitness* de esta especie rara y que, además, varían según la población. (Fig. 5)

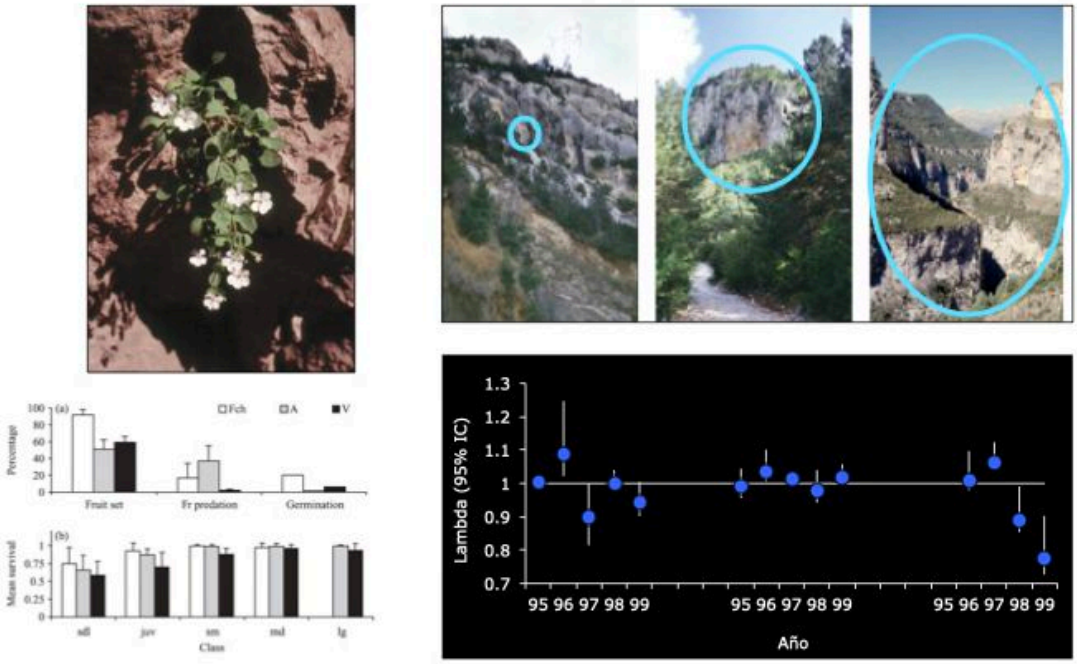


Figura 5. *Petrocoptis pseudoviscosa*. Arriba: aspecto de la planta (izquierda) e imágenes de las tres poblaciones de distinto tamaño estudiadas desde un punto de vista reproductivo y demográfico (derecha). Abajo: Comparación de las tasas de éxito reproductivo (*fruit set*), predación de semillas y germinación en las tres poblaciones (tomado de García, 2008), y tasa de crecimiento poblacional (λ) para cada pareja de años en seguimiento.

b. Borderea chouardii ejemplifica al máximo la importancia de la longevidad como contrapunto a la importancia de las interacciones ligadas a la reproducción. Al igual que su congénere pirenaico (*B. pyrenaica*), se trata de un pequeño relicto dioico de origen subtropical. A diferencia de este, ancla su ñame en grietas y extraplomos en lugar de pedrizas, y está catalogado como «En peligro de extinción» por localizarse en una única población natural mundial (recientemente se ha creado una nueva a varias decenas de km de la natural). Dicha población ha sido monitorizada durante más de 20 años consecutivos y se ha llegado a la conclusión de que las interacciones son, además de complicadas de observar, extremadamente escasas y muy reducidas en diversidad: apenas cuatro tipos de hormigas para la polinización (82% de las visitas florales) y otra especie distinta para la dispersión secundaria (García et al., 2012). Si bien los polinizadores realizan bien su labor de transferir polen de las plantas macho a las plantas hembra (tasa de cuajado de frutos: 82,4%, N = 3 287 flores), este éxito se ve frenado por el método primario de dispersión: la autosiembra en esas mismas grietas junto a la planta madre (8,4%, N = 2568 frutos, Fig. 6).

Durante los primeros años fue un misterio descifrar cómo más de una tercera parte de las plántulas dispersas por la pared rocosa habían llegado a grietas inalcanzables para las hembras, por lo que no podían ser resultado de autosiembra. Algunas podían haber llegado por gravedad, pero esta fuerza solo tiene capacidad para mover las semillas hacia abajo en una pared vertical, lo que inevitablemente hubiese llevado a la extinción de la especie. Algún otro agente debía contrapesar el efecto de la gravedad y ser capaz de hacer remontar las semillas hacia arriba, manteniendo de esta forma una población estable en este hábitat excepcional (Fig. 6). La evidencia de dispersantes no fue revelada hasta 2007, cuando ya los experimentos de cafetería habían demostrado también que alguien recogía las semillas durante varias semanas tras su ofrecimiento. Estas semillas están cubiertas con una capa lipídica y una excrecencia en uno de los extremos, y el agente dispersor resultó ser *Pheidolle pallidula* (Fig. 6).

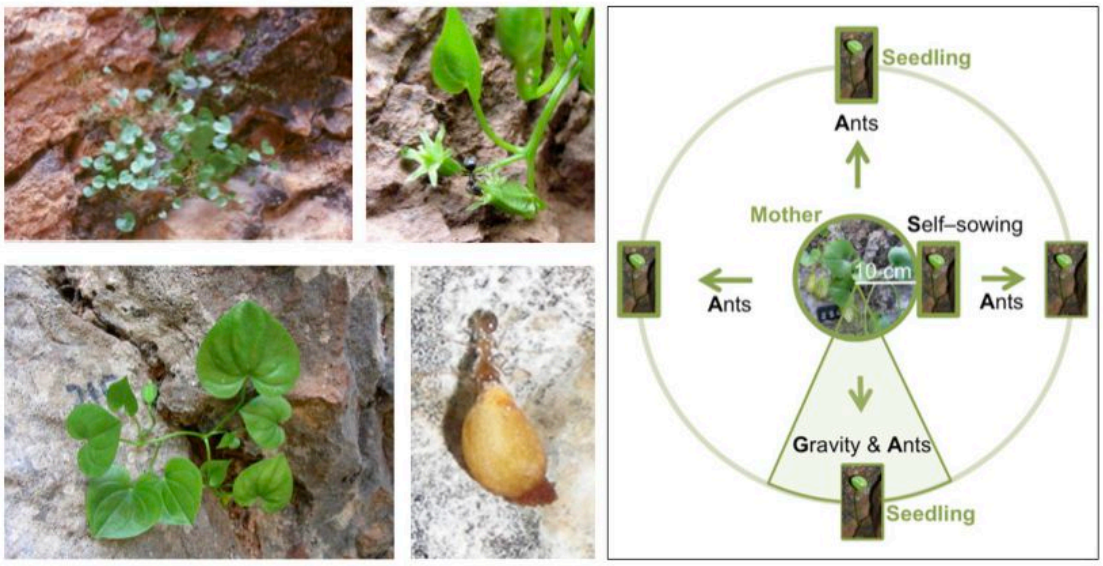


Figura 6. *Borderea chouardii*. Izquierda: aspecto general de la planta, hormiga polinizando una flor femenina, fruto tratando de encajarse en una grieta caliza, y un individuo de *Pheidole pallidula* arrastrando hacia arriba una semilla de la especie. Derecha: Modelo de dispersión utilizado para estimar la efectividad de la dispersión por hormigas en la pared vertical donde se distribuye la mayor parte de la población (reproducido de García et al., 2012).

Dado que no se han observado interactuantes antagonistas en la especie, la red social de esta reliquia se reduce a un pequeño grupo de polinizadores y dispersantes que en última instancia deciden el éxito de su reproducción, básicamente hormigas locales. ¿Qué pasaría si desapareciese la única especie de hormiga observada durante la dispersión? Es en este punto cuando podemos recurrir de nuevo a los modelos demográficos, modificando la intensidad de la interacción (aumentando o disminuyendo el reclutamiento de plántulas) y viendo en qué medida cambiaría la tasa de crecimiento poblacional (λ).

El seguimiento continuado durante dos décadas de cientos de plantas en el interior de la población de *B. chouardii* resultó en una λ = 1.005, lo que indica que se trata de una población extremadamente estable (crecimiento de un 0,05%). Alterar numéricamente el modelo para reducir a la mitad el reclutamiento, que en este caso puede depender de distintos tipos de interacciones (fallo en la polinización o dispersión), resultaría en un descenso de la λ de -0,45%. En otras palabras: aunque los interactuantes redujesen a la mitad su actual efectividad, la estabilidad de la población apenas se vería afectada. No obstante, la pérdida del dispersante es decisiva al realizar un papel esencial para la persistencia de la población en una pared vertical o extraplomada. Podríamos concluir que su papel es cualitativamente indispensable a largo plazo, pero cuantitativamente poco importante en términos anuales. La razón se encuentra en la extraordinaria longevidad de la planta, que puede superar los 300 años (García, 2003). Esta longevidad extremadamente inusual le concede a la planta el privilegio de sufrir bajos reclutamientos durante largos periodos, pues cuando un organismo dispone de tantos años para reemplazarse, la importancia del reclutamiento se diluye.

3. Enseñanzas de las plantas rupícolas en el mundo de las interacciones

Los ejemplos anteriores de plantas rupícolas han mostrado una variedad de situaciones en cuanto al tamaño de la red de interactuantes en plantas raras ligadas exclusivamente a roquedos, en una zona de montaña templada: apenas media docena de artrópodos ligados exclusivamente a la reproducción, en el caso de *Borderea chouardii*; más de 70 en su congénere *B. pirenaica*; y más de 200 en *Pinguicula longifolia* o *Ramonda myconi*. Estos resultados sugieren que cada especie rupícola es un mundo, incluso aunque la morfología de las plantas sea casi idéntica. Teniendo en cuenta que nuestros estudios han sido parciales y que los ambientes rocosos solo son capaces de albergar un reducido número de especialistas y en muy baja densidad, es más que admirable la cantidad y diversidad de organismos que conforman algunas

redes sociales de estas plantas raras. Además, la comparación entre parches de poblaciones pequeñas y grandes demuestra que el tamaño de la red, su diversidad y composición no se ven afectados por el tamaño poblacional de las plantas hospedantes.

Un reciente análisis en la zona de estudio sobre la estabilidad de las poblaciones de pequeño tamaño y las de especies amenazadas —características que suelen confluir en las especies rupícolas— revela que estas tienen poblaciones muy estables, más incluso que otras plantas sin amenaza o de mayores tamaños poblacionales (García et al., 2021). Estas especies raras, que además se localizan en ambientes de muy baja perturbación, adquieren un gran valor por su capacidad para proveer recursos estables a la comunidad local de interactuantes, algunos de ellos a través de relaciones exclusivas o muy singulares surgidas debido a una estrecha convivencia histórica. Por todo ello, proponemos que las plantas raras o amenazadas, especialmente si se encuentran en poblaciones de pequeño tamaño, dejen de ser vistas en forma aislada y exclusivamente desde el prisma de su vulnerabilidad.

A la par que hemos mostrado el gran tamaño de algunas redes sociales de plantas raras, hemos visto también interacciones muy raras y situaciones límite. Por ejemplo, el de un pequeño ácaro único en el mundo que se aloja en una de estas plantas raras tras haberse adaptado para vivir en una superficie que mata a casi todos los restantes artrópodos que la tocan (Antor & García, 1995); o el del reducidísimo grupo de polinizadores y dispersantes para una planta extremadamente rara como *B. chouardii*, lo que sin duda es preocupante. Esta situación, que contradice la teoría de que las especies raras no interaccionan mutualistamente con organismos raros sino comunes —por ser la primera una relación altamente arriesgada y por tanto de improbable mantención en el tiempo (Bascompte et al., 2003)—, puede interpretarse sin mayor conflicto en el marco de la demografía. La longevidad de las plantas otorga un gran peso al papel de la supervivencia (que podría verse afectada por antagonistas que no se han encontrado) frente al del reclutamiento (dirigido por mutualismos sí observados), situación que disminuye el riesgo de escasez o falta de polinizadores o dispersores durante prolongados periodos. La alta supervivencia de los individuos es característica de ambientes muy difíciles, como los roquedos o el medio alpino (Forbis & Doak, 2004), y la clave de la longevidad, característica que no solo tampona la posible ausencia temporal de interactuantes, sino también el efecto de otras amenazas como la variabilidad climática (Morris et al., 2008). Sin duda, este hecho y la baja probabilidad de perturbación en medios rocosos (Larson et al., 2000) son claves para entender la persistencia a largo plazo de interacciones escasas o arriesgadas en plantas raras y poblaciones relictas.

En un planeta sometido a intensos y transformadores cambios del medio natural, en el que cada vez la biodiversidad va quedando relegada a espacios de menor tamaño y peor calidad, sin duda cobran gran importancia las pequeñas poblaciones de organismos localizados en ambientes raros pero estables y escasamente perturbables, ya sean de plantas o animales que interaccionan con ellas.

Agradecimientos

Los autores agradecen el financiamiento de los proyectos CYTED 418RT155. Agradecen también la colaboración de numerosas personas y Agentes de protección de la naturaleza que durante años acompañaron para la toma de datos demográficos de las plantas, y la participación de más de 50 expertos taxonomistas en la clasificación de interactuantes.

CAPÍTULO

14



LA COMUNICACIÓN EFECTIVA DE LA CIENCIA EN LA SOLUCIÓN DE DESAFÍOS AMBIENTALES: INVOLUCRANDO A LOS CIENTÍFICOS EN EL PROCESO

Luis Navarro[1]

La imagen es un ejemplo de cómo la utilización de técnicas audiovisuales puede ayudar en la transmisión de mensajes complejos a la sociedad. Créditos de imagen: Divulgare.net.

[1] Laboratorio Divulgare.net. Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo. Universidad de Vigo. España. Email: lnavarro@uvigo.es

Resumen

Quienes se dedican a la investigación científica están capacitados para contar historias; sin embargo, estas historias son de naturaleza científica y utilizan un lenguaje técnico, por lo que, para comprender y contextualizar la información, se requiere capacitación. A menudo esta información resulta inaccesible para un público más amplio, lo cual es problemático, pues la comunicación científica a la sociedad es cada vez más importante para conseguir financiamientos y, sobre todo, para generar una divulgación efectiva, introducir y justificar la investigación ante la sociedad. En este capítulo, se aborda la necesidad de que científicos y científicas se involucren en el proceso de comunicación social de la ciencia mediante la utilización de diferentes herramientas y metodologías que permitan traducir una publicación científica compleja a una historia contada en un formato ampliamente accesible. Para ello, se exploran estrategias efectivas de divulgación científica que ayuden a trasladar el mensaje a la sociedad y fomenten la participación de dicha sociedad en la resolución de los desafíos ambientales que actualmente enfrentamos. Además, se plantea cómo desarrollar un plan de comunicación que facilite el proceso de transferencia de información a la sociedad. Esperamos que las herramientas, metodologías de divulgación y técnicas expuestas ayuden a las y los colegas de ciencias a involucrarse en el campo de la divulgación científica con un doble propósito: lograr que la ciencia sea más accesible y comprensible para audiencias diversas, y fomentar una mayor participación e interés de la ciudadanía en la investigación científica y en sus resultados.

Introducción

La ciencia es una herramienta poderosa que nos ayuda, mediante el método científico, a entender el mundo natural y los fenómenos que nos rodean, a distinguir patrones regulares, a razonar y a experimentar. Su valor se maximiza cuando este conocimiento se utiliza para resolver problemas prácticos y mejorar la calidad de vida de las personas y las condiciones del planeta. El Antropoceno resulta un campo de trabajo ideal para poner en valor el papel de la ciencia en la resolución de problemas prácticos, al ser un periodo que se caracteriza por el impacto significativo de la actividad humana, a nivel global, en los sistemas naturales y ambientales del planeta. El conocimiento generado por la ciencia acerca de los patrones y mecanismos de este cambio debería ser un elemento clave en la toma de decisiones orientadas a resolver y frenar el deterioro ambiental que la humanidad está provocando en el planeta (Steffen et al., 2015). La comunidad científica internacional lleva décadas trabajando para comprender las causas y los efectos del cambio

climático, la pérdida de biodiversidad y otros aspectos relacionados con la conservación del medio ambiente (Reiners et al., 2017; Anderson et al., 2021). A partir de los resultados de estos estudios, hoy sabemos que las acciones humanas han tenido un impacto profundo en la biósfera, la geología y los sistemas climáticos de la Tierra. Estos estudios resaltan la necesidad urgente de tomar decisiones basadas en las evidencias empíricas para abordar los problemas ambientales y climáticos causados por la actividad humana y para encontrar formas más sostenibles de coexistir con el entorno natural (Ripple et al., 2017).

Sin embargo, a pesar de que el consenso sobre esta realidad se vuelve más fuerte en la comunidad científica internacional, y la sociedad consistentemente expresa una actitud a favor de la ciencia (Funk & Rainie, 2015; Metz et al., 2018; Kovaka, 2021), socialmente los problemas medioambientales son cada vez más cuestionados en la arena política (Gauchat, 2012) y por el conjunto de la sociedad. Un ejemplo de esto es la organización del movimiento negacionista del cambio climático. Vemos que, a pesar del esfuerzo invertido por la comunidad científica para comprender los efectos del cambio climático, la pérdida de biodiversidad y otros aspectos relacionados con la conservación del medio ambiente, no se ha producido un cambio significativo en la percepción, la opinión y la comprensión social del problema (Dunlap & McCright, 2011).

Hay, al menos, dos razones que ayudan a explicar este contrasentido. Por un lado, el tecnooptimismo está haciéndonos creer que cualquier problema encontrará su solución de la mano de la tecnología (ver Box 1), a pesar de que hay evidencias fundadas de lo contrario (Keary, 2016; 2023). Por otro lado, la transferencia de la información generada en el ámbito de la comunidad científica a la sociedad no está siendo la más adecuada (Miller, 2004; Blumstein & Saylan, 2007; Lederman, 2007). La comunidad científica está generando un importante y robusto cuerpo de información con relación a los problemas ambientales producidos durante el Antropoceno. Sin embargo, el conocimiento está creciendo más rápido que nuestra capacidad de compartirlo y transmitirlo adecuadamente, por lo que no está siendo utilizado para buscar soluciones que alivien los problemas (Hartomo & Cribb, 2002).

Uno de los mayores desafíos a los que como sociedad nos enfrentamos actualmente es el cambio global y la conservación del medio ambiente. Para producir un cambio en este ámbito, se hace imprescindible la difusión a la sociedad de información rigurosa y de fuentes originales. En este capítulo se aborda la necesidad de que quienes se dedican a la investigación científica se involucren en el proceso de comunicación social de la ciencia (Thorp, 2022), se exploran estrategias efectivas de divulgación científica que pueden ayudar

a trasladar el mensaje a la sociedad y fomentar una participación activa de dicha sociedad en la resolución de los desafíos ambientales que enfrentamos (Richardson & Razzaque, 2006) y, finalmente, se plantea cómo desarrollar un plan de comunicación que ayude en el proceso de transferencia de información a la sociedad.

1. ¿Está fallando el sistema de comunicación de ciencia a la sociedad?

Como se mencionó anteriormente, la ciencia permite, a través del método científico, estructurar el conocimiento del entorno natural obtenido mediante la observación de patrones regulares, de razonamientos y de experimentación. Los resultados que se obtienen de este trabajo suelen ser publicados, en primera instancia, en revistas o foros especializados, donde rápidamente están disponibles para su uso y escrutinio por otros investigadores. Dicho proceso es conocido como difusión científica (acción de contar los resultados de una investigación a un público preparado, experto). Este formato de diseminación del conocimiento entre profesionales de la investigación proporciona un vehículo crucial para compartir y validar nuevos conocimientos en la comunidad científica, lo que contribuye al avance continuo de la investigación y la comprensión en diversos campos, como se ha puesto de relieve recientemente durante la crisis global del COVID-19 generada por el virus SARS-CoV-2 (Lee & Haupt, 2021). La difusión rigurosa y correcta de la investigación mediante el sistema establecido de las publicaciones científicas con revisión de pares constituye el primer paso en el proceso de comunicación social de la ciencia (ver Box 2).

Sin embargo, los resultados de la investigación científica pueden tener otros canales de difusión. De hecho, cuando se identifica una ventaja social de estos conocimientos, son transferidos a la sociedad a través de otros vectores de comunicación. Este proceso, conocido como transferencia de conocimiento, es una actividad cuyo objetivo es dar a conocer conocimientos científicos y tecnológicos, experiencia, habilidades y capacidades adquiridas mediante la investigación con el fin de fomentar su uso y explotación fuera del ámbito académico y de la investigación.

El tercer pilar de este proceso de comunicación social de la ciencia es lo que se conoce como divulgación, que consiste en trasladar el conocimiento científico a personas legas en estas materias. Para ello, se utilizan lenguajes, códigos y medios compartidos con esta parte de la sociedad, tratando de hacer la comunicación atractiva y fácil de interpretar.

Mientras que la difusión entre científicos se ha instaurado en todas las disciplinas científicas (pues acostumbran a publicar los resultados de sus trabajos en revistas científicas especializadas), la transferencia se limita a un tipo de investigación que se ha dado en denominar «investigación aplicada», la que habitualmente está orientada a resultados y suele colaborar estrechamente con organizaciones, empresas y comunidades para garantizar que las soluciones desarrolladas sean aplicables y útiles en la sociedad. Por su parte, la divulgación científica se reduce a la comunicación de unos pocos resultados del trabajo de investigación, principalmente con implicación directa en la actividad humana.

El papel de los científicos en la comunicación de la ciencia

Aunque la mayoría de los investigadores científicos están de acuerdo en que interactuar directamente con la sociedad es un esfuerzo que merece la pena (Davies, 2008), las tasas generales de participación siguen siendo bajas y muy variables entre disciplinas científicas (Jensen et al., 2008; Jensen, 2011). A pesar de que en numerosas instituciones se estimula a quienes realizan investigación en ciencia para que se impliquen en la comunicación de esta, existe cierta resistencia a buscar la atención de los medios por sus percepciones sobre el manejo de controversias pasadas (Allan, 2002). Esto genera que gran cantidad de investigadores no interactúen de manera proactiva con los profesionales de la comunicación, como los responsables de prensa de las universidades o las unidades de cultura científica (Khot, 2011). Existe, además, un sentimiento extendido entre los investigadores de falta de capacidades para participar en actividades de divulgación porque no se sienten preparados para interactuar eficazmente con el público (Royal Society, 2006; Peters et al., 2008; Jensen et al., 2008; Besley & Nisbet, 2011). Durante el proceso de formación de profesionales dedicados a la actividad científica se dispone de excelentes manuales y literatura que ayudan a dirigir y estructurar la carrera académica. Sin embargo, resulta complicado aprender sobre la metodología de divulgación efectiva a partir de la literatura, porque la información está dispersa en bibliografía sobre educación, pedagogía, sociología, comunicación y psicología (Carleton-Hug & Hug, 2010), y estos estudios rara vez están dirigidos a científicos. Además, actualmente existe escasa infraestructura para que reciban capacitación formal en comunicación pública de la ciencia. Otras razones por las que muchos investigadores son reacios a involucrarse en el proceso de comunicación social de la ciencia son la desconfianza hacia los medios de comunicación pública y sus intereses, la desconfianza en sus propias habilidades, el temor a la reacción de sus colegas, la falta de recompensas profesionales, el exceso de ocupación, el temor a que su trabajo caiga en manos equivocadas o a la reacción de grupos de presión (Hartomo & Cribb, 2002).

Sin embargo, existen poderosas razones por las que los científicos también deberían involucrarse en la comunicación social de la ciencia, más allá de la difusión (comunicación entre colegas). Algunas de estas razones se basan en la evidencia de que, al conocer profundamente sus trabajos de investigación y estar familiarizados con la interpretación de los resultados publicados en revistas técnicas, tienen la capacidad de sintetizar dicha información para transmitirla, de manera sencilla y objetiva, a un público lego. De esta manera los investigadores científicos podrían contribuir a hacer del mundo un lugar más seguro, más próspero y sostenible, asesorando a líderes, responsables políticos y gestores sobre los últimos avances y su significado para la sociedad; tendrán un contacto más próximo con la sociedad facilitando el intercambio de opiniones, necesidades y comentarios con la audiencia; estarán preparados para ayudar a los gobiernos a formular mejores políticas públicas; tendrán mayor capacidad de generar vocaciones científicas en la sociedad y, al popularizar la ciencia, incrementarán la posibilidad de atraer mayores inversiones para el sector. Además, otro motivo por el que pueden dedicar una parte de su tiempo a la comunicación social de la ciencia es, sencillamente, compartir la alegría del conocimiento (Hartomo & Cribb, 2002).

Evidentemente, todo lo anterior implica un esfuerzo adicional, pero que de alguna manera será recompensado. Una posibilidad es que los científicos dediquemos una parte de nuestros recursos —dependiendo de las capacidades y posibilidades de cada uno— a comunicar los resultados de los trabajos de investigación a la sociedad en general, utilizando herramientas, técnicas y metodologías accesibles en la actualidad.

2. ¿Cómo incrementar la difusión de los proyectos de divulgación científica?

La divulgación científica desempeña un papel crucial en la comunicación efectiva de los resultados de investigación a la sociedad y genera importantes beneficios tanto para científicos como para la sociedad. Al divulgar directamente los resultados de su trabajo a la sociedad, los científicos pueden trasladar su mensaje de manera efectiva y generar conciencia y acciones concretas. La divulgación científica no solo informa, sino que también empodera a los integrantes de la sociedad para tomar decisiones informadas y participar activamente en la protección y conservación del medio ambiente (Richardson & Razzaque, 2006). Sin embargo, el proceso de divulgación científica requiere destrezas en cierto modo diferentes de las utilizadas de manera rutinaria en la comunicación entre científicos. A continuación, se entregan algunas pautas que facilitarán el proceso de divulgación social de la ciencia.

Comunicación clara y accesible. Uno de los principales desafíos de la divulgación científica es transmitir información compleja de manera clara y accesible para el público general. Los científicos deben evitar el uso excesivo de terminología técnica y emplear un lenguaje comprensible para llegar a una audiencia diversa. El uso de ejemplos, metáforas y visualizaciones puede ser una forma efectiva de hacer que los conceptos complejos sean más tangibles y fáciles de entender.

Uso de medios de comunicación. Los medios de comunicación desempeñan un papel importante en la divulgación científica, ya que tienen un alcance masivo y pueden llegar a audiencias variadas (Wilkinson & Weitkamp, 2013). Los científicos pueden utilizar medios tradicionales, como periódicos, revistas y programas de televisión, y medios digitales, como blogs, podcasts y plataformas de redes sociales, para difundir su mensaje. Colaborar con periodistas científicos y expertos en comunicación puede ayudar a traducir la investigación en historias atractivas y accesibles para el público general.

Participación en eventos de divulgación social. Participar en eventos sociales, como *Pint of Science*, la Noche de los investigadores, *Nerd Nite*, *Café con Ciencia*, o ferias científicas es otra estrategia efectiva para trasladar el conocimiento científico a la sociedad (Martín-Sempere et al., 2008; Marchal, 2012; Paul & Motskin, 2016; Koomen et al, 2018; Tan & Perucho, 2018; Georgescu, 2023). Estos eventos no solo brindan una oportunidad para presentar los resultados de los estudios científicos, también permiten establecer conexiones con otros científicos, responsables de la toma de decisiones y miembros del público interesados en el tema que podrán enriquecer la discusión mediante el aporte de perspectivas diferentes de los problemas y, en muchos casos, ajenas a la ciencia. Además, suelen atraer la atención de los medios de comunicación, lo que aumenta la visibilidad de los resultados de la investigación.

Colaboración con educadores y formadores. Los educadores y formadores tienen un papel clave en la divulgación científica, ya que están capacitados para transmitir conocimientos a las generaciones más jóvenes. Colaborando con profesores y desarrollando materiales educativos que se ajusten al currículo escolar, nos aseguraremos, por ejemplo, de que la ciencia relacionada con el cambio global y la conservación ambiental se integre en el proceso educativo. Talleres, charlas y programas educativos específicos pueden ayudar a despertar el interés de los estudiantes y fomentar su participación en la protección del medio ambiente.

Comunicación bidireccional y participación pública. En el ejercicio de la divulgación científica es relevante no solo transmitir información, sino

también escuchar a la sociedad y aprender de ella. La comunicación bidireccional y la participación pública son estrategias que involucran a la sociedad en el proceso científico, permitiendo que sus voces sean escuchadas y que aporten perspectivas valiosas, aunque a veces no estén sustentadas en el método científico. Por esa razón, organizar mesas redondas, debates o encuestas para fomentar la participación activa de la sociedad en la toma de decisiones relacionadas con el cambio global y la conservación es una excelente instancia para promover la comunicación bidireccional (Richardson & Razzaque, 2006). Además, el establecimiento de canales de retroalimentación, como buzones de sugerencias, realización de encuestas de opinión o plataformas en línea, puede facilitar el intercambio de información y opiniones entre los científicos y la sociedad.

Entrenamiento en las técnicas narrativas. Las historias tienen un poder innegable para captar la atención de la sociedad y generar empatía. Los científicos pueden utilizar técnicas narrativas para transmitir su mensaje de manera efectiva. Contar historias reales de cómo el cambio global ha afectado a las personas y a los ecosistemas, o presentar ejemplos de soluciones innovadoras, puede generar una conexión emocional y motivar a la sociedad a tomar medidas. La narrativa también puede ayudar a contextualizar la ciencia y hacerla más relevante y significativa para la vida cotidiana. En este contexto, existen diferentes técnicas narrativas que ayudan a captar la atención de nuestro público objetivo (ver Box 3).

Alianzas con actores clave. La colaboración y las alianzas estratégicas con actores clave, como organizaciones no gubernamentales, empresas, líderes comunitarios y gobiernos, pueden amplificar el impacto de la divulgación científica. Al unir fuerzas, los científicos aprovechan las redes y los recursos de estas organizaciones para llegar a audiencias más amplias y lograr un mayor alcance. Además, estas alianzas pueden impulsar la implementación de soluciones y acciones concretas en respuesta a los desafíos ambientales identificados por la investigación científica.

Construir confianza y credibilidad. La divulgación científica exitosa se basa en la confianza y la credibilidad. Cuando los científicos publican los resultados de sus trabajos en revistas científicas deben ser transparentes en relación con sus metodologías, compartir sus datos y resultados de manera abierta y someterse a la revisión de pares para garantizar la calidad de su trabajo. La honestidad y la integridad son fundamentales para establecer la confianza del público en la ciencia. Por esa misma razón, es importante que toda la información que se quiera divulgar esté sustentada en publicaciones de revistas científicas especializadas que ya han corroborado que el trabajo de

los investigadores ha mantenido criterios de calidad suficientes (Box 2, Figura 1). Además, la comunicación clara, evitando exageraciones o alarmismos, y reconociendo las incertidumbres inherentes a la ciencia, contribuye a fortalecer la credibilidad de los mensajes.

Es innegable que promover la divulgación científica en el ámbito de la conservación medioambiental es un imperativo fundamental en el que la comunidad científica ostenta una posición central. Con estas sencillas pautas, el esfuerzo realizado por los propios investigadores se verá recompensado rápidamente. No obstante, es necesario comprender que, para materializar este propósito, hay que instaurar políticas de reconocimiento dirigidas a aquellos investigadores que participan activamente en esta encomienda. Asimismo, se impone la tarea de fomentar una divulgación de calidad, con un alcance que abarque amplias capas de la sociedad, y establecer mecanismos de control y escrutinio que aseguren la veracidad y precisión de la información objeto de divulgación.



Figura 1. Ejemplo de información transmitida a una audiencia determinada sustentada en los datos de publicaciones científicas. Respaldar la divulgación de información con evidencias científicas publicadas es fundamental para establecer una sólida reputación profesional como divulgador, basada en la confianza y credibilidad del público.

3. Desarrollo de un plan de comunicación científica para facilitar la labor de divulgación

Como científicos, nunca se nos ocurriría diseñar un experimento sin una cuidadosa planificación y definición de los objetivos. Sin embargo, muchos trabajos de comunicación de la ciencia se realizan sin aclarar el objetivo de la comunicación, el público al que se dirige o la razón de elección del medio de transmisión. Desarrollar un plan de comunicación previo a un ejercicio de divulgación científica es crucial porque asegura que la información sea presentada de manera coherente, relevante y comprensible, y que llegue de manera efectiva al público objetivo, de modo que contribuya al éxito y la efectividad de la divulgación.

Un plan de comunicación establece claramente los objetivos específicos de la divulgación científica. Define qué se quiere lograr, a quién se dirigirá la información, cuál será el enfoque para transmitir el conocimiento de manera efectiva y cuáles son los medios disponibles y necesarios para lograr los objetivos planteados. Los pasos lógicos para desarrollar este plan son:

1) Identificar el objetivo de la comunicación.
2) Identificar la audiencia.
3) Desarrollar el mensaje que se quiere transmitir.
4) Decidir el canal o herramienta de transmisión que se utilizará.
5) Organizar el tiempo.
6) Decidir cómo se evaluará la viabilidad del proyecto.
7) Implementar el proyecto y evaluarlo.

Definir previamente y con claridad el objetivo de la divulgación científica es fundamental para gestionar de manera eficiente nuestro proyecto de comunicación. Estos son solo algunos ejemplos de objetivos que puede perseguir un proyecto de divulgación: a) transmitir conocimientos; b) fomentar un cambio en el comportamiento social; c) despertar vocaciones; d) valorizar la ciencia; e) valorizar la investigación y a las personas que se dedican a esta disciplina profesional; e) ser un espectáculo: utilizar la divulgación como vehículo de entretenimiento social; f) explicar la historia de la ciencia y/o sus procesos, y g) fomentar la participación ciudadana en el debate científico.

A continuación, corresponde preguntarse por el público objetivo. Cuando hablamos de «sociedad», podemos referirnos a público de grupos de edad o género diferentes. Pero también podemos estar interesados en dirigir nuestra comunicación a gestores y políticos con capacidad de generar cambio social, a gente con formación, a otros comunicadores, a periodistas o a un público local, regional, nacional o incluso internacional. También podemos estar interesados en transmitir nuestro mensaje a la sociedad en su conjunto. Como consecuencia de esta disparidad, resulta sumamente importante definir el público objetivo de nuestra comunicación y conocer los intereses, creencias, conocimiento medio y agendas de la audiencia elegida. Teniendo esta información básica sobre nuestro público objetivo, estaremos más preparados para organizar el mensaje a transmitir, y definir cómo y cuándo es el mejor momento para hacerlo. En este sentido, es muy importante tener o entrenar la capacidad de empatizar con el sector de la población al que queremos dirigir nuestro mensaje.

Una vez que tenemos claro cuál es el objetivo de nuestra comunicación (¿para qué la hacemos?) y conocemos las necesidades y conocimientos del público diana al que la dirigiremos, estamos en disposición de comenzar a desarrollar el mensaje, adaptándolo a la audiencia, de manera que facilite la conexión rápida. Sabiendo que, en general, la sociedad está expuesta a una enorme cantidad de información y que, en la mayoría de los casos, la elección de la información a la que se accede está condicionada por un título, y a veces un subtítulo impactante, la elección de un titular con palabras precisas, específicas, concisas y llamativas contribuye a producir una difusión efectiva (Serrano, 2004; Arellano et al., 2018). Es evidente que muchos científicos no compartimos esta conducta, que, en ocasiones, puede favorecer el sensacionalismo y la banalización de la ciencia; sin embargo, no es menos cierto que, si no somos capaces de llamar la atención del público, es muy probable que nuestra comunicación no llegue a producir los resultados deseados. En este sentido, la utilización de un recurso inicial impactante, que enganche a la audiencia, ayudará también a captar su atención desde el inicio de la interacción (Reynolds, 2009). Otra forma de involucrar al público en la comunicación puede consistir en presentar preguntas o datos de investigación como un rompecabezas para resolver y generar una lluvia de ideas sobre hipótesis o interpretaciones de manera conjunta entre divulgador y público (Reynolds, 2009). Esta discusión también puede servir como una evaluación informal del público y familiarizar al comunicador científico con las ideas preconcebidas y actitudes del público específico (Varner, 2014).

Si dominamos el cuerpo de información que queremos transmitir, deberíamos ser capaces de contar nuestra historia mediante un mensaje bien estructurado y, en la medida de lo posible, sintético. En este proceso, es muy importante que nos esforcemos en redactar el mensaje desde la empatía con nuestro público y utilizando las estructuras narrativas que mejor se ajusten a él (ver Box 3). Aunque pueda resultar tedioso, es muy aconsejable que, una vez que tengamos redactado nuestro mensaje, lo revisemos críticamente, cerciorándonos de que cumpla la «regla de las 6 C» en comunicación: el mensaje debe de ser claro, correcto, conciso, creíble, comprensivo y consistente.

En algunos casos, este mensaje redactado será el primer paso, ya que más tarde tendremos que adaptarlo a la herramienta de transmisión que hayamos decidido utilizar. Como se ha comentado previamente, es importante conocer y empatizar con el público objetivo. Para ello, debemos conocer sus gustos, identificar los vectores de transmisión de información a los que tiene acceso y evaluar las posibilidades técnicas que tenemos para interactuar de manera eficiente con dicha audiencia. En función de estas variables, seleccionaremos el vehículo de transmisión que mejor se ajuste a las necesidades y a las posibilidades financieras, de oportunidad y de conocimiento disponible del equipo comunicador, y que sea más eficiente para la comunicación particular.

A partir de este momento, nuestro esfuerzo deberá encaminarse a organizar los tiempos, los medios y el equipo humano y técnico disponible, concretando, en caso de ser necesario, las necesidades de materiales y personas para desarrollar nuestro proyecto en un periodo de tiempo que permita alcanzar el objetivo inicial de comunicación. Con esta información ya estaremos en disposición de establecer la secuencia de actividades y definir los plazos de cada una de ellas y del proyecto en su conjunto. En esta fase, suele ser conveniente establecer un organigrama con el correspondiente calendario de actividades y plazos bien definidos. Es importante que, una vez establecido este calendario, no nos alejemos de los plazos que hemos definido porque esa falta de rigor podría llevarnos a una pérdida de credibilidad ante nuestra audiencia y financiadores, en el caso de tenerlos.

Para muchos comunicadores sociales, ya sería el momento de ponerse a trabajar en ello, pero para profesionales con una forma de funcionar basada en el método científico, el proyecto de comunicación quedaría «cojo» si no somos capaces de evaluar la eficiencia del proyecto. Por esto, resulta de gran ayuda identificar algunos puntos clave del proyecto que puedan ser sometidos

a evaluación una vez finalizado este. Algunos ejemplos de indicadores que nos pueden aportar mucha información para mejorar futuros proyectos y analizar la eficiencia del plan propuesto son de carácter cualitativo, por ejemplo, si se cumplen los plazos previstos, si el presupuesto se ha ajustado, si la audiencia ha entendido el mensaje, si el mensaje ha generado algún cambio de comportamiento en la audiencia; o bien de carácter cuantitativo, como cuántas personas reciben el mensaje, qué distribución geográfica alcanza, etc. Estos indicadores deberían quedar definidos claramente antes de desarrollar el proyecto definitivo de comunicación y ser evaluados y analizados de manera objetiva al finalizar este. En este punto, ya se está preparado para desarrollar un proyecto de comunicación. Es importante que el divulgador sea capaz de provocar en la audiencia interés por el mensaje científico y trasladarle la emoción que lo ha llevado a realizar esta labor social.

Una vez que se considere que la fase de exposición del proyecto ha finalizado, se deberá dedicar un tiempo adicional a calcular los indicadores de evaluación que se habían establecido. Con ellos, se podrán identificar y solucionar problemas, mejorar los posteriores planes de comunicación y hacer una valoración cuantitativa y cualitativa de los logros conseguidos.

De manera resumida, un plan de comunicación ayuda a tener claro:

1) Los cambios que se desea lograr en la audiencia utilizando la comunicación (objetivos).
2) Los individuos o grupos sobre los que se desea influir (público objetivo).
3) Lo que se quiere transmitir (mensaje clave).
4) Las personas y herramientas más adecuadas y efectivas (canal de transmisión).
5) Los productos y actividades más efectivas para cada público objetivo.
6) El mecanismo con que se lograrán los objetivos (actividades y cronograma).
7) Los resultados que se desean obtener.
8) La forma en que se medirán los resultados del proyecto.

¿Qué método de comunicación puedo elegir?

La elección del método de comunicación científica dependerá de factores como el público objetivo, el propósito de la comunicación y el formato de transmisión que mejor se adapte a las necesidades, habilidades y posibilidades del comunicador, y a la forma en que se desee que el trabajo sea percibido. Sin embargo, antes de elegir el método de interactuar con el público objetivo, es

conveniente tener en mente que las posibilidades de éxito dependerán no solo de la «calidad científica» del mensaje, sino también de la «huella» que dicho mensaje deje en el receptor. En este sentido, es importante considerar que la literatura científico-docente ha demostrado el poder de la participación activa para fomentar el aprendizaje (Handelsman et al., 2004; Michael, 2006). De manera similar, el diálogo bidireccional tiene efectos más profundos sobre el interés y la comprensión social mutua que las presentaciones unidireccionales (Lehr et al., 2007). Incluso, en un entorno tradicional de presentador y audiencia, como una conferencia, una exposición o el desarrollo de contenido web, el diálogo puede facilitarse invitando explícitamente las preguntas y los comentarios. Escuchar atentamente, responder con calidez y respeto, y ofrecer seguimiento por correo electrónico u otro medio (Monroe, 2011) son acciones que ayudarán a dejar una impronta positiva en el público.

Considerar el uso de las emociones puede constituir otra estrategia apropiada para generar un impacto en el público receptor. La utilización de la emoción es una poderosa fuerza motivadora que promueve la relevancia personal, ayuda a la memoria a largo plazo y puede incentivar a una persona para responder y participar (Ballantyne & Packer, 2005), pero debe gestionarse con precaución. Las apelaciones al miedo, en particular, pueden tener efectos no deseados y generar sentimientos de impotencia que se convierten en negación, apatía o resignación y que, en última instancia, disminuyen el compromiso del público con el objeto de la divulgación (Bain et al., 2012). Por ello, es importante que el divulgador enfatice en los beneficios de tomar medidas propuestas por la comunidad científica y en los logros conseguidos, sobre todo como epílogo a su exposición.

Finalmente, respecto al diálogo bidireccional entre el divulgador y el público, es importante tener en cuenta que, aunque la información rigurosa transmitida por el divulgador puede persistir, el entusiasmo y el compromiso activo del público se desvanecerán en ausencia de refuerzo (Adelman et al., 2000). Por ello, es conveniente prolongar esa interacción en el tiempo proporcionando activos, como una lista de recursos en línea, personas formadas a quienes contactar, un calendario de eventos públicos o actividades para llevar a casa (Ballantyne & Packer, 2005). De esta forma, podremos mantener el entusiasmo y proporcionar vías factibles para lograr un compromiso continuo en el público objeto de nuestra comunicación.

Teniendo en cuenta la importancia de empatizar con el público para «dejar huella», se presentan algunas opciones comunes para interactuar con él y se exponen las razones por las que podrían elegirse:

a. **Encuentros en la naturaleza.** Existe fuerte evidencia empírica de que, en la mayoría de los públicos, el aprendizaje basado en las propias experiencias afecta de manera positiva las actitudes y creencias más fuertemente que los argumentos o razonamientos lógicos, aunque estos sean impartidos por científicos reputados (Lejarraga, 2010; Myers et al., 2013). En el caso de la comunicación medioambiental específicamente, los encuentros directos con la naturaleza han demostrado ser más poderosos para fomentar el aprendizaje y el interés personal que las imágenes (Berkowitz et al., 2005). La observación de plantas, animales o interacciones entre organismos en vivo, en particular, promueve una fuerte conexión personal con la ciencia y la naturaleza en muchos públicos (Myers et al., 2013). Algunas posibles actividades son las excursiones guiadas, los talleres temáticos al aire libre o los maratones de identificación y documentación de cualquier tipo de biodiversidad, como, por ejemplo, los Bioblitz (Figura 2).



Figura 2. Durante un Bioblitz se utiliza una variedad de métodos como la observación directa, la fotografía, la captura de muestras y la utilización de herramientas como guías de campo y aplicaciones móviles para identificar las especies con el fin de identificar y documentar la mayor cantidad posible de diversidad en un área específica. Los participantes pueden incluir científicos, naturalistas, estudiantes, voluntarios y miembros del público en general. Los datos recopilados durante un Bioblitz pueden ser útiles para la investigación científica, la conservación de la biodiversidad y la educación ambiental.

b. **Artículos en medios especializados en divulgación.** Revistas especializadas en divulgación científica, publicaciones en plataformas en línea enfocadas en ciencia y podcasts o comunicaciones en programas de radio constituyen métodos tradicionales de comunicación científica y en el que muchos científicos se sienten cómodos. Si el objetivo es contribuir al conocimiento en un campo específico y compartir resultados con un público que busca activamente formarse en ciencia, preparar artículos, podcasts o notas para revistas o plataformas virtuales especializadas es una excelente opción. Este tipo de actividad suele ir dirigida a un público que busca formarse en ciencia de manera activa.

c. **Presentaciones en lugares públicos.** Las conferencias o charlas orales ofrecen una plataforma para hablar de ciencia ante un público diverso, pero requiere tener habilidades para este tipo de presentaciones. En cualquier caso, representan una buena oportunidad para recibir retroalimentación directa, hacer conexiones y aprender de otros. En la actualidad, este tipo de presentaciones se utiliza para comunicar ciencia en ambientes menos académicos y en los que el flujo bidireccional de información y la interacción entre divulgador y público se ve favorecido. Eventos como charlas en cafeterías y bares, proyecciones de cine científico, mesas informativas, stands interactivos, talleres y demostraciones en vivo (que se asocian muchas veces a las ferias científicas) son excelentes oportunidades para comunicar ciencia a un público muy diverso y muchas veces distante de la ciencia.

d. **Redes sociales y plataformas en línea.** Las redes sociales y plataformas en línea ofrecen excelentes oportunidades para compartir resultados, ideas y discusiones con una audiencia global. Se pueden utilizar redes sociales como Facebook, Twitter, Instagram y LinkedIn para interactuar con prácticamente todo tipo de público, interesado o no en la ciencia. Esto permitirá al divulgador explicar conceptos científicos de manera comprensible para el público general y difundir su trabajo de manera más informal. Este recurso es uno de los más utilizados en la actualidad por muchos divulgadores y está ayudando a dar gran visibilidad a la ciencia. Sin embargo, si bien las redes sociales pueden ser una herramienta poderosa para la divulgación científica, no es recomendable depender exclusivamente de ellas para tener éxito como divulgador. Aunque las redes sociales pueden llegar a un público amplio, el alcance dependerá en gran medida de cómo cada uno estructure su red social (ver Box 4). Además, las redes sociales están llenas de contenido de diversa índole. Destacar entre la multitud y atraer la atención de manera constante puede ser un desafío, especialmente si no se tiene una estrategia sólida y

contenido atractivo (ver Box 3). También es conveniente tener en cuenta que muchos temas científicos requieren una explicación más profunda y un contexto adecuado para su completa comprensión. Las redes sociales a menudo limitan la longitud de las publicaciones y no siempre permiten una exploración completa. Por esta razón, suele ser conveniente asociar las noticias que se incorporen en las redes sociales a plataformas como blogs, sitios web, videos en línea, eventos presenciales o comunicaciones con medios de comunicación en los que el divulgador pueda explayarse en una explicación más profunda o acompañarla de recursos audiovisuales específicos. Las redes sociales son una parte importante de la estrategia de divulgación; sin embargo, para tener éxito como divulgador científico, es necesario combinarlas con una variedad de enfoques que permitan llegar a una audiencia más amplia y comprometida.

e. **Utilizar material gráfico y audiovisual.** La utilización combinada de elementos visuales y explicaciones verbales o escritas puede ser una estrategia muy efectiva para comunicar conceptos científicos complejos de manera accesible y atractiva a audiencias con diferentes niveles de conocimiento. El material gráfico permite representar datos y conceptos de manera clara, concisa y atractiva, lo que favorece la comprensión y la retención. Su atractivo puede llamar la atención de la audiencia y mantener su interés (Tatalovic, 2009). Las representaciones gráficas permiten mostrar relaciones, comparaciones y patrones en los datos de manera más clara que un texto o un discurso oral y, si están bien diseñadas, tendrán un carácter universal, pues pueden trascender las barreras del idioma y ser comprendidas por audiencias internacionales (Figura 3). En este grupo de vectores de comunicación se pueden incluir infografías (Antonova, 2016), viñetas y pósters, que consisten en una representación visual de información o datos que combinan imágenes, gráficos, íconos y texto, para comunicar de manera efectiva un mensaje o explicar un tema complejo de manera clara y concisa. Su objetivo principal es simplificar la información a través de elementos visuales.

Los videos y las animaciones son ideales para mostrar procesos y experimentos de manera dinámica. Plataformas como YouTube y Vimeo permiten compartir contenido en formato de video a una audiencia amplia. Así, existen canales educativos en plataformas audiovisuales como MinuteEarth (https://www.youtube.com/user/minuteearth) o Divulgare (https://vimeo.com/user1296710). Este tipo de vectores de transmisión de la ciencia están permitiendo acercar el conocimiento generado a un sector amplio de la población de manera exitosa (Ashaver & Igyuve, 2013; Ho & Intai, 2017).

En cualquier caso, es conveniente recordar que simplificar demasiado la información en imágenes puede producir una pérdida de matices y detalles importantes. Si no se diseñan correctamente, las visualizaciones pueden provocar malentendidos o interpretaciones incorrectas de la información. Algunos conceptos científicos pueden requerir un contexto más amplio o una explicación textual adicional que no siempre puede ser proporcionada en una imagen. En estos casos, la elección de mensajes audiovisuales como los videos puede ser más adecuada. Por último, hay que tener en consideración que la elaboración de material audiovisual eficiente requiere habilidades de diseño gráfico y experiencia en su elaboración.

En este apartado se pueden incorporar también los cuentos infantiles, las novelas gráficas y los cómics (Farinella, 2018; Kearns & Kearns, 2020), que permiten contar, de manera visual, una historia con una narrativa adaptada al público específico al que está dirigida la comunicación, ofreciendo la posibilidad de desarrollar tramas y personajes que puedan involucrar emocionalmente a los lectores. En los últimos años, se ha producido un auge de los cómics y las novelas gráficas como una forma de acercar el conocimiento a sectores sociales que, a priori, parecieran no estar interesados en consumir este tipo de información científica (Casumpang & Enteria, 2019; Alemany-Pagès et al., 2022). De hecho, han comenzado a desarrollarse incluso metodologías de trabajo para optimizar su difusión (Friesen et al., 2018).

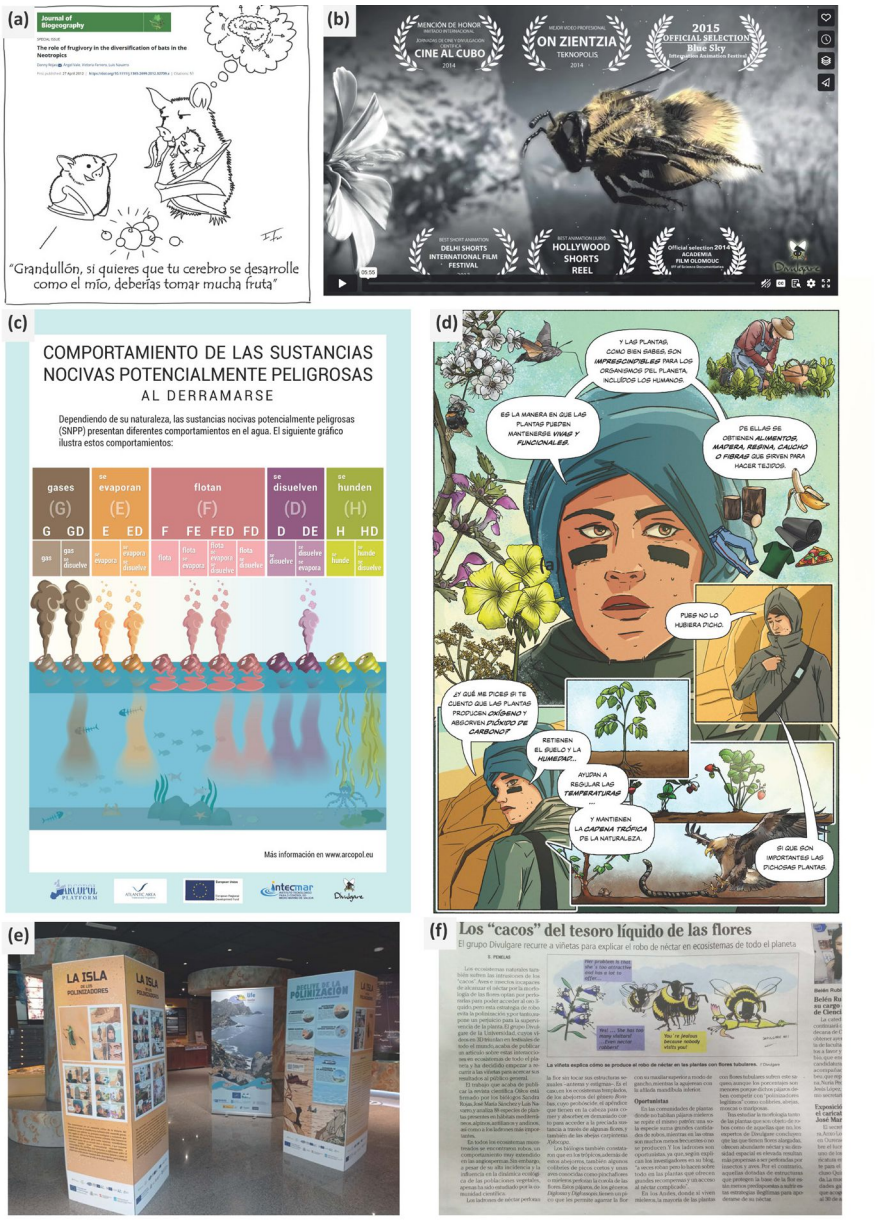


Figura 3. Diversos formatos gráficos de divulgación científica. a) Viñeta que sintetiza una publicación científica cuya referencia se incluye en la ilustración. b) Portada de un video de animación sin voz, que habla de trabajos científicos sobre el robo de néctar. Al no necesitar voz en off, su propagación se puede hacer fácilmente a nivel internacional; además, al utilizar técnicas de animación 3D, facilita su difusión entre un público, a priori, no interesado en el contenido científico. c) Infografía que ilustra de manera gráfica y sencilla el comportamiento de sustancias contaminantes en el mar. d) Los cómics permiten contar ciencia de manera visual y favorecen el involucramiento emocional del lector con la historia. e) Los pósters representan una forma efectiva y versátil de llevar a cabo la divulgación científica, ya que permiten la comunicación visual, la interacción personal y la síntesis de información compleja de manera accesible y pausada. f) Las notas de prensa pueden facilitar enormemente la cobertura mediática de la investigación. Para ello, es importante proporcionar a los medios de comunicación un resumen claro y conciso de los resultados de investigación.

f. **Libros y capítulos de libros.** La redacción de textos es una de las formas más tradicionales y efectivas de llevar la ciencia al público. Mediante la adaptación del estilo de escritura y del lenguaje al público al que se dirigen, el divulgador puede asegurarse de que el material sea accesible y comprensible para la audiencia objetivo. Este vector de comunicación tiene ventajas cuando los conceptos científicos que se quieren transmitir son complejos y requieren una explicación más detallada y exhaustiva. Así, por ejemplo, los libros y capítulos de libros permiten una exploración más profunda y un desarrollo completo o detallado de un tema particular. Este tipo de materiales suelen estar dirigidos a un público que busca información más exhaustiva. Los libros son recursos que las personas pueden consultar repetidamente. Pueden servir como guías de referencia para quienes buscan información más detallada y fiable y, como tienen la posibilidad de incorporar ilustraciones, gráficos y fotografías de alta calidad, facilitan la visualización de conceptos científicos complejos. Otra ventaja de este tipo de materiales es que pueden ser colaborativos, permitiendo al comunicador trabajar con otros científicos y divulgadores para aportar diferentes perspectivas y enfoques que enriquecen la comunicación. Los capítulos de libros pueden ser una excelente forma de abordar un tema particular dentro de un campo científico más amplio, pues permiten profundizar sin comprometer la coherencia general del libro. El inconveniente de este vector de comunicación es que requiere una inversión significativa de tiempo y esfuerzo, así como un conocimiento sólido de la audiencia, que no es general, y de los objetivos de divulgación.

Finalizaré este apartado mencionando que, en muchos casos, una combinación de las metodologías que aquí se proponen puede ser la estrategia más efectiva para maximizar el impacto de la comunicación científica. Esto significa que no es necesario limitarse a una única metodología, sino que, dependiendo de las posibilidades y objetivos, se pueden utilizar varias de ellas en conjunto para lograr objetivos de divulgación científica más ambiciosos. Por ejemplo, se podrían utilizar las redes sociales para llegar a un público más amplio y generar interés inicial en un tema concreto, respaldando esa información inicial con contenido más detallado en un blog o sitio web. Además, se podría complementar con la organización de eventos presenciales, como charlas o talleres, para interactuar directamente con la audiencia y responder preguntas en directo.

Esta estrategia integral permitirá al divulgador llegar a diferentes segmentos del público objetivo y adaptarse a sus preferencias de consumo de información. Al hacerlo, aumentarán las posibilidades de que su mensaje científico sea escuchado, entendido y valorado por una audiencia diversa y, en última instancia, contribuirá de manera más efectiva a la divulgación y comprensión de la ciencia.

Consideraciones finales

Cómo gente de ciencia, no podemos obviar que el valor real de esta se manifiesta cuando este conocimiento se traduce en soluciones prácticas que mejoran la calidad de vida de las personas y protegen nuestro planeta. El Antropoceno se erige como un periodo crítico en nuestra historia, caracterizado por el profundo impacto de la actividad humana en los sistemas naturales de la Tierra. El conocimiento basado en sólidas evidencias empíricas debería ser la brújula que guíe nuestras decisiones y acciones para abordar y detener el deterioro ambiental que afecta a nuestro planeta. Sin embargo, la realidad es que enfrentamos obstáculos significativos en la comunicación y comprensión social de estos problemas. Ha llegado la hora de que la ciencia trascienda los límites de los laboratorios y las revistas académicas para alcanzar a un público diverso y motivar un cambio de actitud y acción. En este sentido, la divulgación científica se erige como un puente necesario entre la comunidad científica y la sociedad en general.

En el transcurso de este capítulo, hemos explorado diferentes técnicas y herramientas que nos ayudarán a trasladar a la sociedad la importancia del conocimiento generado en estudios científicos. Se han delineado estrategias que nos pueden ayudar a traducir investigaciones científicas complejas en narrativas accesibles, con ejemplos que ilustran la manera de presentar información científica de manera comprensible. Al utilizar estas metodologías, científicas y científicos podrán desempeñar un papel más activo en la creación de una conciencia colectiva sobre los desafíos ambientales y climáticos que enfrentamos.

Box 1: Los problemas de confiar en la tecnología

El tecnooptimismo en el contexto de la conservación de la naturaleza y la sostenibilidad medioambiental se refiere a la creencia de que la tecnología y la innovación pueden resolver de manera eficaz los problemas ambientales y conducir a un futuro sostenible sin la necesidad de realizar cambios fundamentales en nuestro comportamiento o en los sistemas económicos y sociales. Sin embargo, las evidencias están mostrando que el pensamiento tecnooptimista, aunque puede ser inspirador y motivador, también tiene sus desafíos y críticas. Estas se evidencian en las visiones enfrentadas entre el ecologismo y el ambientalismo (Keary, 2023). La mayoría de las críticas derivan de la incapacidad de la tecnología para solventar los problemas ambientales que está enfrentando el planeta. Algunas razones por las cuales el tecnooptimismo en este contexto podría ser considerado una opción problemática son:

- **Externalización de problemas**. El tecnooptimismo puede llevar a la externalización de los problemas ambientales. En lugar de abordar las causas subyacentes de la degradación ambiental —como el consumo excesivo y el agotamiento de recursos naturales—, se confía en soluciones tecnológicas para resolver los efectos negativos. Esto puede conducir a una complacencia que evita enfrentar los cambios estructurales necesarios en la sociedad y la economía.
- **Riesgos imprevistos**. La implementación de nuevas tecnologías en la conservación ambiental puede implicar riesgos no anticipados. Por ejemplo, la introducción de especies genéticamente modificadas para controlar plagas podría tener efectos no deseados en los ecosistemas. Depender de tecnologías no probadas a gran escala puede generar consecuencias imprevistas y daños colaterales. Desgraciadamente, conocemos muchos casos, por ejemplo, con el control de plagas.
- **Dependencia tecnológica**. La dependencia excesiva de soluciones tecnológicas puede hacer que las sociedades sean vulnerables a fallos en la tecnología o en la infraestructura. Si estas soluciones tecnológicas fallan, podría haber un impacto significativo en la conservación y la sostenibilidad.
- **Falta de cambio sistémico**. El tecnooptimismo a menudo pasa por alto la necesidad de abordar cuestiones sistémicas más amplias, como el crecimiento económico constante y el consumismo desenfrenado. La sostenibilidad real implica cambios en la forma en que vivimos, producimos y consumimos, y no solo en cómo aplicamos tecnología.
- **Desigualdad y acceso**. La adopción de tecnologías a menudo está ligada a cuestiones de acceso y desigualdad. Depender únicamente de soluciones tecnológicas podría dejar atrás a las comunidades marginadas que no tienen acceso a esas tecnologías, perpetuando así las desigualdades sociales y ambientales.
- **Falsa sensación de solución**. El tecnooptimismo puede crear una falsa sensación de que ya se están tomando medidas adecuadas para abordar los problemas ambientales. Esto podría retrasar, como lo ha hecho, por cierto, la toma de decisiones y acciones más difíciles y necesarias.

En última instancia, la conservación de la naturaleza y la sostenibilidad medioambiental requieren un enfoque integral que incluya cambios en nuestro comportamiento y en los sistemas económicos y sociales, además de la implementación de soluciones tecnológicas cuando sean apropiadas. El tecnooptimismo, si bien tiene un componente valioso, no debe utilizarse como una excusa para evitar los cambios más profundos que son necesarios para garantizar un futuro sostenible.

Box 2. ¿Por qué es importante que los resultados de investigación sean difundidos antes que divulgados? Las ventajas de la publicación en revistas científicas.

Publicar los resultados de un trabajo de investigación en revistas especializadas de manera previa a su divulgación social tiene varias ventajas significativas:

1. **Rigor científico y revisión de pares**. Las revistas científicas someten los artículos a un proceso de revisión de pares, lo que implica que expertos en el campo al que se refiere cada artículo evalúan críticamente la calidad, la metodología y la validez de la investigación. Publicar antes de la divulgación social asegura que los resultados sean evaluados rigurosamente por otros científicos antes de que lleguen al público en general, lo que ayuda a garantizar la precisión y la integridad de la información.
2. **Evita la difusión de información no verificada**. La revisión de pares y la publicación en revistas especializadas ayudan a prevenir la difusión de información no verificada o incorrecta. Al comunicar los resultados antes de la revisión y publicación, existe un riesgo de que los datos y las interpretaciones no estén completamente validados, lo que podría implicar la divulgación de información inexacta o engañosa.
3. **Mantiene la integridad del proceso científico**. La comunidad científica valora la integridad del proceso científico, que incluye la revisión de pares y la publicación en revistas científicas reconocidas. Publicar antes de que este proceso se complete podría llevar a una percepción de que los resultados no han sido debidamente validados y revisados, lo que, a su vez, podría socavar la confianza en la investigación científica en general.
4. **Mejora la comunicación pública**. Al publicar primero en revistas especializadas, los investigadores tienen la oportunidad de presentar sus resultados de manera más completa y precisa en sus comunicaciones públicas. Pueden basar sus divulgaciones en la versión final revisada por pares, lo que garantiza una base sólida de información precisa y confiable para compartir con el público en general.
5. **Fortalece la reputación del investigador**. Publicar en revistas científicas de renombre y ser reconocido por la comunidad científica por contribuciones valiosas aumenta la reputación y la credibilidad del investigador. Esto puede ayudar a respaldar la divulgación y la comunicación pública al dar más peso a las afirmaciones realizadas.
6. **Promueve el diálogo científico**. La revisión de pares y la publicación permiten que otros científicos y expertos se involucren en un diálogo constructivo sobre los resultados. Publicar primero en revistas especializadas fomenta este diálogo y permite que la comunidad científica discuta, analice y reflexione sobre la investigación antes de que se comparta ampliamente.

En resumen, publicar los resultados de la investigación en revistas especializadas antes de la divulgación social garantiza el rigor, la verificación y la validación necesaria para mantener la integridad de la ciencia y proporcionar información precisa y confiable tanto a la comunidad científica como al público en general. Por esta razón, para prosperar como divulgador científico, es esencial cultivar el hábito de respaldar toda la información compartida mediante referencias a investigaciones previamente publicadas en revistas especializadas.

Box 3. ¿Qué técnicas narrativas es recomendable utilizar para captar la atención del público objetivo y generar empatía con la historia de ciencia que se narra?

Uno de los principales problemas con los que nos encontramos cuando pretendemos transmitir información científica es la dificultad de captar la atención del público lego y mantener su interés durante el tiempo que dure nuestro discurso. Sin embargo, este es un problema que se ha resuelto desde hace años en el ámbito de la comunicación. De hecho, existe una amplia gama de técnicas narrativas que nos ayudarán a captar la atención del público y generar empatía hacia nuestra historia, de manera que consigamos cautivarlo. A continuación, se mencionan algunas ideas que pueden ayudar a hacer más interesante el discurso científico ante gente lega en la materia:

- **Comenzar con un gancho intrigante**. Iniciar la historia con una escena impactante, una pregunta provocativa o una situación enigmática que despierte la curiosidad de los espectadores y los haga querer saber más.
- **Desarrollar personajes complejos y realistas**. Crear personajes con personalidades y motivaciones profundas favorece que los espectadores se relacionen con sus luchas y aspiraciones, lo que generará identificación con ellos.
- **Usar el conflicto. Introducir un conflicto interesante desde el principio**. El conflicto puede ser interno (dudas, dilemas personales) o externo (desafíos del entorno, antagonistas). El público se involucrará emocionalmente cuando los personajes enfrenten dificultades.
- **Emplear la emoción y la empatía**. Es recomendable conectar con las emociones humanas universales, por ejemplo, haciendo que los personajes experimenten alegría, tristeza, miedo, amor, melancolía, etc. Cuando los espectadores o el público sientan las emociones de los personajes, estarán más comprometidos con la historia.
- **Utilizar la tensión y el suspenso**. Dosificar la información y crear momentos de suspenso contribuye a mantener a los espectadores preguntándose qué sucederá después y cómo se resolverán las situaciones.
- **Variar el ritmo**. Alternar entre momentos de acción rápida y momentos de reflexión más pausados mantendrá a los espectadores atentos y les permitirá procesar la información. Además, se recomienda utilizar los puntos álgidos de emoción para involucrar al espectador en la historia y las pausas emocionales para incorporar el mensaje científico, siempre más difícil de transmitir.
- **Utilizar un narrador confiable**. Si se utiliza un narrador, ya sea en primera o tercera persona, hay que asegurarse de que sea confiable. Los espectadores deben confiar en la información que se les proporciona. Poca gente pone en duda el mensaje que transmiten personajes como David Attenborough, Carl Sagan, Stephen Hawking, Neil deGrasse Tyson, Mara Dierssen o instituciones como BBC Ciencia, NASA o Scientific American, por ejemplo. Indicar desde el primer momento la filiación científica de un narrador, por ejemplo, dará más credibilidad a una historia de ciencia.

- **Diálogos auténticos y directos**. Si se utilizan diálogos, deben ser realistas y significativos, de manera que ayuden a revelar la personalidad de los personajes y avanzar en la trama. Así también, es necesario evitar los diálogos excesivamente expositivos, pues se pretende captar la atención de un público que no está acostumbrado ni familiarizado con los detalles y tecnicismos del método científico.
- **Flashbacks y flashforwards**. Se sugiere utilizar saltos en el tiempo de manera estratégica para revelar información clave sobre los personajes o la trama, pero manteniendo la intriga. Esta técnica, muy utilizada en el cine y la literatura, ayuda a mantener la tensión del público en la historia.
- **Escenarios amigables**. Se recomienda describir los entornos y escenarios de manera que la audiencia pueda imaginarlos fácilmente. Por ejemplo, los detalles sensoriales pueden enriquecer la experiencia y hacer que la historia sea más inmersiva. Esta tarea es algo que a los científicos que trabajan en un sistema de estudio concreto no debería costarles demasiado, pero es importante evitar el exceso de detalles.
- **Gestión de la información**. Es importante suministrar información relevante en el momento adecuado. No se debe revelar todo de inmediato; de hecho, conviene dejar que los espectadores descubran detalles a medida que avanzan en la historia. Esto servirá para que mantengan la atención y se involucren más en la historia.
- **Conclusión sorprendente**. Presentar giros inesperados o revelaciones en la trama hace que los espectadores reconsideren lo que pensaban que sabían y los invita a reflexionar sobre la historia. Estos momentos de reflexión ayudarán al espectador a reconsiderar su visión previa del tema, reposar y asentar la información recibida, y generar emociones que provocan un impacto más duradero y profundo.

Obviamente, la utilización combinada de estas técnicas dependerá del tipo de historia que se cuente; del grado de realidad que se desee imprimirle; del público al que se la dirija y del efecto que se desee lograr en los espectadores. Si es posible, conviene experimentar y ajustar la técnica en función del público objetivo, del mensaje que se quiera transmitir y de la evaluación de las experiencias previas hasta encontrar el equilibrio adecuado para la propia narrativa.

Box 4. ¿Es suficiente con incorporar el mensaje en las redes sociales?

En los últimos años, la utilización de redes sociales, Facebook, Twitter, Instagram y Tik-Tok entre ellas, ha servido para que muchos divulgadores de ciencia propaguen su mensaje. Sin embargo, para que la difusión del mensaje sea exitosa y efectiva, es importante tener una red social bien estructurada. De hecho, el éxito de la divulgación científica en redes sociales depende en gran medida de que el público objetivo esté presente en la plataforma. Si se elige una red social sin considerar quiénes son los seguidores potenciales, es posible que los esfuerzos no lleguen a la audiencia correcta y no generen el interés deseado. Una red social bien estructurada debería alinear sus usuarios con el público que se desea alcanzar.

Por otra parte, para captar la atención de la audiencia, el contenido debe ser relevante para sus intereses y necesidades. Una red social adecuada debería permitir compartir contenido de divulgación científica coherente con los temas y las preocupaciones de los seguidores potenciales.

Una de las ventajas de las redes sociales es que permiten interactuar con los usuarios. Una red social efectiva para la divulgación científica no debería centrarse únicamente en publicar contenido, sino también, como ya se ha comentado en este capítulo, en interactuar con la audiencia. En una red social en la que los usuarios, incluido el comunicador de ciencia, no estén activos y dispuestos a participar será difícil generar discusiones significativas en torno a temas científicos.

La propia estructura de la red social afecta directamente la visibilidad de las publicaciones. Si la plataforma utilizada no permite que los contenidos lleguen al público objetivo, los esfuerzos de divulgación podrían no ser efectivos. Una red social bien poblada por el público objetivo brinda la oportunidad de llegar a más personas interesadas en la ciencia.

La elección de una red social también puede influir en la credibilidad que los usuarios asignen al contenido. Si se comparte información científica en una plataforma conocida por la desinformación o la falta de confiabilidad, o la red social personal simplemente no es reconocida como fuente de información rigurosa, los esfuerzos de divulgación podrían verse comprometidos. En este sentido, puede ser de gran ayuda dedicar energía a generar confianza en los contenidos vertidos en dicha red haciendo alusión, por ejemplo, a las fuentes de información rigurosa que utiliza. Una sencilla referencia al artículo científico del que se ha extraído la información puede generar confianza en el público.

La teoría de graphos, ampliamente utilizada en ecología para modelar y analizar una amplia gama de fenómenos relacionados con la interacción entre especies, la estructura de comunidades, las redes alimentarias y otros aspectos ecológicos, nos ha mostrado la importancia de la presencia de individuos que funcionan como superconectores en una red de interacciones. Este conocimiento derivado de la ecología se puede incorporar al trabajo de divulgación en redes sociales. Así, a la hora de estructurar una red social particular resulta sumamente interesante buscar activamente «superconectores» (individuos muy conectados) entre los usuarios para aumentar la efectividad de la divulgación científica. Los «conectores» son individuos que tienen una amplia red de contactos y son conocidos como nodos clave por su habilidad para conectar con personas de diferentes grupos o comunidades dentro de esa red (Figura 4). Identificar y relacionarse con esos conectores puede implicar varios beneficios:

1) **Amplificación del mensaje**. Los superconectores tienen una influencia significativa en su red de contactos, por lo que, cuando comparten contenido científico, es más probable que este llegue a una audiencia más amplia a través de las redes de estos individuos influyentes.
2) **Acceso a audiencias específicas**. Los superconectores a menudo tienen conexiones en diversos círculos y comunidades. Al encontrar aquellos que están conectados con los grupos a los que se quiere llegar con la divulgación, es posible lograr que el mensaje llegue directamente a audiencias relevantes.
3) **Generación de conversaciones**. Los superconectores pueden facilitar conversaciones y discusiones sobre temas científicos entre diferentes grupos de usuarios. Esto puede crear un espacio para la interacción y el intercambio de ideas que enriquezca la divulgación.
4) **Mejora de la credibilidad**. Si un superconector respalda o comparte un contenido científico, puede aumentar la credibilidad del mensaje. Las personas tienden a confiar en las recomendaciones de sus contactos de confianza.
5) **Diversidad de perspectivas**. Al llegar a través de superconectores, es posible exponer el contenido a personas con diferentes antecedentes y puntos de vista. Esto permite enriquecer las discusiones y ampliar el alcance del mensaje.
6) **Colaboraciones futuras**. Al establecer relaciones con superconectores, es posible establecer vínculos para colaboraciones futuras en proyectos de divulgación científica o en otros esfuerzos.

Un primer paso, por lo tanto, a la hora de formar y estructurar una red social consiste en analizar quiénes son los usuarios activos, influyentes y comprometidos en el área de interés. Además, se recomienda observar quiénes tienen gran cantidad de seguidores, quiénes son mencionados o compartidos con frecuencia y quiénes participan activamente en discusiones relevantes, y tratar de incorporarlos a la red social. Finalmente, relacionarse en la red social con superconectores puede amplificar el impacto de la divulgación científica al aprovechar sus redes y su influencia. Estos individuos pueden ayudar a llegar a audiencias más amplias y diversas, y promover, con ello, la discusión y el intercambio de conocimientos en línea.

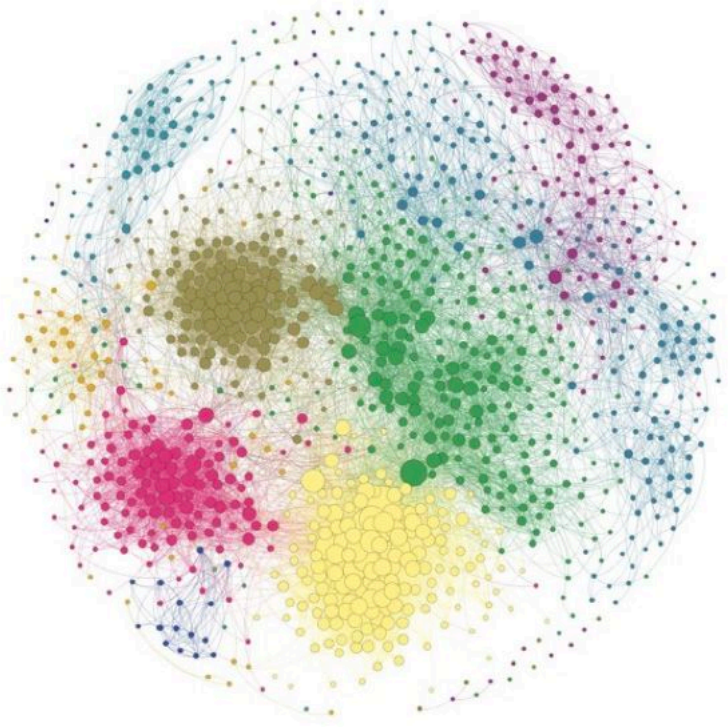


Figura 4. Ejemplo de la estructura de una red social en Facebook en la que se representan, mediante colores, diferentes personas vinculadas a distintos ámbitos sociales y disciplinas profesionales. El tamaño de cada círculo refleja el número de conexiones que tiene cada individuo. Es importante destacar la relevancia de los individuos que actúan como «conectores», ya que enlazan grupos de colores distintos, facilitando así la fluidez de la información entre una diversidad de comunidades en la red social. Si logramos que los «superconectores» respalden nuestro mensaje, estaremos aumentando de forma exponencial su alcance y difusión.

Agradecimientos

Las ideas plasmadas en este capítulo se han ido madurando durante horas de trabajo y discusiones con muchos colegas del ámbito de la investigación y especialistas de la comunicación que han colaborado en el laboratorio Divulgare de la Universidad de Vigo. Especial mención merecen Iván Rodríguez Arós «Esfenodon», Garbiñe Ayensa y Ane Navarro, cuyas aportaciones y discusiones enriquecedoras han sido fundamentales para la formulación de muchas de las ideas que aquí se presentan. Este trabajo de formación como divulgador científico ha sido posible gracias a la financiación de los Proyectos ADAPMAR (PID2021-126456NB-C21), EcoClimb A-RNM-4-UGR20, LIFE 4 Pollinators (LIFE18 GIE/IT/000755), COST European Cooperation in Sciences and Technology CA 18201 y CYTED 418RT0555.

Referencias

Abrams, P. A. (1987). On classifying interactions between populations. *Oecologia*, *73,* 272-281.

Abrams, P. A. (2001). Describing and quantifying interspecific interactions: a commentary on recent approaches. *Oikos*, *94*, 209-218.

Abrams, P. A. & Ginzburg, L. R. (2000). The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends Ecology Evolution*, *15*, 337-341.

Adams, L. D., Martin, G. D., Downs, C. T., Clark, V. R., Thabethe, V., Raji, I. A. & Steenhuisen, S. L. (2022). Seed dispersal by frugivores and germination of the invasive alien shrub *Pyracantha angustifolia* (Franch.) *Biological Invasions*, *24*, 2809-2819.

Aibar Guzmán, C. (2003). El logro del value for money en la gestión pública: consideraciones en torno a los indicadores de eficiencia, eficacia y economía. *Revista Contabilidade & Finanças*, *14*, 99-110.

Aizen, M. A. (2003). Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*, *84*, 2613-2627.

Aizen, M. A., Morales, C. L. & Morales, J. M. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology, 6*, e31.

Aizen, M. A., Smith-Ramírez, C., Morales, C. L., Vieli, L., Sáez, A., Barahona-Segovia, R. M., Arbertman, M. P., Montalva, J., Garibaldi, L. A, Inouye, D. W. & Harder, L. D. (2019). Coordinated species importation policies are needed to reduce serious invasions globally: The case of alien bumblebees in South America. *Journal of Applied Ecology*, *56,* 100-106.

Aizen, M., Sabatino, M. & Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, *335,* 1486-1489.

Alarcón, R., Waser N. M. & Ollerton, J. (2008). Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos, 117*(12), 1796-1807.

Albrecht, J., Peters, M. K., Becker, J. N., Behler, C., Classen, A., Ensslin, A., Ferger, S., Genert, F., Gerschlauer, F., Helbig-Bonitz, M., Kindeketa, W., Kühnel, A., Mayr, A., Njovu, H., Pabst, H., Pommer, U., Röder, J., Rutten, G., Schellenberger, D.,... & Schleuning, M. (2021). Species richness is more important for ecosystem functioning than species turnover along an elevational gradient. *Nature Ecology & Evolution, 5*(12), 1582-1593.

Alcántara, J. M. & Rey, P. J. (2012). Linking topological structure and dynamics in ecological networks. *The American Naturalist*, *180*(2), 186-199.

Alcántara, J. M., Garrido, J. L. & Rey, P. J. (2019). Plant species abundance and phylogeny explain the structure of recruitment networks. *New Phytologist, 223(*1), 366-376.

Alcántara, J. M., Garrido, J. L., Montesinos-Navarro, A., Rey, P. J., Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2019). Unifying facilitation and recruitment networks. *Journal of Vegetation Science*, *30*(6), 1239-1249.

Alcántara, J. M., Pulgar, M. & Rey, P. J. (2017). Dissecting the role of transitivity and intransitivity on coexistence in competing species networks. *Theoretical Ecology*, *10*(2), 207-215.

Alcántara, J. M., Rey, P. J. & Manzaneda, A. J. (2015). A model of plant community dynamics based on replacement networks. *Journal of Vegetation Science*, *26*(3), 524-537.

Alemany-Pagès, M., Azul, A. M. & Ramalho-Santos, J. (2022). The use of comics to promote health awareness: A template using nonalcoholic fatty liver disease. *European Journal of Clinical Investigation*, *52(3),* e13642.

Aleta, A. & Moreno, Y. (2019). Multilayer networks in a nutshell. *Annual Review of Condensed Matter Physics*, *10*, 45-62.

Allan, B. F., Keesing, F. & Ostfeld, R.S. (2003). Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology*, *17*, 267-272.

Allan, S. (2002). *Media, risk and science*. Open University Press.

Allee, W. C. (1931). *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago Press.

Allen, W. J. (2020) Indirect biotic interactions of plant invasions with native plants. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 308-323). CABI Invasive Series.

Allesina, S. & Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, *483*(7388), 205-208

Alpert, P. (2006) The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions*, *8*, 1523-1534.

Alves, R., Rosa, I. L., Léo Neto, N. A. & Voeks, R. (2012). Animals for the gods: magical and religious faunal use and trade in Brazil. *Human Ecology, 40*(5), 751-780.

Amaral, L., Scala, A., Barthelemy, M., Stanley, H. & Barthe, M. (2000). Classes of small-world networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97*, 11149-11152.

Amaresekare, P. (2004). Spatial dynamics of mutualistic interactions. *Journal of Animal Ecology, 103*(1), 128-142.

Amaya-Villarreal, A. M., Estrada, A. & Vargas-Ramírez, N. (2015). Use of wild foods during the rainy season by a reintroduced population of scarlet macaws (*Ara macao cyanoptera*) in Palenque, Mexico. *Tropical Conservation Science, 88*, 455-478.

Amico, G. C. & Aizen, M. A. (2000). Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature, 408*, 929-930.

Amico, G. C., di Virgilio, A., Schmeda-Hirschmann, G. & Aizen M. A. (2022). Clinal versus disruptive latitudinal variation in fruit traits of a south American mistletoe. *Oecologia, 200*, 397-411.

Amico, G. C., Rodríguez-Cabal, M. A. & Aizen, M. A. (2011). Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-Andean mistletoe. *Ecography*, *34*, 318-326.

Amico, G. C., Vidal-Russell, R. & Nickrent, D. L. (2007). Phylogenetic relationships and ecological speciation in the mistletoe *Tristerix* (Loranthaceae): The influence of pollinators, dispersers, and hosts. *American Journal Botany, 94*, 558-567.

Ancheta, J. &. Heard, S.B. (2011). Impacts of insect herbivores on rare plant populations. *Biological Conservation, 144*(10), 2395-2402.

Anderson, R. M. & May, R. M. (1986). The invasion, persistence and spread of infectious diseases within animal and plant communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences, 314*, 533-570.

Anderson, S. C., Elsen, P. R., Hughes, B. B., Tonietto, R. K., Bletz, M. C., Gill, D. A., Holgerson, M. A., Kuebbing, S. E., McDonough-MacKenzie, C., Meek, M. H. & Veríssimo, D. (2021). Trends in ecology and conservation over eight decades. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *19*(5), 274-282.

Anderson, S. H., Kelly, D., Ladley, J. J., Molloy, S. & Terry, J. (2011). Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density. *Science, 331*, 1068-1071.

Andersson, P., Ehrlén, J. & Hambäck, P. A. (2016). Plant patch structure influences plant fitness via antagonistic and mutualistic interactions but in different directions. *Oecologia, 180*, 1175-1182.

Andrew, N. R. & Hughes, L. (2005). Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos, 108*, 176-182.

Antonova, A. (2016). Building sophisticated infographics as an effective knowledge visualization and knowledge-sharing tool. *Rhetoric and Communication e-Journal*, *25*, 1-21.

Antor, R. J. & García, M. B. (1995). A new mite-plant association: mites living amidst the adhesive traps of a carnivorous plant. *Oecologia, 101*(1), 51-54.

Araujo, J. M., Correa, S. B., Penha, J., Anderson, J. & Traveset, A. (2021). Implications of overfishing of frugivorous fishes for cryptic function loss in a Neotropical floodplain. *Journal of Applied Ecology, 58*(7), 1499-1510.

Araújo, M. S., Bolnick, D. I. & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters, 14*, 948-958.

Arbetman, M. P., Meeus, I., Morales, C. L., Aizen, M. A. & Smagghe, G. (2013). Alien parasite hitchhikes to Patagonia on invasive bumblebee. *Biological invasions, 15*, 489-494.

Arditi, R. & Ginzburg, L. R. (1989). Coupling in predator-prey dynamics: Ratio-Dependence. *Journal of Theoretical Biology, 139,* 311-326.

Arellano, H., Vasquez, D. & Vasquez, M. (2018). Using scientific communication and educommunication practices in Web 2.0 to produce cultural viral content: An experience paper. En L. Gómez Chova, A. López Martínez & I. Candel Torres (Coords.), *EDULEARN 18, Conference Proceedings* (pp. 10791-10798). IATED.

Arenas, J. M., Escudero, A., Magro, S., Balaguer, L. & Casado, M. A. (2015). Woody colonization of road embankments: A large spatial scale survey in central Spain. *Landscape and Urban Planning, 141*, 52-58.

Armas, C., Ordiales, R. & Pugnaire, F. I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology, 85*, 2682-2686.

Armbruster, W. S. (2017). Plant-pollinator interactions from flower to landscape. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional Ecology, 31*, 88-100.

Arroyo-Correa, B., Bartomeus, I. & Jordano, P. (2021). Individual-based plant-pollinator networks are structured by phenotypic and microsite plant traits. *Journal of Ecology, 109*, 2832-2844.

Arroyo, M. T. K. & Uslar. P. (1993). Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society, 111*, 83-102.

Arroyo, M., Primack, R. & Armesto, J. (1982). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, *69*, 82-97.

Artime, O., Benigni, B., Bertagnolli, G., D'Andrea, V., Gallotti, R., Ghavasieh, A., Raimondo, S. & De Domenico, M. (2022). *Multilayer Network Science: From Cells to Societies*. Cambridge University Press & Assessment

Artz, D. R., Villagra, C. A. & Raguso, R. A. (2010). Spatiotemporal variation in the reproductive ecology of two parapatric subspecies of *Oenothera cespitosa* (Onagraceae). *American Journal of Botany, 97*, 1498-1510.

Ashaver, D. & Igyuve, M. S. (2013). The use of audio-visual materials in the teaching and learning process in the College of Education Benue state, Nigeria. *Journal of Research and Method of Education*, *1*(6), 44-55.

Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L. & Aizen, M. A. (2004). Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology, 92*, 717-719.

Aslan, C. E., Zavaleta, E. S., Tershy, B. & Croll, D. (2013). Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. *Plos One, 8*(6), e66993.

Astegiano, J., Massol, F., Vidal, M. M., Cheptou, P. O. & Guimarães Jr., P. R. (2015). The Robustness of Plant-Pollinator Assemblages: Linking Plant interaction patterns and sensitivity to pollinator loss. *PLoS one, 10*(2).

Atencio, N. O., Vidal-Russell, R., Chacoff, N. & Amico, G. C. (2021). Host range dynamics at different scales: host use by a hemiparasite across its geographic distribution. *Plant Biology, 23*, 612-620.

Avis, P. G. & Charvat, I. (2005). The response of ectomycorrhizal fungal inoculum to long-term increases in nitrogen supply. *Mycologia, 97*, 329-337.

Aziz, S. A., Clements, G. R., McConkey, K. R., Sritongchuay, T., Pathil, S., Abu Yazid, M. N. H., Campos-Arceiz, A., Forget, P. M. & Bumrungsri, S. (2017). Pollination by the locally endangered island flying fox (*Pteropus hypomelanus*) enhances fruit production of the economically important durian (*Durio zibethinus*). *Ecology and Evolution, 7*, 8670-8684.

Aziz, S. A., McConkey, K. R., Tanalgo, K., Sritongchuay, T., Low, M. R., Yee, J. Y., Mildenstein, T. L., Nuevo-Diego, C. E., Lim, V. C. & Racey, P. A. (2021). The critical importance of old world fruit bats for healthy ecosystems and economies. *Frontiers in Ecology and Evolution, 9*, 641411.

Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., Freckleton, R. P. & Lewis, O. T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature, 506*, 85-88.

Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters, 9*, 1146-1156.

Bane, M. S., Pocock, M. J. & James, R. (2018). Effects of model choice, network structure, and interaction strengths on knockout extinction models of ecological robustness. *Ecology and evolution*, *8*(22), 10794-10804.

Barabás, G., J. Michalska-Smith, M. & Allesina, S. (2016). The effect of intra-and interspecific competition on coexistence in multispecies communities. *The American Naturalist*, *188*(1), E1-E12.

Barabási, A. L. (2016). *Network Science*. Cambridge University Press.

Barabási, A. L. & Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science, 286*, 509-512.

Barber, N. A., Adler, L. S., Theis, N., Hazzard, R. V. & Kiers, E. T. (2012). Herbivory reduces plant interactions with above- and belowground antagonists and mutualists. *Ecology, 93*, 1560-1570.

Bardgett, R. D. & Van Der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature, 515*, 505-511.

Bardgett, R. D., Smith, R. S., Shiel, R. S., Peacock, S., Simkin, J. M., Quirk, H. & Hobbs, P. J. (2006). Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature, 439*, 969-972.

Barnovsky, A., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. U. O., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire K. C., Marsey, B. & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature, 471*, 51-57.

Baronio, G. J., Souza, C. S., Maruyama, P. K., Raizer, J., Sigrist, M. R. & Aoki, C. (2021). Natural fire does not affect the structure and beta diversity of plant-pollinator networks but diminishes floral-visitor specialization in Cerrado. *Flora, 281*, 151869.

Barrios, Y. (2017). *Caracterización reproductiva de las angiospermas de un humedal de la costa oriental del lago de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela*. [Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela]. Caracas, Venezuela.

Barrios, Y. & Ramírez, N. (2020a). Eficiencia reproductiva de las angiospermas de un bosque inundable en la cuenca del lago de Maracaibo (Venezuela). *Bonplandia, 29*(1), 21-38.

Barrios, Y. & Ramírez, N. (2020b). Biología floral y solapamiento fenológico de las angiospermas de un bosque inundable, cuenca del lago de Maracaibo, Venezuela. *Acta Botánica Mexicana, 127*, e1704.

Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M. A., Dickie, I. A. & Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology, 30*, 1894-1903.

Bartomeus, I., Park, M. G., Gibbs, J., Danforth, B. N., Lakso, A. N. & Winfree, R. (2013). Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters, 16*, 1331-1338.

Barua, M. (2011) Mobilizing metaphors: The popular use of keystone, flagship and umbrella species concepts. *Biodiversity and Conservation*, *20*(7), 1427-1440.

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. (2014). *Mutualistic networks. Monographs in Population Biology, 53*. Princeton University Press.

Bascompte, J. & Melián, C. J. (2005). Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology, 86*, 2868-2873.

Bascompte, J. & Stouffer, D. B. (2009). The assembly and disassembly of ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 364*, 1781-1787.

Bascompte, J., García, M. B., Ortega, R., Rezende, E. L. & Pironon, S. (2019). Mutualistic interactions reshuffle the effects of climate change on plants across the tree of life. *Science advances, 5*(11), eaav2539.

Bascompte J., Jordano P. & Olesen J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science, 312*(5762), 431-33.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. & Olesen, J. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(16), 9383-9387.

Bascompte, J., Melián, C. J. & Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 102*(15), 5443-5447.

Baskett, M. L., Micheli, F. & Levin, S. A. (2007). Designing marine reserves for interacting species: insights from theory. *Biological Conservation*, *137*(2), 163-179.

Baum, J. K. & Worm, B. (2009). Cascading to-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology, 78*(4), 699-714.

Beaune, D., Fruth, B., Bollache, L., Hohmann, G. & Bretagnolle, F. (2013). Doom of the elephant-dependent trees in a Congo tropical forest. *Forest Ecology and Management*, *295*, 109-117.

Beaury, E. M., Finn, J. T., Corbin, J. D., Barr, V. & Bradley, B. A. (2020). Biotic resistance to invasion is ubiquitous across ecosystems of the United States. *Ecology Letters*, *23*, 476-482.

Begon, M. R., Townsend, C. R. & Harper J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems.* (4th ed). Wiley-Blackwell.

Bello, C. & Barreto, E. (2021). The footprint of evolution in seed dispersal interactions. *Science*, *372*, 682-683.

Bello, C., Culot, L., Agudelo, C. A. R. & Galetti, M. (2021). Valuing the economic impacts of seed dispersal loss on voluntary carbon markets. *Ecosystem Services*, *52*, 101362.

Bello, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Magnago, L. F. S., Rocha, M. F., Lima, R. A. F., Peres, C. A., Ovaskainen, O. & Jordano, P. (2015). Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances*, *1*(11), e1501105.

Beltrán, R. & Traveset, A. (2018). Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras: Efectos de la pérdida de hábitat. *Ecosistemas*, *27*(2), 102-114.

Benadi, G., Hovestadt, T., Poethke, H. J. & Blüthgen, N. (2014). Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology*, *83*, 639-650.

Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Díaz, A. & Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science, 325*(5944), 1121-1124.

Bender, E. A., Case, T. J. & Gilpin, M. E. (1984). Perturbation experiments in community ecology: Theory and practice. *Ecology*, *65,* 1-13.

Benítez-López, A., Alkemade, R., Schipper, A. M., Ingram, D. J., Verweij, P. A., Eikelboom, J. A. J. & Huijbregts, M. A. J. (2017). The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, *356*(6334), 180-183.

Benítez-Malvido, J., Giménez, A., Graciá, E., Rodríguez-Caro, R. C., Ruiz de Ibáñez, R., Siliceo-Cantero, H. H. & Traveset, A. (2019). Impact of habitat loss on the diversity and structure of ecological networks between oxyurid nematodes end spur-thighed tortoises (*Testudo graeca* L.). *Peer Journal*, *7*, e8076.

Benkman, C. W. (2013). Biotic interaction strength and the intensity of selection. *Ecology Letters*, *16,* 1054-1060.

Bennetts, R. E., White, G. C., Hawksworth, F. G. & Severs, S. E. (1996). The influence of dwarf mistletoe on bird communities in Colorado ponderosa pine forests. *Ecological Applications*, *6*, 899-909.

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., Fox, J. W., Jansen, V. A. A., Jones, J. I., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., McKane, A. J., Montoya, J. M. & Petchey, O. (2004). Interaction strength in food webs. issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology, 73*, 585-598.

Berryman, A. A. (1992). The origin and evolution of predator-prey theory. *Ecology, 73,* 1530-1535.

Bersier, L. F., Banašek-Richter, C. & Cattin, M. F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, *83(*9), 2394-2407.

Besley, J. C. & Nisbet, M. (2011). How scientists view the public, the media and the political process. *Public Understanding of Science*, *22*(6), 644-659.

Bianconi, G. (2021). Multiplex networks. En N. A. Kiani, D. Gomez-Cabrero & G. Bianconi, (Eds.), *Networks of networks in biology* (pp. 85-104). Cambridge University Press.

Bitani, N., Smith, D. A. E., Smith, Y. C. E. & Downs, C. T. (2020). Functional traits vary among fleshy-fruited invasive plant species and their potential avian dispersers. *Acta Oecologica, 108*, 103651.

Blanchet, F. G., Cazelles, K. & Gravel, D. (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters, 23*, 1050-1063.

Blendinger, P. G. (2017). Functional equivalence in seed dispersal effectiveness of *Podocarpus parlatorei* in Andean fruit-eating bird assemblage. *Frontiers Ecology Evolution, 5*, 1-14.

Blitzer, E. J., Gibbs, J., Park, M. G. & Danforth, B. N. (2016). Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 221*, 1-7.

Blomberg, S. P., Garland Jr., T. & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution, 57(4),* 717-745.

Blossey, B. & Nözgold, R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a Hypothesis. *Journal of Ecology, 83*, 887-889.

Blumstein, D. T. & Saylan, C. (2007). The failure of environmental education (and how we can fix it). *PLoS Biology*, *5*(5), e120.

Blüthgen, N. & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology, 12*(4), 282-291.

Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology, 6*, 9.

Bobadilla, S. Y., Marchetta, A., Dacar, M. A., Ojeda, R. A. & Cuevas, M. F. (2020). Food habits of European rabbit and its role as seed dispersal of two Mosqueta roses: facilitation among non-native species in a semiarid protected area of Argentina? *Biological Invasions, 22*, 1565-1571.

Boccaletti, S., Bianconi, G., Criado, R., del Genio, C. I., Gómez-Gardeñes, J., Romance, M., Sendiña-Nadal, I., Wang, Z. & Zanin, M. (2014). The structure and dynamics of multilayer networks. *Physics Reports, 544*, 1-122.

Bogoni, J. A., Peres, C. A. & Ferraz, K. M. (2020). Effects of mammal defaunation on natural ecosystem services and human well being throughout the entire Neotropical realm. *Ecosystem Services, 45*, 101173.

Bogoni, J. A., Pires, J. S. R., Graipel, M. E., Peroni, N. & Peres, C. A. (2018). Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS One, 13*, e0204515.

Boissier, O., Bouiges, A., Mendoza, I., Feer, F. & Forget, P. M. (2014). Rapid Assessment of Seed Removal and Frugivore Activity as a Tool for Monitoring the Health Status of Tropical Forests. *Biotropica, 46*, 63-641.

Boit, A., Martínez, N. D., Williams, R. J. & Gaedke, U. (2012). Mechanistic theory and modelling of complex food web dynamics in Lake Constance. *Ecology Letters*, *15*(6)*,* 594-602.

Bollobás, B. (1998). *Modern graph theory. Graduate Texts in Mathematics (vol. 184)*. Springer New York.

Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist, 161*, 1-28.

Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. & Svanback, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology, 83*, 2936-2941.

Borer, E. T. & Gruner, D. S. (2012). Top-down and bottom-up regulation of communities. En S. Levin (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology* (2nd ed.) (pp. 296-304). Princeton University Press.

Bosch, J., Martín González, A. M., Rodrigo, A. & Navarro, D. (2009). Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters, 12*, 409-419.

Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M. & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature, 441*, 81-83.

Botto-Mahan, C., Medel, R., Ginocchio, R. & Montenegro, G. (2000). Factores que afectan la distribución circular del muérdago sin hojas *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) sobre el cacto *Echinopsis chilensis. Revista Chilena de Historia Natural, 73*, 525-531.

Boucher, D. H. (Ed). (1985). *The biology of mutualism*. Croom Helm.

Bourgeois, K., Suehs, C. M., Vidal, E. & Médail, F. (2005). Invasional meltdown potential: Facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience, 12*, 248-256.

Bouza Suárez, A. (2000). Reflexiones acerca del uso de los conceptos de eficiencia, eficacia y efectividad en el sector salud. *Revista cubana de salud pública, 26*, 50-56.

Bowen, M. E., McAlpine, C. A., House, A. P. N. & Smith, G. C. (2009). Agricultural landscape modification increases the abundance of an important food resource: Mistletoes, birds and brigalow. *Biological Conservation, 142,* 122-133.

Bowler, C. H., Shoemaker, L. G., Weiss-Lehman, C., Towers, I. R. & Mayfield, M. M. (2022). Positive effects of exotic species dampened by neighborhood heterogeneity. *Ecology, 103*, e3779.

Boyd, J. N., Anderson, J. T., Brzyski, J., Baskauf, C. & Cruse-Sanders, J. (2022). Eco-evolutionary causes and consequences of rarity in plants: a meta-analysis. *New Phytologist, 235*(3), 1272-1286.

Bracken, M. E. S. & Low, N. H. N. (2012). Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels. *Ecology Letters, 15*(5), 461-467.

Braga, R. R., Gómez-Aparicio, L., Heger, T., Vitule, J. R. S. & Jeschke, J. M. (2018) Structuring evidence for invasional meltdown: broad support with biases and gaps. *Biological Invasions, 20,* 923-936.

Breitbach, N., Laube, I., Steffan-Dewenter, I. & Böhning-Gaese, K. (2010). Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: high seed removal in structurally simple farmland. *Oecologia, 162*(4), 965-976.

Brittain, C., Williams, N., Kremen, C. & Klein, A. M. (2013). Synergistic effects of non-Apis bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280*(1754), 20122767.

Britten, G. L., Dowd, M., Minto, C., Ferretti, F., Boero, F. & Lotze, H. K. (2014). Predator decline leads to decreased stability in a coastal fish community. *Ecology Letters, 17*(12), 1518-1525.

Britton, N., Neto, M. A. & Corso, G. (2015). Which matrices show perfect nestedness or the absence of nestedness? An analytical study on the performance of NODF and wNODF. *Biomath, 4*, 1-10.

Brodie, J. F., Helmy, O. E., Brockelman, W. Y. & Maron, J. L. (2009a). Functional differences within a guild of tropical mammalian frugivores. *Ecology, 90*, 688-698

Brodie, J. F., Helmy, O. E., Brockelman, W. Y. & Maron, J. L. (2009b). Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications, 19*, 854-863.

Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution, 9*, 214-217.

Bronstein, J. L. (2001). Mutualisms. En C. Fox, D. A. Roff & D. Fairbairn (Eds.), *Evolutionary ecology concepts and case studies* (pp. 315-330). Oxford University Press.

Brooker, R. W. (2006). Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist, 171*, 271-284.

Brose, U., Williams, R. J. & Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, *9*(11), 1228-1236.

Brown, J. & Cunningham, S. A. (2019). Global-scale drivers of crop visitor diversity and the historical development of agriculture. *Proceeding of the Royal Society B, Biological Sciences, 286*.

Brown, J. H. & Sax, D. F. (2004). An essay on some topics concerning invasive species. *Austral Ecology, 29*, 530-536.

Brown, J. H., Davidson, D. W., Munger, J. C. & Inouye, R. S. (1986). Experimental community ecology: the desert granivore system. En J. Diamond & T. J. Case (Eds.), *Community Ecology*, (Capítulo 3). Harper and Row.

Brown, J., York, A., Christie, F. & McCarthy, M. (2017). Effects of fire on pollinators and pollination. *Journal of Applied Ecology, 54*, 313-322.

Brown, K. S. & Gilbert, B. (2020). Population- and community-level rarity have opposing effects on pollinator visitation and seed set. *Journal of Ecology, 108*(4), 1835-1844.

Brown, M. J. (2022). Complex networks of parasites and pollinators: moving towards a healthy balance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 377*, 20210161.

Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. & Bertness, M. D. (2003). Inclusion and facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution, 18*, 119-125

Buck, J. C. (2019). Indirect Effects Explain the Role of Parasites in Ecosystems. *Trends in Parasitology, 35*, 835-847.

Buck, J. C., Weinstein, S. B. & Young, H. S. (2018). Ecological and Evolutionary Consequences of Parasite Avoidance. *Trends in Ecology & Evolution, 33*, 619-632.

Bufford, J. L. & Hulme, P. E. (2021). Seed size-number trade-offs are absent in the introduced range for three congeneric plant invaders. *Journal of Ecology, 109*, 3849-3860.

Burkle, L. A. & Alarcón, R. (2011). The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany, 98*, 528-538.

Burkle, L. A. & Irwin, R. E. (2010). Beyond biomass: measuring the effects of community-level nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction. *Journal of Ecology, 98*, 705-17.

Burkle, L. A. & Knight, T. M. (2012). Shifts in pollinator composition and behavior cause slow interaction accumulation with area in plant-pollinator networks. *Ecology, 93*, 2329-2335.

Burns, A. E. (2009). *Diversity and Dynamics of the Arthropod Assemblages Inhabiting Mistletoe in Eucalypt Woodlands*. Charles Sturt University, Albury-Wodonga, Australia.

Burns, A. E. & Watson, D. M. (2013). Islands in a Sea of Foliage: Mistletoes as Discrete Components of Forest Canopies. En M. Lowman, S. Devy & T. Ganesh (Eds.)*, Treetops at Risk: Challenges of Global Canopy Ecology and Conservation* (pp. 215-222). Springer.

Burns, A. E., Taylor, G. S., Watson, D. M. & Cunningham, S. A. (2014). Diversity and host specificity of Psylloidea (Hemiptera) inhabiting box mistletoe, *Amyema miquelii* (Loranthaceae) and three of its host *Eucalyptus species. Austral Entomology, 54*(3), 306-314.

Butterfield, B. J. & Briggs, J. M. (2011). Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia, 165(2),* 477-487.

Caballero, P., Ossa, C. G., Gonzáles, W. L., González-Browne, C., Astorga, G., Murúa, M. M. & Medel, R. (2013). Testing non-additive effects of nectar-robbing ants and hummingbird pollination on the reproductive success of a parasitic plant. *Plant Ecology, 214*, 633-640.

Cadotte, M. W., Campbell, S. E., Li, S., Sodhi, D. S. & Mandrak, N. E. (2018) Preadaptation and naturalization of nonnative species: Darwin's two fundamental insights into species invasion. *Annual Review of Plant Biology, 69*, 661-684.

Cadotte, M. W., Cardinale, B. J. & Oakley, T. H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 105(44),* 17012-17017.

Cagua, E. F., Wootton, K. L. & Stouffer, D. B. (2019). Keystoneness, centrality, and the structural controllability of ecological networks. *Journal of Ecology*, *107*(4), 1779-1790.

Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer Science & Business Media.

Callaway, R. M. & Ridenour, W. M. (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment, 2,* 436-443.

Callaway, R. M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G. Prati, D., Stinson, K. & Klironomos, J. (2008) Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology, 89*, 1043-1055.

Calviño-Cancela, M. & Martín-Herrero, J. (2009). Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology, 90*, 3503-3515.

Calvo, R. N. & Horvitz, C. C. (1990). Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transititon-matrix demographic approach. *American Naturalist, 136*(4), 499-516.

Camargo, P. H. S. A., Martins, M. M., Feitosa, R. M. & Christianini, A. V. (2016). Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. *Oecologia, 181*, 507-518.

Camargo, P. H. S. A., Carlo, T. A., Brancalion, P. H. S. & Pizo, M. A. (2022). Frugivore diversity increases evenness in the seed rain on deforested tropical landscapes. *Oikos, 2022,* e08028.

Camila, S., Souza, C. S., Maruyama, P. K., Aoki, C., Sigrist, M. R., Raizer, J., Gross, C. L. & de Araujo, A. C. (2018). Temporal variation in plant-pollinator networks from seasonal tropical environments: Higher specialization when resources are scarce. *Journal of Ecology, 106*(6), 2409-2420

Campanelli, A., Ruta, C., Tagarelli, A., Morone-Fortunato, I. & De Mastro, G. (2014). Effectiveness of mycorrhizal fungi on globe artichoke (*Cynara cardunculus* L. var. *scolymus*) micropropagation. *Journal of Plant Interactions, 9*(1), 100-106.

Candia, A. B., Medel, R. & Fontúrbel, F. E. (2014). Indirect positive effects of a parasitic plant on host pollination and seed dispersal. *Oikos, 123*, 1371-1376.

CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M. & Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant-pollinator networks. *Ecology Letters, 20*(3), 385-394.

Carbone, L. M., Tavella, J., Pausas, J. G. & Aguilar, R. (2019). A global synthesis of fire effects on pollinators. *Global Ecology and Biogeography, 28*, 1487-1498.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature, 486*(7401), 59-67.

Cares, R. A., Muñoz, P. A., Medel, R. & Botto-Mahan, C. (2013). Factors affecting cactus recruitment in semiarid Chile: A role for nurse effects*? Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 208*, 330-335.

Carleton-Hug, A. & Hug, J. W. (2010). Challenges and opportunities for evaluating environmental education programs. *Evaluation and Program Planning*, *33*(2), 159-164.

Carlo, T. A. & Aukema, J. E. (2005). Female-directed dispersal and facilitation between a tropical mistletoe and a dioecious host. *Ecology, 86*, 3245-3251.

Carlo, T. A. & Morales, J. M. (2016). Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology, 97*(7), 1819-1831.

Carnicer, J., Jordano, P. & Melián, C. J. (2009). The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology, 90*, 1958-1970.

Carstensen, D. W., Sabatino, M., Trøjelsgaard, K. & Morellato, L. P. C. (2014). Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One*, *9(11),* e112903

Case, S. B., Postelli, K., Drake, D. R., Vizentin-Bugoni, J., Foster, J. T., Sperry, J. H., Kelley, J. P. & Tarwater, C. E. (2022). Introduced galliforms as seed predators and dispersers in Hawaiian forests. *Biological Invasions, 24*, 3083-3097.

Cassini, M. H. (2020). A review of the critics of invasion biology. *Biological Reviews, 95*, 1467-1478.

Castillo, J. P., Verdú, M. & Valiente-Banuet, A. (2010). Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology, 91*(12), 3656-3663.

Castoldi, E., Quintana, J. R., Mata, R. G. & Molina, J. A. (2013). Early post-fire plant succession in slash-pile prescribed burns of a sub-Mediterranean managed forest. *Plant Ecology and Evolution, 146*, 272-278.

Castro-Laporte, M, & Ruiz-Zapata, T. (2000). Biología floral y síndrome de polinización de cinco especies de Cestrum (Solanaceae). *Kurtziana, 28*, 205-210.

Castro, J., Molina-Morales, M., Leverkus, A. B., Martínez-Baroja, L., Pérez-Camacho, L., Villar-Salvador, P., Rebollo, S. & Rey-Benayas, J. M. (2017). Effective nut dispersal by magpies (*Pica pica* L.) in a Mediterranean agroecosystem. *Oecologia, 184*, 183-192.

Castro, S., Loureiro, J., Ferrero, V., Silveira, P. & Navarro, L. (2013). So many visitors and so few pollinators: variation in insect frequency and effectiveness governs the reproductive success of an endemic milkwort. *Plant Ecology, 214*, 1233-1245.

Casumpang, P. F. H. & Enteria, O. C. (2019). Effectiveness of developed comic strips as instructional material in teaching specific science concepts. *International Journal for Innovation Education and Research*, *7*(10), 876-882.

Catford, J. A., Jansson, R. & Nilsson, C. (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions, 15*, 22-40.

Catford, J. A., Wilson, J. R. U., Pyšek, P., Hulme, P. E. & Duncan, R. P. (2022). Addressing context dependence in ecology. *Trends in Ecology and Evolution, 37*, 158-170.

Cattadori, I. M., Haydon, D. T. & Hudson, P. J. (2005). Parasites and climate synchronize red grouse populations. *Nature, 433*, 737-741.

Ceballos, S. J., Chacoff, N. P. & Malizia, A. (2016). Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica, 77*, 152-159.

Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J. & Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology, 81*, 190-200.

Chalcoff, V. R., Sasal, Y., Graham, L. E., Vázquez, D. P. & Morales, C. L. (2022). Invasive bumble bee disrupts a pollination mutualism over space and time. *Biological Invasions, 24*, 1439-1452.

Chamberlain, S. A., Bronstein, J. L. & Rudgers, J. A. (2014). How context dependent are species interactions? *Ecology Letters, 17*, 881-890.

Chapin, F. S., Sala, O. E., Burke, I. C., Grime, J. P., Hooper, D. U., Lauenroth, W. K., Lombard, A., Mooney, H. A., Mosier, A. R. & Naeem, S. (1998). Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience, 48*(1), 45-52.

Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E. & Tilman, D. (1997). Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science, 277*(5325), 500-504.

Chapman, C. A. & Chapman, L. J. (1999). Forest restoration in abandoned agricultural land: A case study from East Africa. *Conservation Biology, 13*, 1301-1311.

Chaves, P. P., Timoteo, S., Gomes, S. & Rainho, A. (2022). Response of avian and mammal seed dispersal networks to human-induced forest edges in a sub-humid tropical forest. *Journal of Tropical Ecology, 38*, 199-209.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, *31*, 343-366.

Chittka, L., & Schürkens, S. (2001). Successful invasion of a floral market. *Nature*, *411*(6838), 653-653.

Christensen, V. & Walters, C. J. (2004). Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological modelling*, *172*(2-4), 109-139.

Cirtwill, A. R., Dalla Riva, G. V., Gaiarsa, M. P., Bimler, M. D., Cagua, E. F., Coux, C. & Dehling, D. M. (2018). A review of species role concepts in food webs. *Food Webs*, *16*, e00093.

Cirtwill, A. R., Eklöf, A., Roslin, T., Wootton, K. & Gravel, D. (2019). A quantitative framework for investigating the reliability of empirical network construction. *Methods in Ecology and Evolution, 10*, 902-911.

Clark, J. S., Bell, D. M., Hersh, M. H., Kwit, M. C., Moran, E., Salk, C., Stine, A., Valle, D. & Zhu, K. (2011). Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. *Ecology Letters, 14*, 1273-1287.

Clauset, A., Moore, C. & Newman, M. E. J. (2008). Hierarchical structure and the prediction of missing links in networks. *Nature, 453*, 98-101.

Clauset, A., Shalizi, C. R. & Newman, M. E. J. (2000). Power-law distributions in empirical data. *SIAM Review, 51*, 661-703.

Cleland, E. E., Peters, H. A., Mooney, H. A. & Field, C. B. (2006). Gastropod herbivory in response to elevated CO2 and N addition impacts plant community composition. *Ecology, 87*, 686-694.

Cogni, R. (2010). Resistance to plant invasion? A native specialist herbivore shows preference for and higher fitness on an introduced host. *Biotropica, 42*, 188-193.

Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A. & MacIsaac, H. J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release Hypothesis? *Ecology Letters, 7*, 721-733.

Colunga-García Marín, P. (21 de enero de 2012). *La desaparición de los mezcales artesanales tradicionales.* La Jornada.

Colunga-García Marín, P. & Zizumbo-Villarreal, D. (2007). Tequila and other Agave spirits from west-central Mexico: current germplasm diversity, conservation and origin. En D. L. Hawksworth & A. T. Bull (Eds). *Plant Conservation and Biodiversity* (Vol. 6, pp. 79-93). Dordrecht: Springer Netherlands.

Colunga-García Marín, P., Zizumbo-Villarreal, D. & Martínez-Torres, J. (2007). Tradiciones en el aprovechamiento de los agaves mexicanos: una aportación a la protección legal y conservación de su diversidad biológica y cultural. En P. Colunga-García Marín, A. Larqué Saavedra, L. E. Eguiarte & D. Zizumbo-Villarreal (Eds.). *En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves* (pp. 229-248). CICY, CONACyT, CONABIO, SEMARNAT, INE.

Colwell, R. K. & Coddington, J. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 345*, 101-118.

Conklin, D. (2000). *Dwarf mistletoe management and forest health in the Southwest*. US Department of Agriculture, Forest Service, Southwestern Region.

Cooney, S., Watson, D. M. & Young, J. (2006). Mistletoe nesting in Australian birds: a review. *Emu Austral Ornithology, 106*, 1-12.

Cordeiro, J., de Oliveira, J. H., Schmitz, H. J. & Vizentin-Bugoni, J. (2020). High niche partitioning promotes highly specialized, modular and non-nested florivore-plant networks across spatial scales and reveals drivers of specialization. *Oikos, 129*(5), 619-629.

Cornelissen, T. & Stiling, P. (2006). Responses of different herbivore guilds to nutrient addition and natural enemy exclusion. *EcoScience, 13*, 66-74.

Corominas-Murtra, B., Goñi, J., Solé, R. V. & Rodríguez-Caso, C. (2013). On the origins of hierarchy in complex networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 110*, 13316-13321.

Correa, S. B., Araujo, J. K., Penha, J. M., da Cunha, C. N., Stevenson, P. R. & Anderson, J. T. (2015). Overfishing disrupts an ancient mutualism between frugivorous fishes and plants in Neotropical wetlands. *Biological Conservation, 191*, 159-167.

Correa, S. B., Arujo, J. K., Penha, J., Nunes da Cunha, C., Bobier, K. E. & Anderson, J. T. (2016). Stability and generalization in seed dispersal networks: a case study of frugivorous fish in Neotropical wetlands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 283*(1837), 20161267.

Correia, M., Rodríguez-Echeverría, S., Timóteo, S., Freitas, H. & Heleno, R. (2019). Integrating plant species contribution to mycorrhizal and seed dispersal mutualistic networks. *Biology Letters*, *15*(5), 20180770.

Correia, M., Timóteo, S., Rodríguez-Echeverría, S., Mazars-Simon, A. & Heleno, R. (2017). Refaunation and the reinstatement of the seed-dispersal function in Gorongosa National Park. *Conservation Biology, 31*, 76-85.

Costa-Pereira, R., Lucas, C., Crossa, M., Anderson, J. T., Albuquerque, B. W., Dary, E. P., Piedade, M. T. F., Demarchi, L. O., Rebouças, E. R., da Silva, G., Galetti, M. & Correa, S. B. (2018). Defaunation shadow on mutualistic interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 115*(12), E2673-E2675.

Côté, S. D., Roone, T. P., Tremblay, J. P., Dussault, C. & Waller, D. M. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35*, 113-147.

Cottee-Jones, H. E. W. & Whittaker, R. J. (2012). The keystone species concept: a critical appraisal. *Frontiers of Biogeography*, *4*(3), 117-127.

Cowie, R. H., Bouchet, P. & Fontaine, B. (2022). The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews, 97*, 640-663.

Cox, P. A. & Elmqvist, T. (2000). Pollinator extinction in the Pacific Islands. *Conservation Biology, 14*(5), 1237-1239.

Craver, C. F. & Darden, L. (2013). *In search of mechanisms: discoveries across the life sciences*. University of Chicago Press.

Crespi, B. J. (2004). Vicious circles: Positive feedback in major evolutionary and ecological transitions. *Trends in Ecology Evolution, 19*, 627-633.

Cronin, J. T., Bhattarai, G. P., Allen, W. J. & Meyerson, L. A. (2015). Biogeography of a plant invasion: plant-herbivore interactions. *Ecology, 96*, 1115-1127.

Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J. M., Furness, R. W., Mills, J. A., Murphy, E. J., Osterblom, H., Paleczny, M., Piatt, J. F., Roux, J. P., Shannon, L. & Sydeman, W. J. (2011). Global seabird response to forage fish depletion-one-third for the birds. *Science, 334*(6063), 1703-1706.

Cushman, J. H., Lortie, C. J. & Christian, C. E. (2011). Native herbivores and plant facilitation mediate the performance and distribution of an invasive exotic grass. *Journal of Ecology, 99*, 524-531.

Daehler, C. C. (2001) Darwin's Naturalization Hypothesis revisited. *American Naturalist, 158*, 324-330.

Dagum, C. (1980). The generation and distribution of income, the Lorenz curve and the Gini ratio. *Économie Appliquée, 33*(2), 327-367.

Daily, G. C. (1997). *Nature's services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press.

Daily, G. C., Ehrlich, P. R. & Haddad, N. M. (1993). Double keystone bird in a keystone species complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *90*(2), 592-594.

Dallas, T., Park, A. W. & Drake, J. M. (2017). Predicting cryptic links in host-parasite networks. *PLoS Computational Biology, 13*, e1005557-e1005557.

Dalsgaard, B., González, A. M. M., Olesen, J. M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L. H. & Tossas, A. G. (2009). Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialization gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia, 159*, 757-766.

Dalsgaard, B., Maruyama, P. K., Sonne, J., Hansen, K., Zanata, T. B., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Araujo, A. C., Araújo, F. P., Buzato, S., Chávez-González, E., Coelho, A. G., Cotton, P. A., Díaz-Valenzuela, R., Dufke, M. F., Enríquez, P. L., Martins Dias Filho, M., Fischer, E., Kohler, G.,… & Martín González, A. M. (2021). The influence of biogeographical and evolutionary histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird-plant networks. *Functional Ecology, 35*, 1120-1133.

Dambacher, J. M., Li, H. W. & Rossignol, P. A. (2003a). Qualitative predictions in model ecosystems. *Ecological Modelling, 161*, 79-93.

Dambacher, J. M., Luh, H. K., Li, H. W. & Rossignol, P. A. (2003b). Qualitative stability and ambiguity in model ecosystems. *The American Naturalist, 161*, 876-888.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of natural Selection or the Preservation of the favored Races in the Struggle for Life*. John Murray.

Davies, S. R. (2008). Constructing communication: Talking to scientists about talking to the public. *Science Communication*, *29*(4), 413-434.

Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G. J., Brown, J. H., Rosenzweig, M. L., Gardener, M. R., Carroll, S. P., Thompson, K., Pickett, S. T. A., Stromberg, J. C., Tredici, P. D., Suding, K. N., Ehrenfeld, J. G., Grime, J. P., Mascaro, J. & Briggs, J. C. (2011). Don't judge species on their origins. *Nature, 474*, 153-154.

Dawe, E., Koen-Alonso, M., Chabot, D., Stansbury, D. & Mullowney, D. (2012). Trophic interactions between key predatory fishes and crustaceans: comparison of two Northwest Atlantic systems during a period of ecosystem change. *Marine Ecology Progress Series, 469*, 233-248.

De Domenico, M. (2022). *Multilayer networks: analysis and visualization: introduction to muxViz with R*. Springer International Publishing.

De Domenico, M., Porter, M. A. & Arenas, A. (2015). Muxviz: a tool for multilayer analysis and visualization of networks. *Journal of Complex Networks, 3*, 159-176.

De Domenico, M., Solé-Ribalta, A., Cozzo, E., Kivelä, M., Moreno, Y., Porter, M. A., Gómez, S. & Arenas, A. (2014). Mathematical formulation of multilayer networks. *Physical Review X, 3*, 1-15.

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Tigchelaar, M., Battisti, D. S., Merrill, S. C., Raymond, H. & Naylor, R. L. (2018). Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science, 361*, 916-919.

Devoto, M., Medan, D., Roig-Alsina, A. & Montaldo, N. H. (2009). Patterns of species turnover in plant-pollinator communities along a precipitation gradient in Patagonia (Argentina). *Austral Ecology, 34*, 848-857.

Díaz-Vélez, M. C. D., Ferreras, A. E. & Paiaro, V. (2020). Seed dispersal interactions promoting plant invasions. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions* (pp. 90-104). CAB International.

Dirzo, R., Guevara, R. & Mendoza, E. (2020). Disruption of plant-herbivore interactions in light of the current defaunation crisis. En J. Núñez-Farfán & P. L. Valverde (Eds.), *Evolutionary Ecology of Plant-Herbivore Interaction* (pp. 227-246). Springer.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science, 345*(6195), 401-406.

Dıíaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution, 16*(11), 646-655.

Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'Malley, R. E. & Thomson, D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist, 151*(3), 264-276.

Dobbertin, M., Hilker, N., Rebetez, M., Zimmermann, N. E., Wohlgemuth, T. & Rigling, A. (2005). The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland-the result of climate warming? *International Journal Biometeorology, 50*, 40-47.

Domínguez-García, V., Dakos, V. & Kéfi, S. (2019). Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(51), 25714-25720.

Donaldson, J. E., Hui, C., Richardson, D. M., Robertson, M. P., Webber, B. L. & Wilson, J. R. U. (2014). Invasion trajectory of alien trees: the role of introduction pathway and planting history. *Global Change Biology, 20*, 1527-1537.

Donoso, I., García, D., Martínez, D., Tylianakis, J. M. & Stouffer, D. B. (2017a). Complementary effects of species abundances and ecological neighborhood on the occurrence of fruit-frugivore interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution, 5*, 133.

Donoso, I., Schleuning, M., García, D. & Fründ, J. (2017b). Defaunation effects on plant recruitment depend on size matching and size trade-offs in seed-dispersal networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284*(1855).

Donoso, I., Sorensen, M. C., Blendinger, P. G., Kissling, W. D., Neuschulz, E. L., Mueller, T. & Schleuning, M. (2020). Downsizing of animal communities triggers stronger functional than structural decay in seed-dispersal networks. *Nature Communications, 11*(1), 1-8.

Donoso, I., Stefanescu, C., Martínez-Abraín, A. & Traveset, A. (2016). Phenological asynchrony in plant-butterfly interactions associated with climate: a community-wide perspective. *Oikos, 125*(10), 1434-1444.

Dorado, J., Vázquez, D. P., Stevani, E. L. & Chacoff, N. P. (2011). Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology, 92*, 19-25.

Dormann, C. F. & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution, 5*, 90-98.

Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal, 2*(1).

Dormann, C. F., Gruber, B. & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R News, 8*(2), 8-11.

Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. & Magurran, A. E. (2014). Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science, 344(*6181), 296-299.

Duchenne, F., Fontaine, C., Teulière, E. & Thébault, E. (2021). Phenological traits foster persistence of mutualistic networks by promoting facilitation. *Ecology Letters, 24*(10), 2088- 2099.

Duffy, J. E. (2002). Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos, 99*(2), 201-219.

Duffy, J. E. (2003). Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters, 6*, 680-687.

Dulvy, N. K., Pacoureau, N., Rigby, C. L., Pollom, R. A., Jabado, R. W., Ebert, D. A., Finucci, B., Pollock, C. M., Cheok, J., Derrick, D. H., Herman, K. B., Shermanm, C. S., VanderWright, W. J., Lawson, J. M., Walls, R. H. L., Carlson, J. K., Charvet, P., Bineesh, K., Fernando, D. & Simpfendorfer, C. A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology, 31*(21), 4773-4787.

Dunlap, R. E. & McCright, A. M. (2011). Organized climate change denial. En J. S. Dryzek, R. B. Norgaard & D. Schlosberg (Eds.), *The Oxford Handbook of Climate Change and Society* (edición en línea). Oxford Academic.

Dunne, J. A., William, R. J. & Martínez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters, 5*(4), 558-567

Dupont, Y. L., Trøjelsgaard, K. & Olesen, J. M. (2011). Scaling down from species to individuals: a flower-visitation network between individual honeybees and thistle plants. *Oikos, 120*, 170-177.

Dupont, Y. L., Trøjelsgaard, K., Hagen, M., Henriksen, M. V., Olesen, J. M., Pedersen, N. M. E. & Kissling, W. D. (2014). Spatial structure of an individual-based plant-pollinator network. *Oikos, 123*, 1301-1310.

Durant, J. M., Anker-Nilssen, T. & Stenseth, N. C. (2003). Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270*, 1461-1466.

Ebeling, A., Klein, A. M. & Tscharntke, T. (2011). Plant-flower visitor interaction webs: Temporal stability and pollinator specialization increases along an experimental plant diversity gradient. *Basic and Applied Ecology, 12*(4), 300-309.

Ebeling, A., Klein, A. M., Schumacher, J., Weisser, W. W. & Tscharntke, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos, 117*(12), 1808-1815.

Ebenman, B. & Jonsson, T. (2005). Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology & Evolution, 20*(10), 568-575.

Eckert, C. G., Kalisz, S., Geber, M. A., Sargent, R., Elle, E., Cheptou, P. O., Goodwillie, C., Johnston, M. O., Kelly, J. K., Moeller, D. A., Porcher, E, Ree, R. H., Vallejo-Marín, M. & Winn, A. A. (2010). Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution, 25*(1), 35-43.

Edmunds, K., Bunbury, N., Sawmy, S., Jones, C. G. & Bell, D. J. (2008). Restoring avian island endemics: use of supplementary food by the endangered Pink Pigeon (*Columba mayeri*). *Emu-Austral Ornithology, 108*, 74-80.

Edwards, J., Griffin, A. J. & Knoedler, M. R. (2018). Simultaneous Recordings of Insect Visitors to Flowers Show Spatial and Temporal Heterogeneity. *Annals of the Entomological Society of America, 112*(1), 93-98.

Edwards, P. J. & Abivardi, C. (1998). The value of biodiversity: Where ecology and economy blend. *Biological Conservation, 83*(3), 239-246.

Effiom, E. O., Nuñez-Iturri, G., Smith, H. G., Ottosson, U. & Olsson, O. (2013). Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280*(1759).

Egerer, M. H., Fricke, E. C. & Rogers, H. S. (2018). Seed dispersal as an ecosystem service: frugivore loss leads to decline of a socially valued plant, *Capsicum frutescens. Ecological Applications, 28*(3), 655-667.

Ehleringer, J., Schulze, E. D., Ziegler, H., Lange, O., Farquhar, G. & Cowar, I. (1985). Xylem-tapping mistletoes: water or nutrient parasites? *Science, 227*, 1479-1481.

Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P. R., Lomáscolo, S. B., Martín González, A. M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J. M., Vázquez, D. P. & Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters, 16*, 577-583.

Ellis, C. R., Feltham, H., Park, K., Hanley, N. & Goulson, D. (2017). Seasonal complementary in pollinators of soft-fruit crops. *Basic and Applied Ecology, 19,* 45-55.

Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment, 1*(9), 488-494.

Elton C. S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson.

Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen.

Emer, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Jordano, P. & Verdú, M. (2019). Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. *Science Advances, 5*, eaav6699.

Emer, C., Venticinque, E. M. & Fonseca, C. R. (2013). Effects of dam-induced landscape fragmentation on Amazonian ant-plant mutualistic networks. *Conservation Biology, 27*, 763-773.

Endress, P. K. (1996). *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press.

Enquist, B. J., Feng, X., Boyle, B., Maitner, B., Newman, E. A., Jørgensen, P. M., Roehrdanz, P. R., Thiers, B. M., Burger, J. R., Corlett, R. T., Couvreur, T. L. P, Dauby, G., Donoghue, J. C., Foden, W., Lovett, J. C., Marquet, P. A., Merow, C., Midgley, G., Morueta-Holme, N.,... & McGill, B. J. (2019). The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances, 5*(6), eaaz0414.

Erelli, M. C., Ayres, M. P. & Eaton, G. K. (1998). Altitudinal patterns in host suitability for forest insects. *Oecologia, 117*, 133-142.

Ernstson, H., Barthel, S., Andersson, E. & Borgström, S. T. (2010). Scale-crossing brokers and network governance of urban ecosystem services: the case of Stockholm. *Ecology and Society, 15*(4).

Eschtruth, A. K. & Battles, J. J. (2009). Acceleration of Exotic Plant Invasion in a Forested Ecosystem by a Generalist Herbivore. *Conservation Biology, 23*, 388-399.

Escribano-Avila, G., Calviño-Cancela, M., Pías, B., Virgos, E., Valladares, F. & Escudero, A. (2014). Diverse guilds provide complementary dispersal services in a woodland expansion process after land abandonment. *Journal of Applied Ecology, 51*, 1701-1711.

Esposito, A., Mazzoleni, S. & Strumia, S. (1999). Post-fire bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science, 10*, 261-268.

Esterio, G., Cares-Suárez, R., González-Browne, C., Salinas, P., Carvallo, G. & Medel, R. (2013). Assessing the impact of the invasive buff-tailed bumblebee (*Bombus terrestris*) on the pollination of the native Chilean herb *Mimulus luteus*. *Arthropod Plant Interactions, 7*, 467-474.

Estes, J. A. & Duggins, D. O. (1995). Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs, 65(*1), 75-100.

Estes, J. A., Burdin, A. & Doak, D. F. (2016). Sea otters, kelp forests, and the extinction of Steller's sea cow. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113*(4), 880-885.

Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pikitch, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M., Schoener, T. W.,... & Wardle, D. A. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *Science, 333*(6040), 301-306.

Estrada, E. (2007). Characterization of topological keystone species: local, global and «meso-scale» centralities in food webs. *Ecological Complexity*, *4*(1), 48-57.

Estrella, R. J. P. (2007). *Efecto de la explotación humana en la biología de la polinización de Agave salmiana y Agave potatorum en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán* [Tesis para optar al grado académico de Maestro en Ciencias Biológicas]. Universidad Nacional Autónoma de México.

Fabina, N. S., Abbott, K. C. & Gilman, R. T. (2010). Sensitivity of plant-pollinator-herbivore communities to changes in phenology. *Ecological Modelling, 221*, 453-458.

Fadini, S. R. M. C., Barbosa, R. I., Rode, R., Corrêa, V. & Fadini, R. F. (2020). Above-ground biomass estimation for a shrubby mistletoe in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology, 36*, 6-12.

Faegri, K. & van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press.

Fagua, J. C. & Ackerman, J. D. (2011). Consequences of floral visits by ants and invasive honeybees to the hummingbird pollinated, Caribbean cactus *Melocactus intortus. Plant Species Biology, 26*, 193-204.

Farwig, N. & Berens, D.G. (2012). Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology, 13*(2), 109-115.

Farwig, N., Schabo, D. G. & Albrecht, J. (2017). Trait-associated loss of frugivores in fragmented forest does not affect seed removal rates. *Journal of Ecology, 105*, 20-28.

Felix, G. M., Pinheiro, R. B. P., Jorge, L. R. & Lewinsohn, T. M. (2022). A framework for hierarchical compound topologies in species interaction networks. *Oikos, 12*, e09538.

Feng, Z. & DeAngelis, D. L. (2018). *Mathematical models of plant-herbivore interactions*. Chapman & Hall/CRC.

Ferger, S. W., Dulle, H. I., Schleuning, M. & Böhning-Gaese, K. (2016). Frugivore diversity increases frugivory rates along a large elevational gradient. *Oikos, 125*(2), 245-253.

Fernández, F. A. S., Rheingantz, M. L., Genes, L., Kenup, C. F., Galliez, M., Cezimbra, T., Cid, B., Macedo, L., Araujo, B. B. A., Moraes, B. S., Monjeau, A. & Pires, A. S. (2017). Rewilding the Atlantic Forest: Restoring the fauna and ecological interactions of a protected area. *Perspectives in Ecology and Conservation, 15*, 308-314.

Ferreira, P. A., Boscolo, D., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C, Tocha, P. L. & Viana, B. F. (2015). Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landscape Ecology, 30*, 2067-2078.

Ferreira, P. A., Boscolo, D., Lopes, L. E., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., da Rocha, P. L. B. & Viana, B. F. (2020). Forest and connectivity loss simplify tropical pollination networks. *Oecologia, 192*, 577-590.

Figueiredo, L., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. & Sarmento Cabral, J. (2019). Understanding extinction debts: spatio-temporal scales, mechanisms and a roadmap for future research. *Ecography, 42*(12), 1973-1990.

Florens, F. B. V. (2013). Conservation in Mauritius and Rodrigues: Challenges and Achievements from Two Ecologically Devastated Oceanic Islands. En P.H. Raven, N. S. Sodhi & L. Gibson (Eds.), *Conservation Biology* (pp. 40-50). John Wiley & Sons, Ltd.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C. S. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35*, 557-581.

Follmann, G. & Mahu, M. (1964). Las plantas huéspedes de *Phrygilanthus aphyllus* (Miers) Eichl. *Boletín Universidad de Chile, Ciencias, 50*, 39-41.

Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2006). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Plos Biology, 4*(1), e1.

Fontaine, C., Guimarães Jr., P. R., Kefi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W. H., van Veen, F. J. F. & Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters, 14*, 1170-1181.

Fontúrbel, F. E. (2020). Mistletoes in a changing world: A premonition of a non-analog future? *Botany, 98*, 479-488.

Fontúrbel, F. E. & Medel, R. (2017). Frugivore-mediated selection in a habitat transformation scenario. *Scientific Reports, 7*, 45371.

Fontúrbel, F. E., Bruford, M. W., Salazar, D. A., Cortés-Miranda, J. & Vega-Retter, C. (2019). The hidden costs of living in a transformed habitat: Ecological and evolutionary consequences in a tripartite mutualistic system with a keystone mistletoe. *Science of the Total Environment, 651*, 2740-2748.

Fontúrbel, F. E., Franco, L. M., Bozinovic, F., Quintero-Galvis, J. F., Mejías, C., Amico, G. C., Vazquez, M. S., Sabat, P., Sánchez-Hernández, J. C., Watson, D. M., Saenz-Agudelo, P. & Nespolo, R. F. (2022). The ecology and evolution of the monito del monte, a relict species from the southern South America temperate forests. *Ecology and Evolution, 12*, 1-17.

Fontúrbel, F. E., Jordano, P. & Medel, R. (2017a). Plant-animal mutualism effectiveness in native and transformed habitats: Assessing the coupled outcomes of pollination and seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution Systematics, 28*, 87-95.

Fontúrbel, F. E., Murúa, M. M. & Vieli, L. (2021). Invasion dynamics of the European bumblebee *Bombus terrestris* in the southern part of South America. *Scientific Reports, 11*, 15306.

Fontúrbel, F. E., Nespolo, R. F., Amico, G. C. & Watson, D. M. (2021). Climate change can disrupt ecological interactions in mysterious ways: Using ecological generalists to forecast community-wide effects. *Climate Change Ecology, 2*, 100044.

Fontúrbel, F. E., Salazar, D. A. & Medel, R. (2017b). Increased resource availability prevents the disruption of key ecological interactions in disturbed habitats. *Ecosphere, 8*, e01768

Forbis, T. A. & Doak, D. F. (2004). Seedling establishment and history trade-offs in alpine plants. *American Journal of Botany, 91*(7), 1147-1153.

Fortuna, M. A., Krishna, A. & Bascompte, J. (2013). Habitat loss and the disassembly of mutualistic networks. *Oikos, 122*(6), 938-942.

Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R. & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology, 79*, 1-7.

Fortunato, S. (2010). Community detection in graphs. *Physics Reports, 486*, 75-174.

Freilich, M. A., Wieters, E., Broitman, B. R., Marquet, P. A. & Navarrete, S. A. (2018). Species co-occurrence networks: Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? *Ecology, 99*, 690-699.

Freitas, L. & Sazima, M. (2006). Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: Interactions at the community level. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 93*, 465-516.

Fricke, E. C. & Svenning, J. C. (2020). Accelerating homogenization of the global plant-frugivore meta-network. *Nature, 585*, 74-78.

Fricke, E. C., Hsieh, C., Middleton, O., Gorczynski, D., Cappello, C. D., Sanisidro, O., Rowan, J., Svenning, J. C. & Beaudrot, L. (2022a). Collapse of terrestrial mammal food webs since the Late Pleistocene. *Science, 377*(6609), 1008-1011.

Fricke, E. C., Ordonez, A., Rogers, H. S. & Svenning, J. C. (2022b). The effects of defaunation on plants' capacity to track climate change. *Science, 375*(6577), 210-214.

Friesen, J., Van Stan, J. T. & Elleuche, S. (2018). Communicating science through comics: A method. *Publications*, *6*(3), 38-47.

Frost, C. M., Allen, W. J., Courchamp, F., Jeschke, J. M., Saul, W. C. & Wardle, D. A. (2019). Using network theory to understand and predict biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution, 34*, 831-843.

Fründ, J., Dormann, C. F., Holzschuh, A. & Tscharntke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology, 94*(9), 2042-2054.

Fründ, J., Linsenmair, K. E. & Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos, 119*(10), 1581-1590.

Frydman, N., Freilikhman, S., Talpaz, I. & Pilosof, S. (2023). Practical guidelines and the EMLN R package for handling ecological multilayer networks. *Ecology and Evolutionary Biology, 14(*12), 2964-2973

Funes, M., Saravia, L. A., Cordone, G., Iribarne, O. O. & Galván, D. E. (2022). Network analysis suggests changes in food web stability produced by bottom trawl fishery in Patagonia. *Scientific Reports, 12*(1), 1-10.

Funk, C. & Rainie, L. (2015*). Americans, politics, and science issues*. Pew Research Center.

Fuzessy, L., Sobral, G., Carreira, D., Rother, D. C., Barbosa, G., Landis, M., Galetti, M., Dallas, T., Cláudio, V. C., Culot, L. & Jordano, P. (2022). Functional roles of frugivores and plants shape hyper-diverse mutualistic interactions under two antagonistic conservation scenarios. *Biotropica, 54*(2), 444-454.

Gaertner, M., Biggs, R., Te Beest, M., Hui, C., Molofsky, J. & Richardson, D. M. (2014) Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions, 20*, 733-744.

Galeano, J., Pastor, J. M. & Iriondo, J. M. (2009). Weighted-interaction nestedness estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices. *Environmental Modelling and Software, 24*, 1342-1346.

Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M. C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A. B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C. S., Collevatti, R. G., Pires, M. M., Guimarães Jr., P. R., Brancalion, P. H., Ribeiro, M. C. & Jordano, P. (2013) Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science, 340*(6136), 1086-1090.

Galetti, M., Pires, A. S., Brancalion, P. H. S. & Fernandez, F. A. S. (2017). Reversing defaunation by trophic rewilding in empty forests. *Biotropica, 49*, 5-8.

Galiana, N., Lurgi, M., Bastazini, V. A. G., Bosch, J., Cagnolo, L., Cazelles, K., Claramunt-López, B., Emer, C., Fortin, M. J., Grass, I., Hernández-Castellano, C., Jauker, F., Leroux, S. J., McCann, K., McLeod, A. N., Montoya, D., Mulder, C., Osorio-Canadas, S., Reverté, S.,… & Montoya, M. (2022). Ecological network complexity scales with area. *Nature, Ecology & Evolution, 6*(3), 307-314.

Gallego-Fernández, J. B., Martínez, M. L., García-Franco, J. G. & Zunzunegui, M. (2021). Multiple seed dispersal modes of an invasive plant species on coastal dunes. *Biological Invasions, 23*, 111-127.

García-Mendoza, A. (2002). Distribution of agave (Agavaceae) in México. *Cactus and Succulent Journal, 74*(4), 177-188.

García-Mendoza, A. J. (18 de febrero de 2012). México, país de magueyes. *La Jornada del campo, 53*.

García-Callejas, D., Molowny-Horas, R. & Araújo, M. B. (2018). Multiple interactions networks: towards more realistic descriptions of the web of life. *Oikos*, *127*(1), 5-22.

García, D. (2001). Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science, 12*(6), 839-848.

García, D. & Martínez, D. (2012). Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279*(1740), 3106-3113.

García, D. & Obeso, J. R. (2003). Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography, 26*(6), 739-750.

García, D., Donoso, I. & Rodríguez-Pérez, J. (2018). Frugivore biodiversity and complementarity in interaction networks enhance landscape-scale seed dispersal function. *Functional Ecology, 32*(12), 2742-2752.

García, D., Martínez, D., Herrera, J. M. & Morales, J. M. (2013). Functional heterogeneity in a plant-frugivore assemblage enhances seed dispersal resilience to habitat loss. *Ecography, 36*(2), 197-208.

García, D., Rodríguez-Cabal, M. A. & Amico, G. C. (2009). Seed dispersal by a frugivorous marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population. *Journal of Ecology, 97*, 217-229.

García, D., Zamora, R. & Amico, G. C. (2010). Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation Biology, 24*(4), 1070-1079.

García, D., Zamora, R. & Amico, G. C. (2011). The spatial scale of plant-animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological Monographs, 81*(1), 103-121.

García, M. B. (2003). Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology, 17*(6), 1672-1680.

García, M. B. (2008). Life history and population size variability in a relict plant. Different routes towards long-term persistence. *Diversity and Distributions, 14*(1), 106-113.

García, M. B. & Antor, R. J. (1995). Age and Size Structure in Populations of a Long-Lived Dioecious Geophyte: *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *International Journal of Plant Sciences, 156*(2), 236-243.

García, M. B. & Ehrlén, J. (2009). Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales. En R. Medel, M. A. Aizen & R. Zamora (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones* (pp. 95-111). Editorial Universitaria.

García, M. B., Antor, R. J., & Espadaler, X. (1995). Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Plant Systematics and Evolution, 198*, 17-27.

García, M. B., Espadaler, X. & Olesen, J. M. (2012). Extreme reproduction and survival of a true cliffhanger: the endangered Plant *Borderea chouardii* (Dioscoreaceae). *PLoS ONE, 7*(9), e44657.

García, M. B., Picó, F. X. & Ehrlén, J. (2008). Life span correlates with population dynamics in perennial herbaceous plants. *American Journal of Botany, 95*(3), 258-262.

García, M. B., Silva, J. L., Tejero, P. & Pardo, I. (2021). Detecting early-warning signals of concern in plant populations with a Citizen Science network. Are threatened and other priority species for conservation performing worse? *Journal of Applied Ecology, 58*(6), 1388-1398.

Gardner, C. J., Bicknell, J. E., Baldwin-Cantello, W., Struebig, M. J. & Davies, Z. G. (2019). Quantifying the impacts of defaunation on natural forest regeneration in a global meta-analysis. *Nature Communications, 10*, 4590.

Garibaldi, L. A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A. M., Cunningham, S. A., Aizen, M. A., Boreux, V., Garratt, M. P. D., Carvalheiro, L. G., Kremen, C., Morales, C. L., Schuepp, C., Chacoff, N. P., Freitas, B. M., Gagic, V., Holzschuh, A., Klatt, B. K., Krewenka, K. M., Krishnan, S.,... & Woyciechowski, M. (2015). Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology, 52*(6), 1436-1444.

Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N., Dudenhöffer, J. H., Feitas, B., Ghazoul, J., Greenleaf, S.,... & Klein, A. M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science, 339*(6127), 1608-1611

Garrett, K. A., Dendy, S. P., Frank, E. E., Rouse, M. N. & Travers, S. E. (2006). Climate change effects on plant disease: Genomes to ecosystems. *Annual Review of Phytopathology, 44*, 489-509.

Garrido, P., Mårell, A., Öckinger, E., Skarin, A., Jansson, A. & Thulin, C. G. (2019). Experimental rewilding enhances grassland functional composition and pollinator habitat use. *Journal of Applied Ecology, 56*, 946-955.

Gaston, K. J., Cox, D. T., Canavelli, S. B., García, D., Hughes, B., Maas, B., Martínez, D., Ogada, D. & Inger, R. (2018). Population abundance and ecosystem service provision: the case of birds. *BioScience, 68*(4), 264-272.

Gastwirth, J. L. (1972). The estimation of the Lorenz curve and Gini index. *The review of economics and statistics, 54*(3), 306-316.

Gauchat, G. (2012). Politicization of science in the public sphere: A study of public trust in the United States, 1974-2010. *American Sociological Review*, *77*(2), 167-187.

Geils, B. W. & Hawksworth, F. G. (2002). Damage, effects, and importance of dwarf mistletoes. En US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, *Mistletoes of North American Conifers* (pp. 57-65). Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98.

Genes, L. & Dirzo, R. (2022). Restoration of plant-animal interactions in terrestrial ecosystems. *Biological Conservation, 265*, 109393.

Genes, L., Cid, B., Fernandez, F. A. S., &Pires, A. S. (2017). Credit of ecological interactions: A new conceptual framework to support conservation in a defaunated world. *Ecology and Evolution, 7,* 1892-1897.

Genes, L., Fernandez, F. A. S., Vaz-de-Mello, F. Z., da Rosa, P., Fernandez, E. & Pires, A. S. (2019). Effects of howler monkey reintroduction on ecological interactions and processes. *Conservation Biology, 33*, 88-98.

Georgescu, I. (2023). How a one-off public engagement event turned into an international science festival. *Nature Reviews Physics*, *5*, 265-266.

Gershenzon, J. (1994). Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology, 20,* 1281-1328.

Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H. & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution, 25*, 372-380.

Ghasemian, A., Hosseinmardi, H., Galstyan, A., Airoldi, E. M. & Clauset, A. (2020). Stacking models for nearly optimal link prediction in complex networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 117*, 23393-23400.

Gibbs, J. P., Marquez, C. & Sterling, E. J. (2008). The role of endangered species reintroduction in ecosystem restoration: Tortoise-cactus interactions on Espanola Island, Galápagos. *Restoration Ecology, 16*, 88-93.

Gibson, C. C. & Watkinson, A. R. (1992). The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia, 89*, 62-68.

Gilarranz, L. J., Rayfield, B., Linan-Cembrano, G., Bascompte, J. & González, A. (2017). Effects of network modularity on the spread of perturbation impact in experimental metapopulations. *Science, 357*, 199-201.

Gilbert, A. J. (2009). Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators, 9,* 72-80.

Gini, C. (1912). *Variabilita e Mutabilita (Cuppini, Bologna).* Libreria Eredi Virgilio Veschi Rome.

Gioria, M., Hulme, P. E., Richardson, D. M. & Pyšek, P. (2023). Why are invasive plants successful? *Annual Review of Plant Biology, 74*, 635-670.

Glaum, P., Wood, T. J., Morris, J. R. & Valdovinos, F. S. (2021). Phenology and flowering overlap drive specialisation in plant-pollinator networks. *Ecology Letters, 24*(12), 2648-2659.

Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. & Rojas-Martínez, A. (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo. Ecology, 83*, 2617-2629.

Godó, L., Valkó, O., Borza, S. & Deák, B. (2021). A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment. *Global Ecology and Conservation, 33*, e01982.

Gómez, J. M. (1994). Importance of direct and indirect effects in the interaction between a parasitic angiosperm (*Cuscuta epithymum*) and its host plant (*Hormathophylla spinosa*). *Oikos, 1*(71), 97-106.

Gómez, J. M. & Zamora, R. (1999). Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa Cruciferae. Ecology, 80*, 796-805.

Gómez, J. M. & Zamora, R. (2006). Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. En N. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization* (pp. 145-166). The University of Chicago Press.

Gómez, J. M., Abdelaziz, M., Lorite, J., Muñoz-Pajares, A. J. & Perfectti, F. (2010). Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *Journal of Ecology, 98*(5), 1243-1252.

Gómez, J. M., Iriondo, J. M. & Torres, P. (2023). Modeling the continua in the outcomes of biotic interactions. *Ecology, 104*, e3995.

Gómez, J. M., Schupp, E. W. & Jordano, P. (2019). Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biological Review, 94*, 874-902.

Gómez, J. M., Schupp, E. W. & Jordano, P. (2022). The ecological and evolutionary significance of effectiveness landscapes in mutualistic interactions. *Ecology Letters, 25*, 264-277.

Gonzáles, W. L., Suárez, L. H. & Medel, R. (2007). Outcrossing increases infection success in the holoparasitic mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae*). Evolutionary Ecology, 21*, 173-183.

González-Castro, A., Calviño-Cancela, M. & Nogales, M. (2015). Comparing seed dispersal effectiveness by frugivores at the community level. *Ecology, 96(*3), 808-818.

González-Castro, A., Morán-López, T., Nogales, M. & Traveset, A. (2022). Changes in the structure of seed dispersal networks when including interaction outcomes from both plant and animal perspectives. *Oikos, 2022*, e08315.

González-Varo, J. P. & Traveset, A. (2016). The labile limits of forbidden interactions. *Trends in Ecology and Evolution, 31*(9), 700-710.

González-Varo, J. P., Arroyo, J. M. & Jordano, P. (2014). Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies. *Methods in Ecology and Evolution, 5*, 806-814.

González-Varo, J. P., Arroyo, J. M. & Jordano, P. (2019). The timing of frugivore-mediated seed dispersal effectiveness. *Molecular Ecology, 28*(2), 219-231.

González-Varo, J. P., Carvalho, C. S., Arroyo, J. M. & Jordano, P. (2017). Unravelling seed dispersal through fragmented landscapes: frugivore species operate unevenly as mobile links. *Molecular Ecology, 26*(16), 4309-4321.

González-Varo, J. P., Onrubia, A., Pérez-Méndez, N., Tarifa, R. & Illera, J. C. (2022). Fruit abundance and trait matching determine diet type and body condition across frugivorous bird populations. *Oikos, 2022*, e08106.

González-Varo, J. P., Rumeu, B., Albrecht, J., Arroyo, J. M., Bueno, R. S., Burgos, T., da Silva, L. P., Escribano-Ávila, G., Farwig, N. García, D., Heleno, R. H., Illera, J. C., Jordano, P. Kurek, P. Simmons, B. I., Virgós, E., Sutherland, W. J. & Traveset, A. (2021). Limited potential for bird migration to disperse plants to cooler latitudes. *Nature, 595*, 75-79.

González, A. M., Dalsgaard, B. & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological complexity*, *7*(1), 36-43.

González, A. M., Dalsgaard, B., Ollerton, J., Timmermann, A., Olesen, J. M., Andersen, L. & Tossas, A. G. (2009). Effects of climate on pollination networks in the West indies. *Journal of Tropical Ecology, 25*, 493-506.

González, A., Rayfield, B. & Lindo, Z. (2011). The disentangled bank: how loss of habitat fragments and disassembles ecological networks. *American Journal of Botany, 98*, 503-516.

González, M. E. (2005). Fire history data as reference information in ecological restoration. *Dendrochronologia, 22*, 149-154.

Goodenough, A. E. (2010). Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the «native good, alien bad» philosophy. *Community Ecology, 11*, 13-21.

Gotelli, N. & Colwell, R. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters, 4*, 379-391.

Gouveia, C., Móréh, A. & Jordán, F. (2021). Combining centrality indices: maximizing the predictability of keystone species in food webs. *Ecological Indicators*, *126*, 107617.

Grab, H., Blitzer, E. J., Danforth, B., Loeb, G. & Poveda, K. (2017). Temporally dependent pollinator competition and facilitation with mass flowering crops affects yield in co-blooming crops. *Scientific Reports,7*(1), 1-9.

Grab, H., Branstetter, M. G., Amon, N., Urban-Mead, K. R., Park, M. G., Gibbs, J., Blitzer, E., Poveda, K., Loeb, G. & Danforth, B. N. (2019). Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. *Science, 363*(6424), 282-284.

Grainger, T. N. & Levine, J. M. (2021). Rapid evolution of life-history traits in response to warming, predation and competition: a meta-analysis. *Ecology Letters, 25*, 541-554.

Grant, V. & Grant, K. A. (1979). The pollination spectrum in the Southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution, 133*, 29-37.

Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D. & Mouquet, N. (2011). Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters*, *14*(10), 1010-1016.

Griebel, A., Metzen, D., Pendall, E., Nolan, R. H., Clarke, H., Renchon, A. A. & Boer, M. M. (2022a). Recovery from Severe Mistletoe Infection After Heat- and Drought-Induced Mistletoe Death. *Ecosystems, 25*, 1-16.

Griebel, A., Peters, J. M. R., Metzen, D., Maier, C., Barton, C. V. M., Speckman, H. N., Boer, M. M., Nolan, R. H., Choat, B. & Pendall, E. (2022b). Tapping into the physiological responses to mistletoe infection during heat and drought stress. *Tree Physiology, 42*, 523-536.

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.

Grigoriev, A. (2003). On the number of protein-protein interactions in the yeast proteome. *Nucleic Acids Research, 31*, 4157-4161.

Grilli, J., Rogers, T. & Allesina, S. (2016). Modularity and stability in ecological communities. *Nature communications*, *7*(1), 1-10.

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology, 86*(6), 902-910.

Groenteman, R., Guershon, M. & Coll, M. (2006). Effects of leaf nitrogen content on oviposition site selection, offspring performance, and intraspecific interactions in an omnivorous bug. *Ecological Entomology, 31*, 155-161.

Guimarães Jr., P. R., Jordano, P. & Thompson, J. N. (2011). Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters, 14*, 877-885.

Guimarães Jr., P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P., Izzo, T. J., dos Reis, S. F. & Thompson, J. N. (2007). Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology, 17*, 1797-1803.

Guimarães, P. R., Galetti, M. & Jordano, P. (2008). Seed dispersal anachronisms: Rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS One, 3*.

Guimarães Jr., P. R., Rico-Gray, V., Furtado Dos Reis, S. & Thompson, J. N. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273*, 2041-2047.

Gutiérrez, G. S. (2015). La riqueza organoléptica. En C. J. L. Vera & R. Fernández (Eds.), *Agua de las Verdes Matas. Tequila y Mezcal* (pp. 215-224). CONACULTA, INAH, Artes de México, Caballito Cerrero.

Guyton, J. A., Pansu, J., Hutchinson, M. C., Kartzinel, T. R., Potter, A. B., Coverdale, T. C., Daskin, J. H., da Conceição, A. G., Peel, M. J. S., Stalmans, M. E. & Pringle, R. M. (2020). Trophic rewilding revives biotic resistance to shrub invasion. *Nature Ecology & Evolution, 4*, 712-724.

Guzmán, L. M., Chamberlain, S. A. & Elle, E. (2021). Network robustness and structure depend on the phenological characteristics of plants and pollinators. *Ecology and Evolution, 11*, 13321-13334.

Haas, S. M. & Lortie, C. J. (2020). A systematic review of the direct and indirect effects of herbivory on plant reproduction mediated by pollination. *PeerJ, 8*, 1-19.

Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A., Brown, L. E., Carstensen, D. W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., Edwards, F. K., Genini, J., Guimarães Jr., P. R. Jenkins, G. B., Jordano, P., Kaiser-Bunbury, C. N., Ledger, M. E., Maia, K. P., Marquitti, F. M. D., Mclaughlin, O., Morellato, L. P. C.,… & Olesen, J. M. (2012). Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. En U. Jacob & G. Woodward (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 46, pp. 89-210). Academic Press.

Hanlon, P. (1979). The enumeration of bipartite graphs. *Discrete Mathematics, 28*, 49-57.

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.

Harnik, P. G., Simpson, C. & Payner, J. (2002). Long-term differences in extinction risk among the seven forms of rarity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 296*(1617), 904-907.

Hart, S. P., Turcotte, M. M. & Levine, J. M. (2019). Effects of rapid evolution on species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 116*, 2112-2117.

Hartley, S. E. & Gange, A. C. (2009). Impacts of plant symbiotic fungi on insect herbivores: mutualism in a multitrophic context. *Annual Review Entomology, 54,* 323-342.

Hartley, S. E. & Mitchell, R. J. (2005). Manipulation of nutrients and grazing levels on heather moorland: changes in *Calluna* dominance and consequences for community composition. *Journal of Ecology, 93*, 990-1004.

Hartley, S. E., Gardner, S. M. & Mitchell, R. J. (2003). Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology, 40*, 793-803.

Hartley, S. E., Green, J. P., Massey, F. P., Press, M.C. P., Stewart, A. J. A. & John, E. A. (2015). Hemiparasitic plant impacts animal and plant communities across four trophic levels. *Ecology, 96*, 2408-2416.

Hartomo, T. & Cribb, J. (2002). *Sharing knowledge: A guide to effective science communication*. Csiro Publishing.

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.

Hatcher, M. J. & Dunn, A. M. (2011). *Parasites in ecological communities: from interactions to ecosystems.* Cambridge University Press.

Hatcher, M. J., Dick, J. T. A. & Dunn, A. M. (2006). How parasites affect interactions between competitors and predators. *Ecology Letters, 9*(11),1253-1271.

Hatcher, M. J., Dick, J. T. A. & Dunn, A. M. (2012). Diverse effects of parasites in ecosystems: Linking interdependent processes. *Frontiers in Ecology and the Environment, 10*, 186-194.

Hawksworth F. & Wiens, D. (1996). *Dwarf mistletoes: biology, pathology, and systematics.* Diane Publishing.

He, F. & Hubbell, S. P. (2011). Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature, 473*(7347), 368-371.

Heleno, R., Devoto, M. & Pocock, M. (2012). Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? *Ecological Indicators, 14*, 7-10

Hernández-Brito, D., Romero-Vidal, P., Hiraldo, F., Blanco, G., Díaz-Luque, J. A., Barbosa, J. M., Symes, C. T., White, T. H., Pacífico, E. C., Sebastián-González, E., Carrete, M. & Tella, J. L (2021). Epizoochory in parrots as an overlooked yet widespread plant-animal mutualism. *Plants, 10*, 760.

Hernández-López, J. d. J. (2018). El mezcal como patrimonio social: de indicaciones geográficas genéricas a denominaciones de origen regionales. *Em Questão, 24*(2), 404-433.

Herrera, C. M. (1987). Components of pollinator «quality»: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos, 50*, 79-90.

Herrera, C. M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the «quantity» component in a plant-pollinator system. *Oecologia, 80*(2), 241-248.

Herrera, C. M. (2000). Flower-to-seedling consequences of different pollination regimes in an insect-pollinated shrub. *Ecology, 81*(1), 15-29.

Herrera, C. M. (2005). Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany, 92*(1), 13-20.

Herrera, C. M. & Pellmyr, O. (2009). *Plant-animal interactions, an evolutionary approach*. Oxford, UK.

Heywood, J. S. (1986). The Effect of Plant Size Variation on Genetic Drift in Populations of Annuals. *The American Naturalist, 127*(6), 851-861.

Hill, M. P. & Coetzee, J. A. (2020) How can progress in the understanding of antagonistic interactions be applied to improve biological control of plants invasions? En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 363-376). CABI Invasive Series.

Hines, J., Lynch, M. E. & Denno, R. F. (2005). Sap-feeding communities as indicators of habitat fragmentation and nutrient subsidies. *Journal of Insect Conservation, 9*, 261-280.

Hirn, J., García, J. E., Montesinos-Navarro, A., Sanchez-Martín, R., Sanz, V. & Verdú M. (2022). A Deep Generative Artificial Intelligence system to predict species coexistence patterns. *Methods in Ecology and Evolution, 13*(5), 1052-1061.

Ho, D. T. K. & Intai, R. (2017). Effectiveness of audio-visual aids in teaching lower secondary science in a rural secondary school. *Asia Pacific Journal of Educators and Education*, *32*, 91-106.

Hódar, J. A., Castro, J. & Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation, 110*, 123-129

Hódar, J. A., Lázaro-González, A. & Zamora, R. (2018). Beneath the mistletoe: parasitized trees host a more diverse herbaceous vegetation and are more visited by rabbits. *Annals of Forest Science, 75*, 77.

Hódar, J. A., Obeso, J. R. & Zamora, R. (2009). Cambio climático y modificación de interacciones planta-animal. En R. Medel, M. A. Aizen & R. Zamora (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 287-299). Editorial Universitaria.

Hódar, J. A., Zamora, R. & Castro, J. (2002). Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecological Entomology, 27*, 292-301.

Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Review, 80*, 489-513.

Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J. M. & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275*(1648), 2283-2291.

Hokche, O. & Ramírez, N. (1990). Pollination ecology of seven species of *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden, 77*, 559-572.

Holdo, R. M., Sinclair, A. R. E., Dobson, A. P., Metzger, K. L., Bolker, B. M., Ritchie, M. E. & Holt, R. D. (2009). A disease-mediated trophic cascade in the Serengeti and its implications for ecosystem C. *PLoS Biology, 7*.

Holmes, J. & Price, P. (1986). Communities of parasites. En J. Kikkawa & D. Anderson (Eds.), *Community Ecology: Patterns and Processes* (pp. 187-213). Blackwell Scientific Publications.

Holt, R. D. (2012). Predation and community organization. En S. Levin (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology* (2nd ed), (pp. 274-281). Princeton University Press.

Holt, R. D. & Bonsall, M. B. (2017). Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 48*(1), 447-471.

Honor, R. & Colautti, R. I. (2020). EICA 2.0: A general model of enemy release and defence in plant and animal invasions. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 192-207). CABI Invasive Series.

Hoover, S. E. R., Ladley, J. J., Shchepetkina, A. A., Tisch, M., Gieseg, S. P. & Tylianakis, J. M. (2012). Warming, CO2, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters, 15*, 227-234.

Hougner, C., Colding, J. & Söderqvist, T. (2006). Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. *Ecological Economics, 59*(3), 364-374.

Howlett, B. G., Todd, J. H., Willcox, B. K., Rader, R., Nelson, W. R., Gee, M., Schmidlin, F. G., Read, S. F. J., Walker, M. K., Gibson, D. & Davidson. M. M. (2021). Using non-bee and bee pollinator-plant species interactions to design diverse plantings benefiting crop pollination services. *Advances in Ecological Research, 64*, 45-104.

Huber, O. (1986). *Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía estructura y fenología. La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.

Huber, O. (2008). Breve síntesis de los grandes paisajes vegetales de Venezuela. En O. B. Hokche & O. Huber (Eds.). *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Dr. Tobias Lasser. Talleres Micost500.

Hudson, P. J., Dobson, A. P. & Lafferty, K. D. (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution, 21*, 381-385.

Hui, C. (2021). Introduced species shape insular mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 118*, e2026396118.

Hui, C. & Richardson, D. M. (2017) *Invasion Dynamics*. Oxford University Press.

Hurlbert, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology, 52*, 577-586.

Hutchinson, M. C., Bramon Mora, B., Pilosof, S., Barner, A. K., Kéfi, S., Thébault, E., Jordano, P. & Stouffer, D. B. (2019). Seeing the forest for the trees: Putting multilayer networks to work for community ecology. *Functional Ecology*, *33*(2), 206-217.

Inderjit, S. D., Kaur, H., Kalisz, S. & Bezemer, T. M. (2021). Novel chemicals engender myriad invasion mechanisms. *New Phytologist, 232*, 1184-1200.

Inoue, T., Kato, M., Kakutani, T., Suka, T. & Itino, T. (1990). Insect-flower relationship in the temperate deciduous forest of Kibune, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University, 27*, 377-463.

Inouye, D. & Pyke, G. (1988). Pollination biology in the snowy mountains of Australia: comparisons with montane Colorado, USA. *Australian Journal of Ecology, 13*, 191-210.

Inouye, D. W., Gill, D. E., Dudash, M. R. & Fenster, C. B. (1994). A model and lexicon for pollen fate. *American Journal of Botany, 81*, 1517-1530.

Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). (2023). *Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.* H. E. Roy, A. Pauchard, P. Stoett, T. Renard Truong, S. Bacher, B. S. Galil, P. E. Hulme, T. Ikeda, K. V. Sankaran, M. A. McGeoch, L. A. Meyerson, M. A. Nuñez, A. Ordonez, S. J. Rahlao, E. Schwindt, H. Seebens, A. W. Sheppard & V. Vandvik, (Eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany.

Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). (2019). *Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio, H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura,… & C. N. Zayas (Eds.). IPBES Secretariat, Bonn, Germany.

Isla, J., Jácome-Flores, M. E., Pareja, D. & Jordano, P. (2022). Drivers of individual-based, antagonistic interaction networks during plant range expansion. *Journal of Ecology, 110*, 2190-2204.

Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J. & Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science, 293*(5530), 629-637.

Jacobs, J. H., Clark, S. J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C. & Osborne, J. L. (2010). Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* Araliaceae. *Arthropod-Plant Interactions, 4,* 19-28.

Jacquet, C., Moritz, C., Morissette, L., Legagneux, P., Massol, F., Archambault, P. & Gravel, D. (2016). No complexity-stability relationship in empirical ecosystems. *Nature communications*, *7*(1), 1-8.

Janzen, D. H. (1974). The deflowering of Central America. *Natural History, 83*, 48-53.

Janzen, D. H. (1984). Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist, 123*(3), 338-353.

Jaroszewicz, B., Piroznikow, E. & Sondej, I. (2013). Endozoochory by the guild of ungulates in Europe's primeval forest. *Forest Ecology and Management, 305*, 21-28.

Jauker, F., Jauker, B., Grass, I., Steffan-Dewenter, I. & Wolters, V. (2019). Partitioning wild bee and hoverfly contributions to plant-pollinator network structure in fragmented habitats. *Ecology, 100*, e02569.

Jensen, P. (2011). A statistical picture of popularization activities and their evolutions in France. *Public Understanding of Science*, *20*(1), 26-36.

Jensen, P., Rouquier, J. B., Kreimer, P. & Croissant, Y. (2008). Scientists who engage with society perform better academically. *Science and Public Policy*, *35*(7), 527-541.

Jeschke, J. M. & Heger, T. (Eds). (2018) *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence*. CABI, Wallingford.

Jeschke, J. M., Gómez Aparicio, L., Haider, S., Heger, T., Lortie, C. J., Pyšek, P. & Strayer, D. L. (2012). Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota, 14*, 1-20.

Jeschke, J. M., Knopp, M. & Tollrian, R. (2002). Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monography, 72*, 95-112.

Jia, R. Z., Wang, E. T., Liu, J. H., Li, Y., Gu, J., Yuan, H. L. & Chen, W. X. (2013). Effectiveness of different *Ensifer meliloti* strain-alfalfa cultivar combinations and their influence on nodulation of native rhizobia. *Soil Biology and Biochemistry, 57*, 960-963.

Jiang, L. Q. & Zhang, W. J. (2015). Determination of keystone species in CSM food web: A topological analysis of network structure. *Network Biology*, *5*(1), 13-33.

Johns, C. V. & Hughes, A. (2002). Interactive effects of elevated CO2 and temperature on the leaf-miner *Dialectica scalariella* Zeller (Lepidoptera: Gracillariidae) in Paterson's Curse, *Echium plantagineum* (Boraginaceae). *Global Change Biology, 8*, 142-152.

Johnson, S., Torres, J. J., Marro, J. & Muñoz, M. A. (2010). Entropic origin of disassortativity in complex networks. *Physical Review Letters, 104*, 108702.

Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos, 69*, 373-386.

Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*, 1733-1741.

Jordán, F., Benedek, Z. & Podani, J. (2007). Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*, *205*(1), 270-275.

Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist, 129*, 657-667.

Jordano, P. (1993). Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biological Journal of the Linnean Society, 50*, 65-84.

Jordano, P. (1995). Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb. Ecology, 76*, 2627-2639.

Jordano, P. (2014). Fruits and frugivory. En R. S. Gallager (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (3rd ed) (pp. 18-61). CABI International.

Jordano, P. (2016a). Chasing ecological interactions. *PLoS Biology, 14*, e1002559.

Jordano, P. (2016b). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology, 30*, 1883-1893.

Jordano, P. & Rodríguez-Sánchez, F. (2017). *An R package for plots of effectiveness landscapes in mutualisms: Effect. lndscp (v.0.2)*. Zenodo.

Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters, 6*(1), 69-81.

Jordano, P., Vázquez, D. & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En R. Medel, M. A. Aizen & R. Zamora (Eds.), *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones* (pp. 17-41). Editorial Universitaria.

Ju, H. J., Hill, N. S., Abbott, I. & Ingram, K. T. (2006). Temperature influences on endophyte growth in tall fescue. *Crop Science, 46*, 404-412.

Junker, R. R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Martin Schaefer, H. & Stang, M. (2013). Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology, 27*(2), 329-341.

Kaiser-Bunbury, C. & Simmons, B. (2020) Restoration of pollination interactions in communities invaded by non-native plants. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 377-390). CABI Invasive Series.

Kaiser-Bunbury, C. N., Memmott, J. & Müller, C. B. (2009). Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives Plant Ecology Evolution Systematics, 11*, 241-254.

Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B. & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, *13*(4), 442-452.

Karimi, B., Maron, P. A., Boure, N. C. P., Bernard, N., Gilbert, D. & Ranjard, L. (2017). Microbial diversity and ecological networks as indicators of environmental quality. *Environmental Chemistry Letters, 15*, 265-281.

Kato, D. & Koike, S. (2018). The dispersal effectiveness of avian species in Japanese temperate forest. *Ornithological Sciences, 17*, 173-185.

Keane, R. M. & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution, 17*, 164-170.

Kearns, C. & Kearns, N. (2020). The role of comics in public health communication during the COVID-19 pandemic. *Journal of Visual Communication in Medicine*, *43*(3), 139-149.

Kearns, C. A., Inouye, D. W. & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics, 29*, 83-112.

Keary, M. (2016). The new prometheans: Technological optimism in climate change mitigation modeling. *Environmental Values*, *25*, 7-28.

Keary, M. (2023). A green theory of technological change: Ecologism and the case for technological skepticism. *Contemporary Political Theory*, *22*, 70-93.

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*(1), 291-303.

Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., Boit, A., Joppa, L. N., Lafferty, K. D., Williams, R. J., Martinez, N. D., Menge, B. A., Blanchette, C. A., Iles, A. C. & Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters, 15*, 291-300.

Kéfi, S., Holmgren, M. & Scheffer, M. (2016). When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Functional Ecology, 30*, 88-97.

Keith, D. (1996). Fire-driven extinction of plant populations: a synthesis of theory and review of evidence from Australian vegetation. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 116*, 37-78.

Keitt, T. H. (2009). Habitat conversion, extinction thresholds, and pollination services in agroecosystems. *Ecological Applications, 19*, 1561-1573.

Kelly, D. W., Paterson, R. A., Townsend, C. R., Poulin, R. & Tompkins, D. M. (2009). Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology, 90*, 2047-2056.

Kelt, D. A., Meserve, P. L. & Gutiérrez, J. R. (2004). Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography, 31*, 931-942.

Kendall, L. K., Gagic, V., Evans, L. J., Cutting, B. T., Scalzo, J., Hanusch, Y., Jones, J., Rocchetti, M., Sonter, C., Keir, M. & Rader, R. (2020). Self-compatible blueberry cultivars require fewer floral visits to maximize fruit production than a partially self-incompatible cultivar. *Journal of Applied Ecology, 57(*12), 2454-2462.

Kendig, A. E., Flory, S. L., Goss, E. M., Holt, R. D., Clay, K., Harmon, P. F., Lane, B. R., Adhikari, A. & Wojan, C. M. (2020) The role of pathogens in plant invasions. En A. Traveset, & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 208-225). CABI Invasive Series.

Khot, A. (2011). *Pressing science: A study of the utilization and involvement of the press office in science communication*. [Tesis de maestría no publicada]. University of the West of England Bristol.

Kiani, N. A., Gómez-Cabrero, D. & Bianconi, G. (Eds.). (2021). *Networks of networks in biology: concepts, tools and applications*. Cambridge University Press.

King, C., Ballantyne, G. & Willmer, P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution, 4*, 811-818.

Kinlock, N. L. (2019). A meta-analysis of plant interaction networks reveals competitive hierarchies as well as facilitation and intransitivity. *The American Naturalist*, *194*(5), 640-653.

Kivelä, M., Arenas, A., Barthelemy, M., Gleeson, J. P., Moreno, Y. & Porter, M. A. (2014). Multilayer networks. *Journal of complex networks, 2*(3), 203-271.

Klein, A. M. (2009). Nearby rainforest promotes coffee pollination by increasing spatio-temporal stability in bee species richness. *Forest Ecology and Management, 258*(9), 1838-1845.

Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 274*(1608), 303-313.

Knox, R. G., Peet, R. K. & Christensen, N. L. (1989). Population Dynamics in Loblolly Pine Stands: Changes in Skewness and Size Inequality. *Ecology, 70*(4), 1153-1167.

Koch, C. (2012). Modular biological complexity. *Science, 337*, 531-532.

Koenig, W. D., Knops, J. M. H., Carmen, W. J., Pesendorfer, M. B. & Dickinson, J. L. (2018). Effects of mistletoe (*Phoradendron villosum*) on California oaks. *Biology Letters, 14*, 20180240.

Kolbert, E. (2014). *The Sixth Extinction: An Unnatural History*. Henry Holt.

Konagurthu, A. S. & Lesk, A. M. (2008). On the origin of distribution patterns of motifs in biological networks. *BMC Systems Biology, 8*, 7-11.

Koomen, M. H., Rodriguez, E., Hoffman, A., Petersen, C. & Oberhauser, K. (2018). Authentic science with citizen science and student-driven science fair projects. *Science Education*, *102*(3), 593-644.

Kovaka, K. (2021). Climate change denial and beliefs about science. *Synthese*, *198*(3), 2355-2374.

Krauss, J., Harri, S. A., Bush, L., Husi, R., Bigler, L., Power, S. A. & Muller, C. B. (2007). Effects of fertilizer, fungal endophytes and plant cultivar on the performance of insect herbivores and their natural enemies. *Functional Ecology, 21*, 107-116.

Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. & Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters, 10*(4), 299-314.

Kricher, J. (2009). *The balance of nature: ecology's enduring myth*. Princeton University Press.

Kudo, G. & Ida, T. Y. (2013). Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology, 94*, 2311-2320.

Kuebbing, S. E. (2020) How direct and indirect non-native interactions can promote plant invasions, lead to invasional meltdown and inform management decisions. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 153-176). CABI Invasive Series.

Kuhn, T. S. (1962). *The structure of scientific revolutions*. University of Chicago Press.

Kuijper, D. P. J., Dubbeld, J. & Bakker, J. P. (2005). Competition between two grass species with and without grazing over a productivity gradient. *Plant Ecology, 179*, 237-246.

Kuijt, J. (1969). *The biology of parasitic flowering plants.* University California Press.

Kuijt, J. (1988). Revision of *Tristerix* (Loranthaceae). *Systematic Botany Monographs, 19*, 1-61.

Kuris, A. M., Hechinger, R. F., Shaw, J. C., Whitney, K. L., Aguirre-Macedo, L., Boch, C. A., Dobson, A. P., Dunham, E. J., Fredensborg, B. L., Huspeni, T. C., Lorda, J., Mababa, L., Mancini, F. T., Mora, A. B., Pickering, M., Talhouk, N. L., Torchin, M. E. & Lafferty, K. D. (2008). Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature, 454*, 515-518.

Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation, 163*, 22-32.

Kurten, E. L., Wright, S. J. & Carson, W. P. (2015). Hunting alters seedling functional trait composition in a neotropical forest. *Ecology, 96*(7), 1923-1932.

Kutz, S. J., Hoberg, E. P., Polley, L. & Jenkins, E. J. (2005). Global warming is changing the dynamics of Arctic host-parasite systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 272*, 2571-2576.

Lacey, E. P., Roach, D. A., Herr, D., Kincaid, S. & Perrott, R. (2003). Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata. Ecology, 84*, 2462-2475.

Lafferty, K. D., Dobson, A. P. & Kuris, A. M. (2006). Parasites dominate food web links. *Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America, 103*, 11211-11216.

Laigle, I., Aubin, I., Digel, C., Brose, U., Boulangeat, I. & Gravel, D. (2018). Species traits as drivers of food web structure. *Oikos, 127*, 316-326.

Laliberté, E. & Tylianakis, J. M. (2010). Deforestation homogenizes tropical parasitoid-host networks. *Ecology, 91*(6), 1740-1747.

Lamont, B. (1983). Mineral nutrition of mistletoes. En M. Calder & P. Berhard (Eds.), *The Biology of Mistletoes* (pp. 155-171). Springer.

Landi, P., Minoarivelo, H. O., Brännström, A., Hui, C. & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology, 60*, 319-345.

Landim, A. R., Fernandez, F. A. S. & Pires, A. (2022). Primate reintroduction promotes the recruitment of large-seeded plants via secondary dispersal. *Biological Conservation, 269*, 109549.

Larson, D. W., Matthes, U. & Kelly, P. (1999). Cliffs as Natural Refuges. *American Scientist Online,* 1-6.

Larson, D. W., Matthes, U., Gerrath, J. A., Larson, N. W. K., Nekola, J. C., Walker, G. L., Porembski, S. & Charlton, A. (2000). Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography, 27*(2), 319-331.

Laska, M. S. & Wootton, J. T. (1998). Theoretical concept and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology, 79*, 461-476.

Laurindo, R. S., Novaes, R. L. M., Vizentin-Bugoni, J. & Gregorin, R. (2019). The effects of habitat loss on bat-fruit networks. *Biodiversity and Conservation, 28*, 589-601.

Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology, 16*(5), 545-556.

Lazarina, M., Devalez, J., Neokosmidis, L., Sgardelis, S. P., Kallimanis, A. S., Tscheulin, T., Tsalkatis, P., Kourtidou, M., Mizerakis, V., Nakas, G., Palaiologou, P., Kalabokidis, K., Vujic, A. & Petanidou, T. (2019). Moderate fire severity is best for the diversity of most of the pollinator guilds in Mediterranean pine forests. *Ecology, 100*, e02615.

Lazarina, M., Sgardelis, S. P., Tscheulin, T., Devalez, J., Mizerakis, V., Kallimanis, A. S., Papakonstantinou, S., Kyriazis, T. & Petanidou, T. (2017). The effect of fire history in shaping diversity patterns of flower-visiting insects in post-fire Mediterranean pine forests. *Biodiversity and Conservation, 26*, 115-131.

Lazarina, M., Sgardelis, S. P., Tscheulin, T., Kallimanis, A. S., Devalez, J. & Petanidou, T. (2016). Bee response to fire regimes in Mediterranean pine forests: The role of nesting preference, trophic specialization, and body size. *Basic and Applied Ecology, 17*, 308-320.

Lázaro-González, A., Hódar, J. A. & Zamora, R. (2017). Do the arthropod communities on a parasitic plant and its hosts differ? *European Journal of Entomology, 114*, 215-221.

Lázaro-González, A., Hódar, J. A. & Zamora, R. (2019a). Mistletoe *versus* host pine: Does increased parasite load alter the host chemical profile? *Journal of Chemical Ecology, 5*, 95-105.

Lázaro-González, A., Hódar, J. A. & Zamora, R. (2019b). Mistletoe generates non-trophic and trait-mediated indirect interactions through a shared host of herbivore consumers. *Ecosphere, 10*, e02564.

Lázaro-González, A., Hódar, J. A. & Zamora, R. (2020). Ecological assembly rules on arthropod community inhabiting mistletoes. *Ecological Entomology, 45*, 1088-1098.

Lázaro-González, A. (2020). *Mistletoes as keystone species in pine woodlands: exploring the ecological consequences of a new interaction cocktail.* University of Granada.

Lázaro-González, A., Gargallo-Garriga, A., Hódar, J. A., Sardans, J., Oravec, M., Urban, O., Peñuelas, J. & Zamora, R. (2021). Implications of mistletoe parasitism for the host metabolome: a new plant identity in the forest canopy. *Plant, Cell & Environment, 11*(44).

Lázaro, A. & Alomar, D. (2019). Landscape heterogeneity increases the spatial stability of pollination services to almond trees through the stability of pollinator visits. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 279*, 149-155.

Lederman, N. G. (2007). Nature of science: Past, present, and future. En S. K. Abell & N. G. Lederman (Eds.), *Handbook of Research on Science Education* (pp. 831-879). Routledge Handbooks.

Lee, J. J. & Haupt, J. P. (2021). Scientific globalism during a global crisis: Research collaboration and open access publications on COVID-19. *Higher Education*, *81*(5), 949-966.

Lejarraga, T. (2010). When experience is better than description: Time delays and complexity. *Journal of Behavioral Decision Making*, *23*(1), 100-116.

Lemus-Jiménez, L. J. & Ramírez, N. (2002). Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. *Acta Científica Venezolana, 53*, 301-313.

Lemus-Jiménez, L. J. & Ramírez, N. (2003). Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana, 54*, 97-114.

Lesica, P., Yurkewycz, R. & Crone, E. E. (2006). Rare plants are common where you find them. *American Journal of Botany, 93*(3), 454-459.

Leverett, L. D. (2017). Germination phenology determines the propensity for facilitation and competition. *Ecology, 98*(9), 2437-2446.

Leverkus, A. B. & Castro, J. (2017). An ecosystem services approach to the ecological effects of salvage logging: valuation of seed dispersal. *Ecological Applications, 27*(4), 1057-1063.

Levine, J. M., Adler, P. B. & Yelenik, S. G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters, 7*, 975-989.

Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press.

Lewinsohn, T. M., Prado, P. I., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. M. (2006). Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos, 113*, 174-184.

Li, N., Li, X. H., An, S. Q. & Lu, C. H. (2016). Impact of multiple bird partners on the seed dispersal effectiveness of China's relic trees. *Scientific reports, 6*, 17489.

Liao, J. B., Bearup, D. & Strona, G. (2022). A patch-dynamic metacommunity perspective on the persistence of mutualistic and antagonistic bipartite networks. *Ecology, 103*(6), e3686.

Librán-Embid, F., Grass, I., Emer, C., Ganuza, C. & Tscharntke, T. (2021). A plant-pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters, 24*, 2700-2712.

Lindgren, E. & Gustafson, R. (2001). Tick-borne encephalitis in Sweden and climate change. *Lancet, 358*, 16-18.

Liu, B., Wang, G., An, Y., Xue, D., Wang, L. & Lu, C. (2021). Similar seed dispersal systems by local frugivorous birds in native and alien plant species in a coastal seawall forest. *PeerJ, 9*, e11672.

Loayza, A. P. & Ríos, R. S. (2014). Seed-swallowing toucans are less effective dispersers of *Guettarda viburnoides* (Rubiaceae) than pulp-feeding jays. *Biotropica, 46*, 69-77.

Lohrmann, J., Cecchetto, N. R., Aizen, N., Arbetman, M. P. & Zattara, E. E. (2022). *When bio is not green: the impacts of bumblebee translocation and invasion on native ecosystems*. CABI Reviews.

Longo, C., Hornborg, S., Bartolino, V., Tomczak, M. T., Ciannelli, L., Libralato, S. & Belgrano, A. (2015). Role of trophic models and indicators in current marine fisheries management. *Marine Ecology Progress Series*, *538*, 257-272.

Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, *80*, 1522-1536.

López-Sáez, J. A., Sanz, Y. C. & Bremond, D. (1992). *Viscum album* L. y sus hospedantes en la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas, 18*, 817-825.

López-Sáez, J., Catalán, P. & Sáez, L. (2002). *Plantas parásitas de la península Ibérica e Islas Baleares.* Mundiprensa.

Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365*(1537), 49-60.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science, 294*, 804-808.

Lorenz, M. O. (1905). Methods of Measuring the Concentration of Wealth. *Publications of the American Statistical Association, 9*(70), 209-219.

Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins Company.

Lovas-Kiss, A., Sánchez, M. I., Molnár, V. A, Valls, L., Armengol, X., Mesquita-Joanes, F. & Green, A. (2018). Crayfish invasion facilitates dispersal of plants and invertebrates by gulls. *Freshwater Biology, 63*, 392-404.

Loy, X. & Brosi, B. J. (2022). The effects of pollinator diversity on pollination function. *Ecology, 103*(4), e3631.

Luis, A. D., Kuenzi, A. J. & Mills, J. N. (2018). Species diversity concurrently dilutes and amplifies transmission in a zoonotic host-pathogen system through competing mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 115*, 7979-7984.

Lunau, K. (2004). Adaptive radiation and coevolution - pollination biology case studies. *Organisms, Diversity & Evolution, 4*, 207-224

Lundberg, J. & Moberg, F. (2003). Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems, 6*(1), 87-98.

Lurgi, M., López, B. C. & Montoya, J. M. (2012). Novel communities from climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 367*, 2913-2922.

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.

Magioli, M., Ferraz de Barros, K. M. P. M., Garcia Chiarello A., Galetti, M., Freire Setz, E. Z., Pereira Paglia, A., Abrego, N., Ribeiro, M. C. & Ovaskainen, O. (2021). Land-use changes leads to functional loss of terrestrial mammals in a Neotropical rain forest. *Perspectives in Ecology and Conservation, 19*(2), 161-170.

Maglianesi, M. A., Hanson, P., Brenes, E., Benadi, G., Schleuning, M. & Dalsgaard, B. (2020). High levels of phenological asynchrony between specialized pollinators and plants with short flowering phases. *Ecology, 10*(11), e03162.

Magurran, A. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press.

Maia, K. P., Rasmussen, C., Olesen, J. M. & Guimarães Jr., P. R. (2019). Does the sociality of pollinators shape the organisation of pollination networks? *Oikos, 128*(5), 741-752.

Mani, M. S. (1962). *Introduction to high altitude entomology: insect life above the timber-line in the North-West Himalaya*. Methuen.

Mani, M. S. (1968). *Ecology and biogeography of high altitude insects*. Springer-Science & Business Media B. V.

Manrique, O., Barrios, Y., Sánchez, N. & Grande, J. (5-9 de agosto de 2019). *Red de interacciones planta-visitante floral en una comunidad de páramo altiandino (Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela)*, Proceedings of the Latin American Conference 2.0 on Complex Networks, Cartagena, Colombia.

March, W. A. & Watson, D. M. (2007). Parasites boost productivity: effects of mistletoe on litterfall dynamics in a temperate Australian forest. *Oecologia, 154*, 339-347.

March, W. A. & Watson, D. M. (2010). The contribution of mistletoes to nutrient returns: evidence for a critical role in nutrient cycling. *Austral Ecology, 35*, 713-721.

Marchal, A. (2012). ¡Estáis hechos unos Elementos! Algo más que una historia teatralizada de la tabla periódica para la Noche de los Investigadores. *Anales de Química de la R.S.E.Q.*, *108*(2), 149-149.

Marcilio-Silva, V., Cavalin, P. O., Varassin, I. G., Oliveira, R. A., de Souza, J. M., Muschner, V. C. & Marques, M. C. (2015). Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. *Austral Ecology, 40*(8), 898-908.

Marciniak, B., de Sá Dechoum, M. & Castellani, T. T. (2020). The danger of non-native gardens: risk of invasion by Schefflera arboricola associated with seed dispersal by birds. *Biological Invasions, 22*, 997-1010.

Marjakangas, E. L., Abrego, N., Grøtan, V., de Lima, R. A. F., Beoolo, C., Bovendorp, R. S., Culot, L., Hasui, E., Lima, F., Muylaert, R. L., Niebuhr, B. B., Oliveira, A. A., Pereira, L. A., Prado, P. I., Stevens, R. D., Vancine, M. H., Ribeiro, M. C., Galetti, M. & Ovaskainen, O. (2020). Fragmented tropical forests lose mutualistic plant-animal interactions. *Diversity and Distributions, 26*, 154-168.

Markham, J. H. & Chanway, C. P. (1996). Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology, 10*, 548-549.

MARN. (2001). *Estrategia Nacional sobre Diversidad Biológica y su Plan de Acción.* Ministerio del Poder Popular para el Ambiente y de los Recursos Naturales, Oficina Nacional de Diversidad Biológica. Caracas, Venezuela.

Maron, J. L. & Crone, E. (2006). Herbivory: Effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences, 273*, 2575-2584.

Maron, J. L. & Vilà, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos, 95*, 361-373.

Marshall, J. D. & Ehleringer, J. R. (1990). Are xylem-tapping mistletoes partially heterotrophic? *Oecologia, 84*, 244-248.

Marshall, J. D., Dawson, T. E. & Ehleringer, J. R. (1994). Integrated nitrogen, carbon, and water relations of a xylem-tapping mistletoe following nitrogen fertilization of the host. *Oecologia, 100,* 430-438.

Martin-Albarracín, V. L. & Amico, G. C. (2021). Plant origin and fruit traits shape fruit removal patterns by native birds in invaded plant communities. *Biological Invasions, 23*, 857-870.

Martín-Sempere, M. J., Garzón-García, B. & Rey-Rocha, J. (2008). Scientists´ motivation to communicate science and technology to the public: Surveying participants at the Madrid Science Fair. *Public Understanding of Science*, *17*(3), 349-367.

Martínez del Río, C., Hourdequin, M., Silva, A. & Medel, R. (1995). The influence of cactus size and previous infection on bird deposition of mistletoe seeds. *Austral Journal of Ecology, 20*, 571-576.

Martínez del Río, C., Silva, A., Medel, R. & Hourdequin, M. (1996). Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology, 77*, 912-921.

Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J. & Rey, P. J. (2020). Plant-solitary bee networks have stable cores but variable peripheries under differing agricultural management: Bioindicator nodes unveiled. *Ecological Indicators*, *115*, 106422.

Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Lendinez, S., Pérez, A. J., Ruiz-Valenzuela, L. & Rey, P. J. (2019). Interacting effects of landscape and management of plant-solitary bee networks in olive orchards. *Functional Ecology, 33*, 2316-2326.

Martínez-Sastre, R., Miñarro, M. & García, D. (2020). Animal biodiversity in cider apple orchards: Simultaneous environmental drivers and effects on insectivory and pollination. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 295*, 106918.

Martínez, D. & García, D. (2017). Role of avian seed dispersers in tree recruitment in woodland pastures. *Ecosystems, 20*(3), 616-629.

Martínez, D., García, D. & Herrera, J. M. (2014). Consistency and reciprocity of indirect interactions between tree species mediated by frugivorous birds. *Oikos, 123*, 414-422.

Martins, K. T., Gonzalez, A. & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 200*, 12-20.

Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E. & Dalsgaard, B. (2014). Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica, 46*(6), 740-747.

Mathiasen, R. L., Nickrent, D. L., Shaw, D. C. & Watson, D. M. (2008). Mistletoes: pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease, 92*, 988-1006.

Matsumura, C., Yokoyama, J. & Washitani, I. (2004). Invasion status and potential ecological impacts of an invasive alien bumblebee, *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) naturalized in Southern Hokkaido, Japan. *Global Environmental Research, 8*, 51-66.

Matthies, D., Brauer, I., Maibom, W. & Tscharntke, T. (2004). Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos, 105*(3), 481-488.

Mauseth, J. D., Montenegro, G. & Walckowiak, A. M. (1984). Studies of the holoparasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) infecting *Trichocereus chilensis* (Cactaceae). *Canadian Journal of Botany, 62*, 847-857.

Mauseth, J. D., Montenegro, G. & Walckowiak, A. M. (1985). Host infection and flower formation by the parasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany, 63*, 567-581.

May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press.

May, R. M. (2011). Why worry about how many species and their loss? *PLoS Biology, 9*, e1001130.

Mayor, S. J., Guralnick, R. P., Tingley, M. W., Otegui, J., Withey, J. C., Elmendorf, S. C., Andrew, M. E., Leyk, S., Pearse, I. S. & Schneider, D. C. (2017). Increasing phenological asynchrony between spring green-up and arrival of migratory birds. *Scientific Reports, 7*, 1902.

Mazzei, M. P., Vesprini, J. L. & Galetto, L. (2020). Visitantes florales no polinizadores en plantas del género *Cucurbit* y su relación con la presencia de abejas polinizadoras. *Acta Agronómica, 69*(4), 256-265.

McAlpine, C., Catterall, C. P., Nally, R. M., Lindenmayer, D., Reid, J. L., Holl, K. D., Bennett, A. F., Runting, R. K., Wilson, K., Hobbs, R. J., Seabrook, L, Cunningham, S., Moilanen, A., Maron, M., Shoo, L., Lunt, I., Vesk, P., Rumpff, L., Martin, T. G., Thomson, J. & Possingham, H. (2016). Integrating plant-and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment, 14*(1), 37-45.

McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature, 405*, 228-233.

McCann, K. S. (2012). *Food webs*. Princeton University Press.

McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature, 395*, 794-798.

McCauley, D. J., Keesing, F., Young, T. & Dittmar, K. (2008). Effects of the removal of large herbivores on fleas of small mammals. *Journal of Vector Ecology, 33*(2), 263-268.

McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H. & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science, 347*(6219), 1255641.

McConkey K. R. & Drake D. R. (2006). Flying foxes cease to function as seed dispersers long before they become rare. *Ecology, 87*(2), 271-276.

McConkey, K. R., Nathalang, A., Brockelman, W. Y., Saralamba, C., Santon, J., Matmoon, U., Somnuk, R. & Srinoppawan, K. (2018). Different megafauna vary in their seed dispersal effectiveness of the megafaunal fruit *Platymitra macrocarpa* Annonaceae. *PLoS ONE, 13*, e0198960.

McLauchlan, K. K., Higuera, P. E., Miesel, J., Rogers, B. M., Schweitzer, J., Shuman, J. K., Tepley, A. J., Varner, J. M., Veblen, T. T., Adalsteinsson, S. A., Balch, J. K., Baker, P., Batllori, E., Bigio, E., Brando, P., Cattau, M., Chipman, M. L., Coen, J., Crandall, R.,… & Watts, A. C. (2020). Fire as a fundamental ecological process: research advances and frontiers. *Journal of Ecology, 108*, 2047-2069.

Medel, R. (2000). Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants. *Ecology, 81*, 1554-1564.

Medel, R. (2001). Assessment of correlational selection on tolerance and resistance traits in a host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary Ecology, 15*, 37-52.

Medel, R., Botto-Mahan, C. & Kalin-Arroyo, M. (2003). Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus. Ecology, 84*, 1721-1732.

Medel, R., Botto-Mahan, C., Smith-Ramírez, C., Méndez, M. A., Ossa, C. G., Caputo, L. & Gonzáles, W. L. (2002). Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema *Tristerix*-cactáceas en Chile semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural, 75*, 127-140.

Medel, R., González-Browne, C., Salazar, D., Ferrer, P. & Ehrenfeld, M. (2018). The most effective pollinator principle applies to new invasive pollinators. *Biology Letters, 14*, 20180132.

Medel, R., Vergara, E., Silva, A. & Kalin-Arroyo, M. (2004). Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology, 85,* 120-126.

Melián, C. J. & Bascompte, J. (2002). Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters, 5*, 705-708.

Melián, C. J., Baldó, F., Matthews, B., Vilas, C., González-Ortegón, E., Drake, P. & Williams, R. J. (2014). Individual trait variation and diversity in food webs. *Advances in Ecological Research, 50*, 207-241.

Melián, C. J., Bascompte, J., Jordano, P. & Krivan, V. (2009). Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos*, *118*(1), 122-130.

Mellado, A. & Zamora, R. (2014). Generalist birds govern the seed dispersal of a parasitic plant with strong recruitment constraints. *Oecologia, 176*, 139-147.

Mellado, A. & Zamora, R. (2016). Spatial heterogeneity of a parasitic plant drives the seed-dispersal pattern of a zoochorous plant community in a generalist dispersal system. *Functional Ecology, 30*, 459-467.

Mellado, A. & Zamora, R. (2017). Parasites structuring ecological communities: the mistletoe footprint in Mediterranean pine forests. *Functional Ecology, 31,* 2167-2176.

Mellado, A. & Zamora, R. (2020). Ecological consequences of parasite host shifts under changing environments: More than a change of partner. *Journal of Ecology, 108*, 788-796.

Mellado, A., Hobby, A., Lázaro-González, A. & Watson, D. M. (2019). Hemiparasites drive heterogeneity in litter arthropods: Implications for woodland insectivorous birds. *Austral Ecology, 44*, 777-785.

Mellado, A., Morillas, L., Gallardo, A. & Zamora, R. (2016). Temporal dynamic of parasite-mediated linkages between the forest canopy and soil processes and the microbial community. *New Phytologist, 211,* 1382-1392.

Mello, M. A. R., Felix, G. M., Pinheiro, R. B. P., Muylaert, R. L., Geiselman, C., Santana, S. E., Tschapka, M., Lotfi, N., Rodrigues, F. A. & Stevens, R. D. (2019). Insights into the assembly rules of a continent-wide multilayer network. *Nature Ecology and Evolution, 3*, 1525-1532.

Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, C. H., Marquitti, F. M. D. & Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, *124*(8), 1031-1039.

Memmott, J. & Waser, N. M. (2002). Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 269*, 2395-2399.

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.

Menezes, I., Emer, C., Cazetta, E. & Morante-Filho, J. C. (2021). Deforestation simplifies understory bird seed-dispersal networks in human-modified landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution, 9*.

Menge, B. A., Iles, A. C. & Freidenburg, T. L. (2013) Keystone Species. En Simon A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 442-457). Elsevier Inc. All.

Menke, S., Bohning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2012). Plant-frugivore networks are less specialized and more robust at forest-farmland edges than in the interior of a tropical forest. *Oikos, 121*, 1553-1566.

Metz, S. E., Weisberg, D. S. & Weisberg, M. (2018). Non-scientific criteria for belief sustain counter-scientific beliefs. *Cognitive Science*, *42*(5), 1477-1503.

Mevi-Schutz, J. & Erhardt, A. (2005). Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: A long-awaited link. *American Naturalist, 165*, 411-419.

Mezquida, E. T. & Benkman, C. W. (2014). Causes of variation in biotic interaction strength and phenotypic selection along an altitudinal gradient. *Evolution, 68*, 1710-1721.

Micheli, F., Amarasekare, P., Bascompte, J. & Gerber, L. R. (2004). Including species interactions in the design and evaluation of marine reserves: some insights from a predator-prey model. *Bulletin of Marine Science, 74*(3), 653-669.

Miguel, M. F., Jordano, P., Tabeni, S. & Campos, C. M. (2018). Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant-frugivore networks. *Oikos, 127*, 1045-1059.

Miller, J. D. (2004). Public understanding of, and attitudes toward, scientific research: What we know and what we need to know. *Public Understanding of Science*, *13*(3), 273-294.

Mills L. S., Soulé M. E. & Doak D. F. (1993). The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience*, *43*(4), 19-224.

Milo, R., Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D. & Alon, U. (2002). Network motifs: simple building blocks of complex networks. *Science, 298*, 824-827.

Miñarro, M. & García, D. (2018). Complementarity and redundancy in the functional niche of cider apple pollinators. *Apidologie, 49*(6), 789-802.

Miranda, H., Font, X., Roquet, C., Pizarro, M, & García, M. B. (2022). Assessing the vulnerability of habitats through plant rarity patterns in the Pyrenean range. *Conservation Science and Practice, 4*(4), e12649.

Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E. & Vázquez, D. P. (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters, 9*, 726-740.

Mittelman, P., Kreischer, C., Pires, A. S. & Fernandez, F. A. (2020). Agouti reintroduction recovers seed dispersal of a large-seeded tropical tree. *Biotropica, 52*(4), 766-774.

Moegenburg, S. M. & Levey, D. J. (2002). Prospects for conserving biodiversity in Amazonian extractive reserves. *Ecology Letters, 5*(3), 320-324.

Mokany, K. Ash, J. & Roxburgh, S. (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology, 96*(5), 884-893.

Mokotjomela, T. M., Downs, C. T., Esler, K. & Knight, J. (2016). Seed dispersal effectiveness: A comparison of four bird species feeding on seeds of invasive *Acacia cyclops* in South Africa. *South African Journal of Botany, 105*, 259-263.

Moles, A. T., Dalrymple, R. L., Raghu, S., Bonser, S. P. & Ollerton, J. (2022). Advancing the missed mutualist hypothesis, the under-appreciated twin of the enemy release hypothesis. *Biology Letters, 18*, 20220220.

Monteiro, E. C. S., Pizo, M. A., Vancine, M. H. & Ribeiro, M. C. (2022). Forest cover and connectivity have pervasive effects on the maintenance of evolutionary distinct interactions in seed dispersal networks. *Oikos, 2022*, 1-10.

Montesinos-Navarro A., Segarra-Moragues, J. G., Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2012). Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist, 196*(3), 835-844.

Montesinos-Navarro, A., Verdú, M., Querejeta, J. I. & Valiente-Banuet, A. (2017). Nurse plants transfer more nitrogen to distantly related species. *Ecology, 98*(5), 1300-1310.

Montesinos-Navarro, A., Verdú, M., Querejeta, J. I. & Valiente-Banuet, A. (2019). Nurse shrubs can receive water stored in the parenchyma of their facilitated columnar cacti. *Journal of Arid Environments, 165*, 10-15.

Montoya, D. (2019). Restauración de redes ecológicas: escalas espacial y temporal, estabilidad y cambio global. *Ecosistemas, 28*, 11-19.

Montoya, D., Rogers L. & Memmott, J. (2012). Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution, 27*(12), 666-667.

Montoya, J. M. & Raffaelli, D. (2010). Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 365*, 2013-2018.

Montoya, J. M., Pimm, S. L. & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature, 442*, 259-264.

Mooney, K. A., Geils, B. W. & Linhart, Y. B. (2006). Linking parasitic plant-induced host morphology to tritrophic interactions. *Annals of the Entomological Society of America, 99*, 1133-1138.

Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B. & Worm, B. (2011). How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biology, 9*, e1001127.

Morales-Castilla, I., Matias, M. G., Gravel, D. & Araújo, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology and Evolution, 30*, 347-356.

Morales, C. L. & Aizen, M. A. (2002). Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions, 4*, 87-100.

Morales, C. L. & Aizen, M. A. (2006). Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology, 94*, 171-180.

Morales, C. L., Arbetman, M. P., Cameron, S. A. & Aizen, M. A. (2013). Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment, 11*, 529-534.

Morales, C. L., Sáez, A., Garibaldi, L. A. & Aizen, M. A. (2017). Disruption of pollination services by invasive pollinator species. En M. Vilà & P. Hulme (Eds.), *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*, Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, (vol 12, pp. 203-220). Springer, Cham.

Morales, C., Traveset, A. & Ramírez, N. (2009). Especies invasoras y mutualismos planta-animal. En R. Medel, M. Aizen & R. Zamora (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 247-261). Editorial Universitaria.

Morales, J. M. & López, T. M. (2022). Mechanistic models of seed dispersal by animals. *Oikos, 2022*(2), e08328.

Morán-López, T., Espíndola, W. D., Vizzachero, B. S., Fontanella, A., Salinas, L., Arana, C., Amico, G., Pizo, M., Carlo, T. & Morales, J. M. (2020a). Can network metrics predict vulnerability and species roles in bird-dispersed plant communities? Not without behaviour. *Ecology Letters, 23*(2), 348-358.

Morán-López, T., González-Castro, A., Morales, J. M. & Nogales, M. (2020b). Behavioural complementarity among frugivorous birds and lizards can promote plant diversity in island ecosystems. *Functional Ecology, 34(*1), 182-193.

Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L. & Traveset, A. (2019). A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology, 100*, 1-8.

Morris, R. J., Sinclair, F. H. & Burwell, C. J. (2015). Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography, 38*, 792-802.

Morris, W. F. & Doak, D. F. (2002). *Quantitative Conservation Biology. Theory and practice of population viability analysis.* Sinauer Associates Incorporated Publisers.

Morris, W., Pfister, C., Tuljapurkar, S., Haridas, C., Boggs, C., Boyce, M., Bruna, E., Church, D., Coulson, T. & Doak, D. (2008). Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology, 89*(1), 19-25.

Morrison, B. M., Brosi, B. J. & Dirzo, R. (2020). Agricultural intensification drives changes in hybrid network robustness by modifying network structure. *Ecology Letters, 23*, 359-369.

Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C. E. T., Renaud, J. & Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology, 11*(5), e1001569.

Muñoz-Gallego, R., Fedriani, J. M., Serra, P. E. & Traveset, A. (2022). Nonadditive effects of two contrasting introduced herbivores on the reproduction of a pollination-specialized palm. *Ecology, 103*, 1-12.

Muñoz, A., Celedon-Neghme, C., Cavieres, L. A. & Arroyo, M. T. K. (2005). Bottom-up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high-Andean shrub. *Oecologia, 143*, 126-135.

Murray, B. R. & Lepschi, B. J. (2004). Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology, 29*(3), 287-293.

Muvengwi, J., Ndagurwa, H. G. T. & Nyenda, T. (2015). Enhanced soil nutrient concentrations beneath-canopy of savanna trees infected by mistletoes in a southern African savanna. *Journal of Arid Environments, 116,* 25-28.

Myers, T. A., Maibach, E. W., Roser-Renouf, C., Akerlof, K. & Leiserowitz, A. A. (2013). The relationship between personal experience and belief in the reality of global warming. *Nature Climate Change*, *3*(4), 343-347.

Nakazawa, T. (2016). Individual interaction data are required in community ecology: a conceptual review of the predator-prey mass ratio and more. *Ecological Research, 32*, 5-12.

Nakazawa, T. (2020). Species interaction: Revisiting its terminology and concept. *Ecological Research, 35*, 1106-1113.

Nassar, J. M. & Ramírez. N. (2004). Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution, 248*, 31-44.

Nassar, J. M., Ramírez, N. & Linares, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany, 84*, 918-927.

Navarro-Cano, J. A., Ferrer-Gallego, P. P., Laguna, E., Ferrando, I., Goberna, M., Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2016). Restoring phylogenetic diversity through facilitation. *Restoration Ecology, 24*(4), 449-445.

Navarro-Cano, J. A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2021). Phenotypic structure of plant facilitation networks. *Ecology Letters, 24*(3), 509-519.

Ndagurwa, H. G. T., Ndarevani, P., Muvengwi, J. & Maponga, T. S. (2016). Mistletoes via input of nutrient-rich litter increases nutrient supply and enhance plant species composition and growth in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Plant Ecology, 217*, 1095-1104.

Ndagurwa, H. G.T., Dube, J. S. & Mlambo, D. (2013). The influence of mistletoes on nitrogen cycling in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology, 29*, 147-159.

Ne'eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S. G. & Dafni, A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews, 85*, 435-451.

Neubert, M. G. & Caswell, H. (1997). Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology*, *78*(3), 653-665.

Neuhauser, C. & Fargione, J. E. (2004). A mutualism-parasitism continuum model and its application to plant-mycorrhizae interactions. *Ecological Modeling, 177*, 337-352.

Newman, M. E. & Girvan, M. (2004). Finding and evaluating community structurein networks. *Physical Review E*, *69*(26113), 1-16.

Ni, M., Deane, D. C., Li, S., Wu, Y., Sui, X., Xu, H., Chu, C., He, F. & Fang, S. (2021). Invasion success and impacts depend on different characteristics in non-native plants. *Diversity and Distributions, 27*, 1194-1207.

Nicholson, C. C. & Ricketts, T. H. (2019). Wild pollinators improve production, uniformity, and timing of blueberry crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 272*, 29-37.

Nickrent, D. L., Malécot, V., Vidal-Russell, R. & Der, J. P. (2010). A revised classification of Santalales. *Taxon, 59*, 538-558.

Nielsen, A. & Totland, O. (2014). Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos, 123*, 323-333.

Nogales, M., González-Castro, A., Rumeu, B., Traveset, A., Vargas, P., Jaramillo, P., Olesen, J. M. & Heleno, R. H. (2017). Contribution by vertebrates to seed dispersal effectiveness in the Galápagos Islands: a community-wide approach. *Ecology, 98*, 2049-2058.

Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C. & Sanders, N. J. (2016). Rewilding is the new Pandora' s box in conservation. *Current Biology, 26*, R87-R91.

Novak, M. (2010). Estimating interaction strengths in nature: experimental support for an observational approach. *Ecology, 91*, 2394-2405.

Novak, M. & Wootton, J. T. (2009). Using experimental indices to quantify the strength of species interactions. *Oikos, 119*, 1057-1063.

Novak, M., Yeakel, J. D., Noble, A. E., Doak, D. F., Emmerson, M., Estes, J. A., Jacob, U., Tinker, M. T. &. Wooton, J. T. (2016). Characterizing species interactions to understand press perturbation: what is the community matrix? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 47*, 409-432.

Novoa, A., Richardson, D. M., Pyšek, P., Meyerson, L. A., Bacher, S. Canavan, S., Catford, J. A., Čuda, J., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Hirsch, H., Hui, C., Jackson, M. C., Kueffer, C., Le Roux, J. J., Measey, J., Mohanty, N. P., Moodley, D.,… & Wilson, J. R. U. (2020) Invasion syndromes: a systematic approach for predicting biological invasions and facilitating effective management. *Biological Invasions, 22*, 1801-1820.

Nowak, L., Schleuning, M., Bender, I. M., Böhning-Gaese, K., Dehling, D. M., Fritz, S. A., Kissling, W. D., Mueller, T., Neuschulz, E. L., Pigot, A. L., Sorensen, M. C. & Donoso, I. (2022). Avian seed dispersal may be insufficient for plants to track future temperature change on tropical mountains. *Global Ecology and Biogeography, 31*(5), 848-860.

Ogden, N. H., Maarouf, A., Barker, I. K., Bigras-Poulin, M., Lindsay, L. R., Morshed, M. G., O'Callaghan, C. J., Ramay, F., Waltner-Toews, D. & Charron, D. F. (2006). Climate change and the potential for range expansion of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada. *International Journal of Parasitology, 36,* 63-70.

Ohgushi, T. (2005). Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics, 36*, 81-105.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020). *Vegan: Community Ecology Package*. http://CRAN.Rproject.org/package=vegan

Okuyama, T. & Holland, J. N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, *11*(3), 208-216.

Olesen, J. M. (2022). Ego network analysis of the trophic structure of an island land bird through 300 years of climate change and invaders. *Ecology and Evolution, 12*, e8916.

Olesen, J. M. & Jordano, P. (2002). Patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology, 83*(9), 2416-2424.

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. (2006). The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology, 240*, 270-276.

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 104*, 19891-19896.

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C. & Jordano, P. (2011). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 278*, 725-732.

Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H. & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology, 89*, 1573-1582.

Olesen, J. M., Dupont, Y. L., O'gorman, E., Ings, T. C., Layer, K., Melián, C. J, Trjelsgaard, K., Pichler, D. E., Rasmussen, C, & Woodward, G. (2010). From Broadstone to Zackenberg. Space, time and hierarchies in ecological networks. *Advances in Ecological Research, 42*, 1-69.

Olff, H., Alonso, D., Berg, M. P., Eriksson, B. K., Loreau, M., Piersma, T. & Rooney, N. (2009). Parallel ecological networks in ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences, 364*, 1755-1779.

Olito, C. & Fox, J. W. (2015). Species traits and abundances predict metrics of plant-pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos, 124*(4), 428-436.

Oliveira-Santos, L. G. & Fernandez, F. A. (2010). Pleistocene Rewilding, Frankenstein Ecosystems, and an Alternative Conservation Agenda. *Conservation Biology, 24*, 4-5.

Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N. J., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, D., Petchey, O., Proença, V., Raffaelli, D., Blake Suttle, K., Mace, G. M., Martín-López, B., Woodcoock, B. & Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology & Evolution, 30*(11), 673-684.

Ollerton, J. (2006). «Biological Barter»: Patterns of specialization compared across different mutualisms. En N. M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization* (pp. 411-435). Chicago University Press.

Ollerton, J. (2021). *Pollinators and pollination: nature and society.* Pelagic Publishing Ltd.

Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos, 120*, 321-326.

Osterman, J., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Bosch, J., Howlett, B. G., Inouye, D. W., Jung, C., Martins, D. J., Medel, R., Pauw, A., Seymour, C. L. & Paxton, R. J. (2021). Global trends in the number and diversity of managed pollinator species. *Agriculture, Ecosystems & Environment, 322*, 107653,

Page, M. L., Nicholson, C. C., Brennan, R. M., Britzman, A., Greer, T., Hemberger, J., Kahl, H., Müller, U., Peng, Y., Rosenberger, N. M., Stuligross, C., Wang, L., Yang, L. H. & Williams, N. M. (2021). A meta-analysis of single visit pollination effectiveness comparing honeybees and other floral visitors. *American Journal of Botany, 108*, 2196-2207.

Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, *100*(910), 65-75.

Paine, R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, *103*(929), 91-93.

Paine, R. T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology, 49*, 667-685.

Paine, R. T. (1992). Food-web analysis through field measurement of per-capita interaction strength. *Nature, 355*, 73-75.

Painter, L. E., Beschta, R. L., Larsen, E. J. & Ripple, W. J. (2018). Aspen recruitment in the Yellowstone region linked to reduced herbivory after large carnivore restoration. *Ecosphere, 9*, e02376.

Palacio, F. X. (2019). Seed dispersal effectiveness by frugivorous birds: Identifying functional equivalent species in bird assemblages. *Avian Biology Research, 12*, 103-108.

Palacio, F. X. & Ordano, M. (2018). The strength and drivers of bird-mediated selection on fruit crop size: a meta-analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution, 6*, 18.

Palmer, T. M., Stanton, M. L., Young, T. P., Goheen, J. R., Pringle, R. M. & Karban, R. (2008). Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an African savanna. *Science, 319*(5860), 192-195.

Parker, C. & Riches, C. R. (1993). *Parasitic weeds of the world: biology and control.* CAB International.

Parker, I. M. (1997) Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology, 78*, 1457-1470.

Parker, J. D. & Hay, M. E. (2005). Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology Letters, 8*, 959-967.

Parker, J. D., Devaney, J. L. & Lemoine, N. P. (2020). Biotic resistance to plant invasions. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 177-191). CABI Invasive Series.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 37,* 637-669.

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature, 421,* 37-42.

Parra-Tabla, V. & Arceo-Gómez, G. (2021). Impacts of plant invasions in native plant-pollinator networks. *New Phytologist, 230*, 2117-2128.

Parra-Tabla, V., Alonso, C., Ashman, T., Raguso, R. A., Albor, C., Sosenski, P., Carmona, D. & Arceo-Gómez, G. (2021). Pollen transfer networks reveal alien species as main heterospecific pollen donors with fitness consequences for natives. *Journal of Ecology, 109*, 939-951.

Pascual, M. & Dunne, J. A. (Eds.). (2006). *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs.* Oxford University Press.

Passmore, H. A., Bruna, E. M., Heredia, S. M. & Vasconcelos, H. L. (2012). Resilient networks of ant-plant mutualists in Amazonian forest fragments. *PloS One, 7*(8), e40803.

Patten, B. C. & Odum, E. P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. *The American Naturalist, 118*, 886-895.

Paul, P. & Motskin, M. (2016). Engaging the public with your research. *Trends in Immunology*, *37*(4), 268-271.

Pausas, J. G. & Parr, C. L. (2018). Towards an understanding of the evolutionary role of fire in animals. *Evolutionary Ecology, 32*, 113-125.

Pedersen, E. J., Thompson, P. L., Ball, R. A., Fortin, M. J., Gouhier, T. C., Link, H., Moritz, C., Nenzen, H., Stanley, R. R. E., Taranu, Z. E., Gonzalez, A., Guichard, F. & Pepin, P. (2017). Signatures of the collapse and incipient recovery of an overexploited marine ecosystem. *Royal Society open science, 4*(7), 170215.

Peh, K. S. H. & Lewis, S. L. (2012). Conservation implications of recent advances in biodiversity-functioning research. *Biological Conservation, 151*(1), 26-31.

Pejchar, L., Pringle, R. M., Ranganathan, J., Zook, J.R., Duran, G., Oviedo, F. & Daily, G. C. (2008). Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica. *Biological Conservation, 141*(2), 536-544.

Pennings, S. C. & Callaway, R. M. (1992). Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology, 73,* 681-690.

Pennings, S. C. & Callaway, R. M. (1996). Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology, 77*, 1410-1419.

Pennings, S. C. & Callaway, R. M. (2002). Parasitic plants: Parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia, 131*, 479-489.

Peña, R., Schleuning, M., Donoso, I., Rodríguez-Pérez, J., Dalerum, F. & García, D. (2020). Biodiversity components mediate the response to forest loss and the effect on ecological processes of plant-frugivore assemblages. *Functional Ecology, 34*, 1257-1267.

Peña, R., Schleuning, M., Miñarro M. M. & García, D. (2022) Variable relationships between trait diversity and avian ecological functions in agroecosystems. *Functional Ecology, 37*(1).

Peralta, G., Stevani, E. L., Chacoff, N. P., Dorado, J. & Vázquez, D. P. (2017). Fire influences the structure of plant-bee networks. *Journal of Animal Ecology, 86*, 1372-1379.

Peralta, G., Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., Lomáscolo, S. B., Perry, G. L. & Tylianakis, J. M. (2020). Trait matching and phenological overlap increase the spatio-temporal stability and functionality of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters, 23*(7), 1107-1116.

Percy, K. E., Awmack, C. S., Lindroth, R. L., Kubiske, M. E., Kopper, B. J., Isebrands, J. G., Pregitzer, K. S., Hendrey, G. R., Dickson, R. E., Zak, D.R., Oksanen, E., Sober, J., Harrington, R. & Karnosky, D. F. (2002). Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO2 and O-3. *Nature, 420,* 403-407.

Peredo, A., Martínez, D., Rodríguez-Pérez, J. & García, D. (2013). Mammalian seed dispersal in Cantabrian woodland pastures: network structure and response to forest loss. *Basic and Applied Ecology, 14*(5), 378-386.

Pereira, H. M., Ferrier, S. Walters, M., Geller, G. N., Jongman, R. H. G., Scholes, R. J., Bruford, M. W., Brummitt, N., Butchart, S. H. M., Cardoso, A. C., Coops, N., Dulloo, E., Faith, D., Freyhof, J., Gregory, R. D., Heip, C., Hoft, R., Hurtt, G., Jetz, W.,… & Wegmann, M. (2013). Essential biodiversity variables. *Science, 339*, 277-278.

Pereira, K. D. S., Parmentier, L., Piot, N., de Miranda, J. R., Smagghe, G. & Meeus, I. (2021). Managed bumble bees acquire parasites from their foraging environment: A case study on parasite spillback. *Journal of Invertebrate Pathology, 182*, 107583.

Peres, C. A., Emilio, T., Schietti, J., Desmoulière, S. J. M. & Levi, T. (2016). Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113*, 892-897.

Pérez-Laorga, E., Alguazil, F. & Montero, J. L. (1999). Inventario de árboles afectados por muérdago (*Viscum album*) en el monte Herbeset (término municipal de Morella). *Informes técnicos. Plagas y Patolología Forestal 2*.

Pérez, B., Álvarez, F. H., Álvarez, S. P., Hermida, F., Rodríguez, F. & Vázquez, A. (2004). Un análisis de los conceptos de efectividad, eficacia y eficiencia en psicología. *Panace, 51*, 97.

Pérez, E., Chávez, M. d. C. & González, J. C. (2016). Revisión del agave y el mezcal. *Revista Colombiana de Biotecnología, 18*(1), 148-164.

Perkins, L. B. & Nowak, R. S. (2013). Invasion syndromes: hypotheses on relationships among invasive species attributes and characteristics of invaded sites. *Journal of Arid Land, 5*, 275-283.

Petaniou, T., Kallimanis, A. S., Sgardelis, S. P., Mazaris, A. D., Pantis, J. D. & Waser, N. M. (2014). Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecologica, 59,* 104-111.

Peters, H. P., Brossard, D., de Cheveigné, S., Dunwoody, S., Kallfass, M., Miller, S. & Tsuchida, S. (2008). Interactions with the mass media. *Science*, *321*(5996), 204-205.

Pigot, A. L., Bregman, T., Sheard, C., Daly, B., Etienne, R. S. & Tobias, J. A. (2016). Quantifying species contributions to ecosystem processes: a global assessment of functional trait and phylogenetic metrics across avian seed-dispersal networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 283(*1844), 20161597.

Pilosof, S., Porter, M. A., Pascual, M. & Kéfi, S. (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, *1*, 0101.

Pimiento, C., Leprieur, F., Silvestro, D., Lefcheck, J. S., Albouy, C., Rasher, D. B., Davis, M., Svenning, J. C. & Griffin, J. N. (2020). Functional diversity of marine megafauna in the Anthropocene. *Science Advances, 6(*16).

Pineda, A., Dicke, M., Pieterse, C. M. J. & Pozo, M. J. (2013). Beneficial microbes in a changing environment: are they always helping plants to deal with insects? *Functional Ecology, 27,* 574-586.

Pinilla-Gallego, M. S., Ng, W. H., Amaral, V. E. & Irwin, R. E. (2022). Floral shape predicts bee-parasite transmission potential. *Ecology, 103*, e3730.

Pires, M. M. (2017). Rewilding ecological communities and rewiring ecological networks. *Perspectives in Ecology and Conservation, 15*, 257-265.

Pires, M. M., Guimarães, P. R., Galetti, M. & Jordano, P. (2018). Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography, 41*(1), 153-163.

Pires, M. M., Kotzian, C. B., Spies, M. R. & Baptista, V. D. (2016). Comparative assessment of aquatic macroinvertebrate diversity in irrigated rice fields and wetlands through different spatial scales: an additive partitioning approach. *Marine and Freshwater Research, 67,* 368-379.

Pironon, S., Papuga, G., Villellas, J., Angert, A. L., García, M. B. & Thompson, J. D. (2017). Geographic variation in genetic and demographic performance: new insights from an old biogeographical paradigm. *Biological Reviews, 92*(4), 1877-1909.

Plascencia de la Torre, M. F. & Peralta Gordon, L. M. (2018). Análisis histórico de los mezcales y su situación actual, desde una perspectiva ecomarxista. *Eutopía, 14*, 23-42.

Plein, M., Längsfeld, L., Neuschulz, E. L., Schultheiss, C., Ingmmann, L., Töpfer, T., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2013). Constant properties of plant-frugivore networks despite fluctuations in fruit and bird communities in space and time. *Ecology, 94*(6), 1296-1036.

Poisot, T. & Gravel, D. (2014). When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ, 2*, e251-e251.

Poissot, T., Stouffer, D. B., Kéfi, S. (2016). Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology? *Functional Ecology*, *30*(12), 1878-1882.

Polak, T. & Saltz, D. (2011). Reintroduction As an Ecosystem Restoration Technique. *Conservation Biology, 25*, 424-424.

Polak, T., Gutterman, Y., Hoffman, I. & Saltz, D. (2014). Redundancy in seed dispersal by three sympatric ungulates: A reintroduction perspective. *Animal Conservation, 17*, 565-572.

Polis, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R. & Maron, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution, 15,* 473-475.

Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sanchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. & Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature, 439,* 161-167.

Power, M. E. (1992). Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology, 73*, 733-746.

Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J. & Paine, R. T. (1996) Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, *46*(8), 609-620.

Press, M. C. & Graves, J. D. (1995). *Parasitic Plants*. Chapman & Hall.

Press, M. C. & Phoenix, G. K. (2005). Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist, 166*, 737-751.

Preston, K. A. (1998). Architectural Constraints on Flower Number in a Photoperiodic Annual. *Oikos, 81*(2), 279-288.

Price, P. W., Westoby, M., Rice, B., Atsatt, P. R., Fritz, R. S., Thompson, J. N. & Mobley, K. (1986). Parasite mediation in ecological interactions. *Annual review of ecology and systematics, 17*, 487-505.

Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. (1996). *The natural history of pollination*. Timber Press, Inc.

Puccia, C. J. & Levins, R. (1985) *Qualitative Modelling of Complex Systems: an Introduction to Loop Analysis and Time Averaging*. Harvard University Press.

Puustinen, S. & Mutikainen, P. (2001). Host-parasite-herbivore interactions: implications of host cyanogenesis. *Ecology, 82*, 2059-2071.

Pyšek, P., Bacher, S., Kuhn, I., Novoa, A., Catford, J.A., Hulme, P. E., Pergl, J., Richardson, D. M., Wilson, J. R. U. & Blackburn, T. M. (2020a). Macroecological Framework for Invasive Aliens (MAFIA): disentangling large-scale context dependence in biological invasions. *Neobiota, 62*, 407-461.

Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens,H.,… & Richardson, D. M. (2020b). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews, 95*, 1511-1534.

Quested, H. M., Press, M. C. & Callaghan, T. V (2003). Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia, 135*, 606-614.

Quested, H. M., Press, M. C., Callaghan, T. V. & Cornelissen, H. J. (2002). The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia, 130*, 88-95.

Quintero, E., Isla, J. & Jordano, P. (2022a). Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant-frugivore interactions. *Oikos, 2022*(2), e08379.

Quintero, E., Pizo, M. A. & Jordano, P. (2020). Fruit resource provisioning for avian frugivores: the overlooked side of effectiveness in seed dispersal mutualisms. *Journal of Ecology, 108*(4), 1358-1372.

Quintero, E., Rodríguez-Sánchez, F. & Jordano, P. (2022b). Reciprocity and interaction effectiveness in generalised mutualisms among free-living species. *Ecology Letters, 26*, 132-146.

Quitián, M., Santillán, V., Espinosa, C. I., Homeier, J., Bohning-Gaese, K., Schleuning, M. & Neuschulz, E. L. (2018). Elevation-dependent effects of forest fragmentation on plant-bird interaction networks in the tropical Andes. *Ecography, 41,* 1497-1506.

R-Development-Core-Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing. http://www.R-project.org/, Vienna, Austria.

Rabinowitz, D. (1981). *Seven forms of rarity.* John Wiley & Sons Ltd.

Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P .D., Howlett, B. G., Winfree, R., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., Arthur, A. D., Andersson, G. K. S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Entling, M. H., Foully, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul,… & Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS), 113*, 146-151.

Rafferty, N. E. & Ives, A. R. (2011). Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions. *Ecology Letters, 14,* 69-74.

Ramírez, N. (1989). Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana venezolana. *Biotropica, 21*, 319-330.

Ramírez, N. (1992). Especificidad de los sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotrópicos, 5*, 1-19.

Ramírez, N. (2004). Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Plant Ecology, 173*, 171-189.

Ramírez, N. & Briceño, H. (2014). Interacciones polinizador-planta en sabana natural y perturbada. *Memorias del Instituto de Biología Experimental, 7*, 125-128.

Ramírez, N. & Brito, Y. (1990). Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany, 77*(10), 1260-1271.

Ramírez, N. & Brito, Y. (1992). Pollination Biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. *Botanical Journal of Linnean Society, 110*, 277-302.

Ramírez, N., Hokche, O. & Briceño, H. (2012). Florística y grupos funcionales de plantas en comunidades herbáceo-arbustivas del sector Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica, 35*(2), 247-302.

Ramos-Jiliberto, R., de Espanes, P. M., Franco-Cisterna, M., Petanidou, T. & Vázquez, D. P. (2018). Phenology determines the robustness of plant-pollinator networks. *Scientific Reports, 8*, 14873.

Rand, T. A. & Louda, S. M. (2004). Exotic weed invasion increases the susceptibility of native plants to attack by a biocontrol herbivore. *Ecology, 85*, 1548-1554.

Real, L. (1977). The kinetics of functional response. *The American Naturalist, 111*, 289-300.

Reid, N. (1991). Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? *Australian Journal of Ecology, 16*, 457-469.

Reid, N. & Shamoun, S. F. (2009). Contrasting research approaches to managing mistletoes in commercial forests and wooded pastures. *Botany, 87*, 1-9.

Reiners, W. A., Lockwood, J. A., Reiners, D. S. & Prager, S. D. (2017). 100 years of ecology: What are our concepts and are they useful? *Ecological Monographs*, *87*(2), 260-277.

Reinhart, K. O. & Callaway, R. M. (2006) Soil biota and invasive plants. *New Phytologist, 170*, 445-457.

Revilla, T. A., Encinas-Viso, F. & Loreau, M. (2015). Robustness of mutualistic networks under phenological change and habitat destruction. *Oikos, 124*, 22-32.

Reynolds, J. (2009). When communicating with diverse audiences, use Velcro to make science stick. *Bulletin of the Ecological Society of America*, *90*(3), 297-304.

Rezende, E. L., Albert, E. M., Fortuna, M. A. & Bascompte, J. (2009). Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters, 12*(8), 779-788.

Rezende, E. L., Lavabre, J. E., Guimarães, P. R., Jordano, P. & Bascompte, J. (2007). Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature, 448*, 925-928.

Ricciardi, A., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dick, J. T. A., Hulme, P. E., Iacarella, J. C., Jeschke, J. M., Liebhold, A. M., Lockwood, J. L., MacIsaac, H. J., Pyšek, P., Richardson, D. M., Ruiz, G. M., Simberloff, D., Sutherland, W. J., Wardle, D. A. & Aldridge, D. C. (2017). Invasion science: a horizon scan of emerging challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution, 32*, 464-474.

Richardson S. J., Press M. C., Parsons A. N. & Hartley S. E. (2002). How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub-Arctic heath. *Journal of Ecology, 90,* 544-556.

Richardson, B. J. & Razzaque, J. (2006). Public participation in environmental decision making. En B. J. Richardson & S. Wood (Eds.), *Environmental Law for Sustainability* (pp. 165-194). Hart Publishing, Oxford.

Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J. & Rejmánek, M. (2000) Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Reviews, 75*, 65-93.

Riches, C. R. & Parker, C. (1995). Parasitic plants as weeds. En M. C. Press & J. D. Grave (Eds.), *Parasitic Plants* (pp. 226-255). Chapman & Hall.

Ricklefs, R. E. (2017). Historical biogeography and extinction in the Hawaiian honeycreepers. *The American Naturalist, 190*, E106-E111.

Rico-Gray, V. & Oliveira, P. S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions.* University of Chicago Press.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D. & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science, 343*(6167).

Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M. I., Laurance, W. F. & 15,364 Scientist Signatories from 184 Countries. (2017). World scientists' warning to humanity: A second notice. *BioScience*, *67*(12), 1026-1028.

Robinson, E. A., Ryan, G. D. & Newman, J. A. (2012). A meta-analytical review of the effects of elevated CO2 on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist, 194,* 321-336.

Rodríguez-Cabal, M. A., Aizen, M. A. & Novaro, A. J. (2007). Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation, 139*, 195-202.

Rodríguez-Cabal, M. A., Barrios-García, M. N., Amico, G. C., Aizen, M. A. & Sanders, N. J. (2013). Node-by-node disassembly of a mutualistic interaction web driven by species introductions. *Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America, 110*, 16503-16507.

Rodríguez-Pérez, J. & Traveset, A. (2010). Seed dispersal effectiveness in a plant-lizard interaction and its consequences for plant regeneration after disperser loss. *Plant Ecology, 207*, 269-280.

Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P. & Valido, A. (2013). Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia, 173*, 179-190.

Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P. & Valido, A. (2017). Functional consequences of plant-animal interactions along the mutualism-antagonism gradient. *Ecology, 98*, 1266-1276.

Rogers, H. S., Buhle, E. R., HilleRisLambers, J., Fricke, E. C., Miller, R. H. & Tewksbury, J. J. (2017). Effects of an invasive predator cascade to plants via mutualism disruption. *Nature Communications, 8*, 6-13.

Rogers, H. S., Donoso, I., Traveset, A. & Fricke, E. C. (2021). Cascading impacts of seed disperser loss on plant communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 52,* 641-666.

Rohr, R. P., Saavedra, S. & Bascompte, J. (2014). Ecological networks. On the structural stability of mutualistic systems. *Science, 345*, 1253497.

Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi M. C., Alcántara-Eguren, A. & Arita, H. T. (1999). Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography, 26*(5), 1065-1077.

Rojas, M., Jaimes, L. & Valencia, M. (2018). Efectividad, eficacia y eficiencia en equipos de trabajo. *Revista Espacios, 39*(6), 11.

Romero-Muñoz, A., Benítez-López, A., Zurell, D., Baumann, M., Camino, M., Decarre, J., del Castillo, H., Giordano, A. J., Gómez-Valencia, B., Levers, C., Noss, A. J., Quiroga, V., Thompson, J. J., Torres, R., Velilla, M., Weiler, A. & Kuemmerle, T. (2020). Increasing synergistic effects of habitat destruction and hunting on mammals over three decades in the Gran Chaco. *Ecography, 43*(7), 954-966.

Rooney, N. & McCann, K. S. (2012). Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in ecology & Evolution, 27*(1), 40-46.

Roquer-Beni, L., Alins, G., Arnan, X., Boreux, V., García, D., Hambäck, P. A., Happe, A. K., Klein, A. M., Miñarro, M., Mody, K., Porcel, M., Rodrigo, A., Samnegård, U., Tasin, M. & Bosch, J. (2021). Management-dependent effects of pollinator functional diversity on apple pollination services: A response-effect trait approach. *Journal of Applied Ecology, 58(*12), 2843-2853.

Rother, D. C., Pizo, M. A. & Jordano, P. (2016). Variation in seed dispersal effectiveness: the redundancy of consequences in diversified tropical frugivore assemblages. *Oikos, 125*, 336-342.

Roy, B. A., Gusewell, S. & Harte, J. (2004). Response of plant pathogens and herbivores to a warming experiment. *Ecology, 85,* 2570-2581.

Rubiales, D. & Heide-Jørgensen, H. (2011). Parasitic plants. En *Encyclopedia of Life Sciences (ELS).* John Wiley & Sons, Ltd.

Ruggera, R. A., Blendinger, P. G., Gomez, M. D. & Marshak, C. (2016). Linking structure and functionality in mutualistic networks: do core frugivores disperse more seeds than peripheral species? *Oikos, 125*, 541-555.

Runyon, M. J., Tyers, D. B., Sowell, B. F. & Gower, C. N. (2014). Aspen restoration using beaver on the northern Yellowstone winter range under reduced ungulate herbivory. *Restoration Ecology, 22*(4), 555-561.

Rusman, Q., Lucas-Barbosa, D. & Poelman, E. H. (2017). Dealing with mutualists and antagonists: Specificity of plant-mediated interactions between herbivores and flower visitors, and consequences for plant fitness. *Functional Ecology, 32*(4), 1022-1035

Russell, F. L. & Louda, S. M. (2004). Phenological synchrony affects interaction strength of an exotic weevil with Platte thistle, a native host plant. *Oecologia, 139,* 525-534.

Rutrecht, S. T. & Brown, M. J. (2008). The life-history impact and implications of multiple parasites for bumble bee queens. *International journal for parasitology, 38*, 799-808.

Saavedra, S., Rohr, R. P., Gilarranz, L. J. & Bascompte, J. (2014). How structurally stable are global socioeconomic systems? *Journal of the Royal Society Interface, 11*, 20140693.

Sabatino, M., Maceira, N. & Aizen, M. A. (2010). Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications, 20,* 1491-1497.

Sáez, A., Morales, C. L, Garibaldi, L. A. & Aizen, M. A. (2017). Invasive bumble bees reduce nectar availability for honey bees by robbing raspberry flower buds. *Basic Applied Ecology, 19*, 26-35.

Sáez, A., Morales, C. L., Ramos, L. Y. & Aizen, M. A. (2014). Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology, 51*, 1603-1612.

Sahli, H. F. & Conner, J. K. (2007). Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* Brassicaceae. *American Journal of Botany, 94*, 203-209.

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science, 287*, 1770-1774.

Sales, L. P., Galetti, M., Carnaval, A., Monsarrat, S., Svenning, J. C. & Pires, M. M. (2022). The effect of past defaunation on ranges, niches, and future biodiversity forecasts. *Global Change Biology, 28*, 3683-3693.

Sales, L. P., Kissling, W. D., Galetti, M., Naimi, B. & Pires, M. M. (2021) Climate change reshapes the eco-evolutionary dynamics of a Neotropical seed dispersal system. *Global Ecology and Biogeography, 30,* 1129-1138.

Sallé, G. & Frochot, H. (2002). Los problemas forestales causados por el muérdago (*Viscum album*) y los métodos potenciales de lucha. En J. A. López-Sáez, P. Catalán & L. Sáez (Eds.), *Plantas parásitas de la Península Ibérica e Islas Baleares* (pp. 477-497). Ediciones Mundiprensa.

San Martin, J. (2003). Caracterización florístico-estructural de remanentes de bosques de *Nothofagus alpina*, Fagaceae, del área costera de Chile central. *Bosque, 24*, 71-85.

Sanders, D., Kehoe, R. & van Veen, F. J. F. (2015). Experimental evidence for the population-dynamics mechanisms underlaying extinction cascades of carnivores. *Current Biology, 25,* 3106-3109.

Sangüesa-Barreda, G., Linares, J. C. & Camarero, J. J. (2012). Mistletoe effects on Scots pine decline following drought events: Insights from within-tree spatial patterns, growth and carbohydrates. *Tree Physiology, 32,* 585-598.

Santiago-Hernández, M. H., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Oyama, K., González-Rodríguez, A. & Quesada, M. (2019). The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology, 100*(10), e02803.

Santos, M., Alencar, L. & Guilherme, E. (2022). Black Manakin (*Xenopipo atronitens*) as a keystone species for seed dispersal in a white-sand vegetation enclave in Southwest Amazonia. *Community Ecology*, *23*(1), 55-62.

Sargent, R. D. & Ackerly, D. D. (2008). Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution, 23(3),* 123-130.

Sarnelle, O. (2003). Nonlinear effects of an aquatic consumer: causes and consequences. *American Naturalist, 161*, 478-496.

Saupe, E. E., Qiao, H., Hendricks, J. R., Portell, R. W., Hunter, S. J., Soberón, J. & Lieberman, B. S. (2015). Niche breadth and geographic range size as determinants of species survival on geological time scales. *Global Ecology and Biogeography, 24*(10), 1159-1169.

Sauve, A. M. C., Fontaine, C. & Thébault, E. (2013). Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos, 123*, 378-384.

Sax, D. F., Schlaepfer, M. A. & Olden, J. D. (2022). Valuing the contributions of non-native species to people and nature. *Trends in Ecology and Evolution, 37*, 258-266.

Sax, D. F., Stachowicz, J. J., Brown, J. H., Bruno, J. F., Dawson, M. N., Gaines, S. D., Grosberg, R. K., Hastings, A., Holt, R. D., Mayfield, M. M., O'Connor, M. I. & Rice, W. R. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution, 22*, 465-471.

Sáyago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Añorve, M. Y., Cascante-Marín, A. & Bastida, J. M. (2013). Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte-phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280*, 20122821.

Scaven, V. L. & Rafferty, N. E. (2013). Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology, 59,* 418-426.

Schemske, D. W. & Horvitz, C. C. (1984). Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science, 225*, 519-521.

Schläpfer, F. (1999). Expert Estimates about Effects of Biodiversity on Ecosystem Processes and Services. *Oikos, 84*(2), 346-352.

Schleuning, M., Frund, J. & García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography*, *38*(4), 380-392.

Schmid-Hempel, P. (2011) *Evolutionary parasitology: the integrated study of infections, immunology, ecology and genetics*. Oxford University Press.

Schmid-Hempel, R., Eckhardt, M., Goulson, D., Heinzmann, D., Lange, C., Plischuk, S., Escudero, L. R., Salathé, R., Scriven, J. J. & Schmid-Hempel, P. (2014). The invasion of southern South America by imported bumblebees and associated parasites. *Journal of Animal Ecology, 83*, 823-837.

Schmitz, O. J., Raymond, P. A., Estes, J. A., Kurz, W. A., Holtgrieve, G. W., Ritchie, M. E., Schindler, D. E., Spivak, A. C., Wilson, R. W., Bradford, M. A., Christensen, V., Deegan, L., Smetacek, V., Vanni, M. J. & Wilmers, C. C. (2014). Animating the carbon cycle. *Ecosystems, 17*, 344-359.

Schmitz, O. J., Wilmers, C. C., Leroux, S. J., Doughty, C. E., Atwood, T. B., Galetti, M., Davies, A. B. & Goetz, S. J. (2018). Animals and the zoogeochemistry of the carbon cycle. *Science, 362*(6419).

Schneider, S., DeGrandi-Hoffman, G. & Smith, D.R. (2004). The African honey bee: factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Reviews in Entomology, 49*, 351-376.

Schrama, M., Berg, M. P. & Olff, H. (2012). Ecosystem assembly rules: The interplay of green and brown webs during salt marsh succession. *Ecology, 93*, 2353-2364.

Schulze, E. D. & Ehleringer, J. R. (1984). The effect of nitrogen supply on growth and water-use efficiency of xylem-tapping mistletoes. *Planta, 162*, 268-275.

Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio, 107/108*, 15-29.

Schupp, E. W., Jordano, P. & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist, 188*(2), 333-353.

Schupp, E. W., Jordano, P. & Gómez, J. M. (2017). A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters, 20,* 577-590.

Schwartz, M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons, K. G., Mills, M. H. & van Mantgem, P. J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia, 122*(3), 297-305.

Schweiger, O., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P. E., Klotz, S., Kühn, I., Moora, M., Nielsen, A., Ohlemüller, R., Petanidou, T., Potts, S. G., Pyšek, P., Stout, J. C., Sykes, M. T., Tscheulin, T., Vilà, M., Walther, G. R., Westphal, C., … & Settele, J. (2010). Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews, 85*(4), 777-795.

Seabloom, E. W., Borer, E. T., Buckley, Y. M., Cleland, E. E., Davies, K. F., Firn, J., Harpole, W. S., Hautier, Y., Lind, E. M., MacDougall, A. S., Orrock, J. L., Prober, S. M., Adler, P. B., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L. A., Blumenthal, D. M., Brown, C.S ., Brudvig, L. A.,… & Yang, L. (2015). Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. *Nature Communications, 6*, 7710.

Seddon, P. J., Armstrong, D. P. & Maloney, R. F. (2007). Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conservation Biology, 21*, 303-312.

Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S. & Armstrong, D. P. (2014). Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science, 345*, 406-412.

Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H.,… & Essl, F. (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications, 8*, 14435.

Sen, A. (1973). Poverty, Inequality and Unemployment: Some Conceptual Issues in Measurement. *Economic and Political Weekly, 8*(31/33), 1457-1464.

Seres, A. & Ramírez, N. (1995). Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de un bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 82*, 61-81.

Serio-Silva, J., Rico-Gray, V., Hernández-Salazar, L. & Espinosa-Gómez, R. (2002). The role of *Ficus* (Moraceae) in the diet and nutrition of a troop of Mexican howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*, released on an island in southern Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology, 18*(6), 913-928.

Serra, M. C. & Lazcano, A. J. C. (2015). Etnoarqueología del mezcal: su origen y uso en Mesoamérica. En J. L. Vera & R. Fernández (Eds.). *Agua de las verdes matas: tequila y mezcal* (pp. 23-42). Instituto Nacional De Antropología E Historia - INAH , Artes de México y el Mundo, S.A. de C.V.

Serrano, M. M. (2004). *La producción social de comunicación*. Alianza Editorial.

Sethi, P. I. A. & Howe, H. F. (2009). Recruitment of hornbill-dispersed trees in hunted and logged forests of the Indian Eastern Himalaya. *Conservation Biology, 23*(3), 710-718.

Shackleton, R. T., Biggs, R., Richardson, D. M. & Larson, B. M. H. (2018) Social-ecological drivers and impacts of invasion-related regime shifts: consequences for ecosystem services and human wellbeing. *Environmental Science and Policy, 89*, 300-314.

Shaw, D. C., Watson, D. M. & Mathiasen, R. L. (2004). Comparison of dwarf mistletoes (*Arceuthobium* spp., Viscaceae) in the western United States with mistletoes (*Amyema* spp., Loranthaceae) in Australia-ecological analogs and reciprocal models for ecosystem management. *Australian Journal of Botany, 52*, 481-498.

Shumway, D. L. & Koide, R. T. (1995). Size and Reproductive Inequality in Mycorrhizal and Nonmycorrhizal Populations of Abutilon Theophrasti. *The Journal of Ecology, 83*(4), 613.

Siguenza, C., Crowley, D. E. & Allen, E. B. (2006). Soil microorganisms of a native shrub and exotic grasses along a nitrogen deposition gradient in southern California. *Applied Soil Ecology, 32,* 13-26.

Silva, A. & Martínez del Río, C. (1996). Effects of the mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) on the reproduction of its cactus host *Echinopsis chilensis*. *Oikos, 3*(75), 437-442.

Simberloff, D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? *Biological Conservation*, *83*(3), 247-257.

Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological invasions, 1*, 21-32.

Simha, A., Pardo-De la Hoz, C. J. & Carley, L. N. (2022). Moving beyond the «diversity paradox»: the limitations of competition-based frameworks in understanding species diversity. *The American Naturalist, 200*, 89-100.

Simmons, B. I., Cirtwill, A. R., Baker, N. J., Wauchope, H. S., Dicks, L. V., Stouffer, D. B. & Sutherland, W. J. (2019a). Motifs in bipartite ecological networks: uncovering indirect interactions. *Oikos, 128*, 154-170.

Simmons, B. I., Sweering, M. J., Schillinger, M., Dicks, L. V., Sutherland, W. J. & Di Clemente, R. (2019b). Bmotif: A package for motif analyses of bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution, 10*, 695-701.

Sloane, N. J. A. (2003). The on-line encyclopedia of integer sequences. a005142: Number of connected bipartite graphs with n nodes. *Electronic Journal of Combinatorics*, *1*.

Smith-Ramírez, C., Martínez, P., Núñez, M., González, C. & Armesto. J. J. (2005). Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society, 147*, 399-416.

Smith-Ramírez, C., Ramos-Jiliberto, R., Valdovinos, F. S., Martínez, P., Castillo, J. A. & Armesto, J. J. (2014). One decade of changes in the pollinator assemblage of the temperate tree *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae): nested community structure. *Oecologia, 176*, 156-169.

Smith-Ramírez, C., Vieli, L., Barahona-Segovia, R. M., Montalva, J., Cianferoni, F., Ruz, L., Fontúrbel, F. E., Valdivia, C. E., Medel, R., Pauchard, A., Celis-Diez, J. L., Riesco, V., Monzón, V., Vivallo, F. & Neiral, M. (2018). The reasons why Chile should stop importing commercial bumblebee *Bombus terrestris* (Linnaeus) and to start controlling it. *Gayana, 82*, 118-127.

Smith, A. D. M, Brown, C. J., Bulman, C. M., Fulton, E. A. Johnson, P., Kaplan, I. C., Lozano-Montes, H., Mackinson, S., Marzloff, M., Shannon, L. J., Shin, Y. J. & Tam, J. (2011). Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science, 333*(6046), 1147-1150.

Sobral-Souza, T., Lautenschlager, L., Morcatty, T. Q., Bello, C., Hansen, D. & Galetti, M. (2017). Rewilding defaunated Atlantic Forests with tortoises to restore lost seed dispersal functions. *Perspectives in ecology and conservation, 15*(4), 300-307.

Sokal, R. & Rohlf, F. (1998). *Biometry*. WH Freeman.

Solé, R. V. & Valverde, S. (2006). Are network motifs the spandrels of cellular complexity? *Trends in Ecology and Evolution, 21*, 419-422.

Song, C., Rohr, R. P. & Saavedra, S. (2017). Why are some plant-pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology, 86*, 1417-1424.

Song, C., Von Ahn, S., Rohr, R. P. & Saavedra, S. (2020). Towards a probabilistic understanding about the context-dependency of species interactions. *Trends in Ecology & Evolution, 35*, 384-396.

Sortibrán, L., Verdú, M. & Valiente-Banuet, A. (2014). Nurses experience reciprocal fitness benefits from their distantly related facilitated plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 16*(5), 228-235.

Soulé, M. E., Estes, J. A., Miller, B. & Honnold, D. L., (2005). Strongly interacting species. Conservation policy, management, and ethics. *Bioscience, 55,* 168-176.

Spasojevic, M. J. & Suding, K. N. (2011). Contrasting effects of hemiparasites on ecosystem processes: Can positive litter effects offset the negative effects of parasitism? *Oecologia, 165,* 193-200.

Spear, D., Foxcroft, L. C., Bezuidenhout, H. & McGeoch, M. A (2013) Human population density explains alien species richness in protected areas. *Biological Conservation, 159*, 137-147.

Sperry, J. H., O'Hearn, D., Drake, D. R., Hruska, A. M., Case, S. B., Vizentin-Bugoni, J., Arnett, C., Chambers, T. & Tarwater, C. E. (2021). Fruit and seed traits of native and invasive plant species in Hawai'i: implications for seed dispersal by non-native birds. *Biological Invasions, 23*, 1819-1835.

Spiegel, O. & Nathan, R. (2007). Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters, 10*, 718-728.

Squeo, F., Cepeda, J., Olivares, N. & Arroyo, M. (2006). Interacciones ecológicas en la alta montaña del Valle del Elqui. En P. Cepeda (Ed.), *Geoecología de los Andes desérticos. La Alta Montaña del Valle del Elqui* (pp. 69-103). Ediciones Universidad de La Serena.

Stang, M., Klinkhamer, P. G. L. & van der Meijden, E. (2007). Asymmetric specialization and extinction risk in plan-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia, 151*, 442-453.

Stang, M., Klinkhamer, P., Waser, N. M., Stang, I. & van der Meijden, E. (2009). Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Annals of Botany, 103*, 1459-1469.

Stanton, S. (2006). The differential effects of dwarf mistletoe infection and broom abundance on the radial growth of managed ponderosa pine. *Forest Ecology and Management, 223*, 318-326.

Statsoft, Inc., 2007 STATISTICA (Data analysis software system). Version 8.0. www.statsoft.com

Stears, K., McCauley, D. J., Finlay, J. C., Mpemba, J., Warrington, I. T., Mutayoba, B. M., Power, M. E., Dawson, T. E. & Brashares, J. S. (2018). Effects of the hippopotamus on the chemistry and ecology of a changing watershed. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 115*, E5028-E5037.

Stebbins, G. L. (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics, 1*, 307-326.

Steenbeek, J., Buszowski, J., Christensen, V., Akoglu, E., Aydin, K., Ellis, N., Felinto, D., Guitton, J., Lucey, S., Kearney, K., Mackinson, S., Pan, M., Platts, M. & Walters, C. (2016). Ecopath with Ecosim as a model-building toolbox: Source code capabilities, extensions, and variations. *Ecological Modelling*, *319*, 178-189.

Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O. & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: The great acceleration. *The Anthropocene Review*, *2*(1), 81-98.

Stevens, R. E. & Hawksworth, F. G. (1970). *Insects and mites associated with dwarf mistletoes.* Rocky Mountain Forest & Range Experiment Station. Forest Service, U.S. Department of Agriculture.

Stiling, P. & Cornelissen, T. (2007). How does elevated carbon dioxide (CO2) affect plant-herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO2-mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. *Global Change Biology, 13,* 1823-1842.

Stiling, P. & Moon, D. C. (2005). Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia, 142,* 413-420.

Stohlgren, T. J., Jarnevich, C., Chong, G. W. & Evangelista, P. H. (2006). Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia, 78*, 405-426.

Stouffer, D. B. & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, *108*(9), 3648-3652.

Stouffer, D. B., Camacho, J., Jiang, W. & Amaral, L. A. N. (2007). Evidence for the existence of a robust pattern of prey selection in food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*, 1931-1940.

Stouffer, D. B., Cirtwill, A. R. & Bascompte, J. (2014). How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal of Ecology, 102*, 1442-1450.

Strauss, S. Y. (1991). Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology & Evolution, 6*(7), 206-210.

Strauss, S. Y. & Irwin, R. E. (2004). Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35*, 435-466.

Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M. & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution, 21*, 645-651.

Strengbom, J., Englund, G. & Ericson, L. (2006). Experimental scale and precipitation modify effects of nitrogen addition on a plant pathogen. *Journal of Ecology, 94,* 227-233.

Strengbom, J., Nordin, A., Nasholm, T. & Ericson, L. (2002). Parasitic fungus mediates change in nitrogen-exposed boreal forest vegetation. *Journal of Ecology*, *90,* 61-67.

Strydom, T., Catchen, M. D., Banville, F., Caron, D., Dansereau, G., Desjardins-Proulx, P., Forero-Muñoz, N. R., Higino, G., Mercier, B., Gonzalez, A., Gravel, D., Pollock, L. A. & Poisot, T. (2021). A roadmap towards predicting species interaction networks (across space and time). *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 376*(1837), 20210063.

Stumpf, M. P. H., Thorner, T., Wiuf, C. & Lappe, M. (2006). Predicting the size of the human interactome. *FEBS Journal, 273*, 63-63.

Stumpf, M. P. H., Wiuf, C. & May, R. M. (2005). Subnets of scale-free networks are not scale-free: Sampling properties of networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 102*, 4221-4224.

Sun, Y., Wang, C., Chen, H., Liu, Q., Ge, B. & Tang, B. (2022). A global meta-analysis on the responses of C and N concentrations to warming in terrestrial ecosystems. *Catena, 208*, 105762.

Suweis, S., Grilli, J., Banavar, J. R., Allesina, S. & Maritan, A. (2015). Effect of localization on the stability of mutualistic ecological networks. *Nature Communications*, *6*(1), 1-7.

Svenning, J. C., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W. & Vera, F. W. M. (2016). Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113,* 898-906.

Swinnerton, K. J., Groombridge, J. J., Jones, C. G., Burn, R. W. & Mungroo, Y. (2004). Inbreeding depression and founder diversity among captive and free-living populations of the endangered pink pigeon *Columba mayeri. Animal Conservation, 7*, 353-364.

Tadey, M. & Aizen, M. A. (2001). Why do flowers of a hummingbird-pollinated mistletoe face down? *Functional Ecology, 15*, 782-790.

Tan, S. Z. K. & Perucho, J. A. U. (2018). Bringing science to bars: A strategy for effective science communication. *Science Communication*, *40*(6), 819-826.

Tang, S., Pawar, S. & Allesina, S. (2014). Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks. *Ecology Letters, 17*, 1094-1100.

Tatalovic, M. (2009). Science comics as tools for science education and communication: A brief, exploratory study. *Journal of Science Communication*, *8*(04), A02.

Tchouassi, D. P., Torto, B., Sang, R., Riginos, C. & Ezenwa, V. O. (2021). Large herbivore loss has complex effects on mosquito ecology and vector-borne disease risk. *Transboundary and Emerging Diseases, 68*(4), 2503-2513.

Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N.C., Valverde, F. H. C., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E. G. & Paine, C.T. (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology, 89*(6), 1757-1768.

Těšitel, J. (2016). Functional biology of parasitic plants: a review. *Plant Ecology and Evolution, 149*, 5-20.

Thébault, E. & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, *329*(5993), 853-856.

Thompson, J. N. (1982). *Interaction and coevolution*. John Wiley and Sons.

Thompson, J. N. (1988). Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 19*, 65-87.

Thompson, J. N. (1994). *The coevolutionary process*. University Chicago Press.

Thompson, J. N. (1998). Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology and Evolution, 13*, 329-332.

Thompson, J. N. (2005). *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press.

Thorp, H. H. (2022). Communicating with clarity. *Science*, *377*, 1363-1363.

Throop, H. L. (2005). Nitrogen deposition and herbivory affect biomass production and allocation in an annual plant. *Oikos, 111,* 91-100.

Throop, H. L. & Lerdau M. T. (2004). Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: Implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems, 7,* 109-133.

Thuiller, W., Gallien, L., Boulangeat, I., De Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C. & Lavergne, S. (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: A quest for evidence. *Diversity and Distributions, 16*, 461-475.

Tian, T., Piot, N., Meeus, I. & Smagghe, G. (2018). Infection with the multi-host micro-parasite *Apicystis bombi* (Apicomplexa: Neogregarinorida) decreases survival of the solitary bee *Osmia bicornis. Journal of invertebrate pathology, 158*, 43-45.

Tilman, D. & Lehman, C. L. (2001). Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A., 98,* 5433-5440.

Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45*, 471-493.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science, 277*(5330), 1300-1302.

Tilman, D., Lehman, C. L. & Bristow, C. E. (1998). Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist, 151*(3), 277-282.

Tilman, D., Lehman, C. L. & Thomson, K. T. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 94*(5), 1857-1861.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature, 371*, 65-66.

Timmers, M. A., Jury, C. P., Vicente, J., Bahr, K. D., Webb, M. K. & Toonen, R. J. (2021). Biodiversity of coral reef cryptobiota shuffles but does not decline under the combined stressors of ocean warming and acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 118*(39), e2103275118.

Timóteo, S., Albrecht, J., Rumeu, B., Norte, A. C., Traveset, A., Frost, C. M., Marchante, E., López-Núñez, F. A., Peralta, G., Memmott, J., Olesen, J. M., Costa, J. M., da Silva, L. P., Carvalheiro, L. G., Correia, M., Staab, M., Blüthgen, N., Farwig, N., Hervías-Parejo, S.,… & Heleno, R. (2023). Tripartite networks show that keystone species can multitask. *Functional Ecology*, *37*(2), 274-286.

Timóteo, S., Correia, M., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H. & Heleno, R. (2018). Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the great rift landscapes. *Nature Communications, 9*, 140-140.

Toft, C. A. (1986). Parasites. En J. N. Diamond & T. J. Case (Eds.), *Community Ecology* (pp.445-463). Harper and Row.

Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., McKenzie, V. J. & Kuris, A. M. (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature, 421*, 628-630.

Totland, O. (1993). Pollination in alpine Norway; flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany, 71*, 1072-1079.

Toussaint, J. F., Kerkhofs, P. & De Clercq, K. (2006). Influence of global climate changes on arboviruses spread. *Annales de Medicine Veterinaire, 150,* 56-63.

Traveset, A. & Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution, 21*(4), 208-216.

Traveset, A. & Richardson, D. M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45*, 89-113.

Traveset, A. & Richardson, D. M. (Eds.) (2020). *Plant invasions: the role of biotic interactions*. CABI Invasive Series.

Traveset, A., Castro-Urgal, R., Rotllan-Puig, X. & Lázaro, A. (2018). Effect of habitat loss on the plant-flower visitor network structure of a dune community. *Oikos, 127,* 45-55.

Traveset, A., Escribano-Avila, G., Gómez, J. M. & Valido, A. (2019). Conflicting selection on *Cneorum tricoccon* (Rutaceae) seed size caused by native and alien seed dispersers. *Evolution, 73*, 2204-2215.

Traveset, A., Tur, C. & Eguíluz, V. M. (2017). Plant survival and keystone pollinator species in stochastic coextinction models: role of intrinsic dependence on animal-pollination. *Scientific reports*, *7*(1), 1-10.

Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO2 in field studies. *New Phytologist, 164,* 347-355.

Treseder, K. K. & Vitousek, P. M. (2001). Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology, 82,* 946-954.

Trojelsgaard, K. & Olesen, J. M. (2013). Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography, 22,* 149-162.

Trøjelsgaard, K. & Olesen, J. M. (2016). Ecological networks in motion: micro- and macroscopic variability across scales. *Functional Ecology*, *30*(12), 1926-1935.

Trøjelsgaard, K., Jordano, P., Carstensen, D. W. & Olesen, J. M. (2015). Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1802), 20142925.

Tur, C., Olesen, J. M. & Traveset, A. (2015). Increasing modularity when downscaling networks from species to individuals. *Oikos, 124,* 581-592.

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., Didham, R. K., Bascompte, J. & Wardle, D. A. (2008a). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters, 11*(12), 1351-1363.

Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Kahmen, A., Klein, A. M., Buchmann, N., Perner, J. & Tscharntke, T. (2008b). Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biology, 6*(5), e122.

Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature, 445*, 202-205.

Úbeda, X. & Sarricolea, P. (2016). Wildfires in Chile: a review. *Global and Planetary Change, 146*, 152-161.

Umucalilar, H. D., Gülşen, N., Coşkun, B., Hayirli, A. & Dural, H. (2007). Nutrient composition of mistletoe (*Viscum album*) and its nutritive value for ruminant animals. *Agroforestry System, 71*(2), 77-87.

Valdés, A. & Ehrlén, J. (2022). Microclimate influences plant reproductive performance via an antagonistic interaction. *Basic and Applied Ecology, 64*, 13-29.

Valdivia, C. E., Carroza, J. P. & Orellana, J. I. (2016). Geographic distribution and trait-mediated causes of nectar robbing by the European bumblebee *Bombus terrestris* on the Patagonian shrub *Fuchsia magellanica*. *Flora, 225*, 30-36.

Valdovinos, F. S., de Espanes, P. M., Flores, J. D., Ramos-Jiliberto, R. (2013). Adaptive foraging allows the maintenance of biodiversity of pollination networks. *Oikos, 122,* 907-917.

Valencia, D., Saavedra, J., Brull, J. & Santelices, R. (2018). Severidad del daño causado por los incendios forestales en los bosques remanentes de *Nothofagus alessandrii* Espinosa en la Región del Maule de Chile. *Gayana Botánica, 75*, 531-534.

Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C. & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports, 9*, a4711.

Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2013). Human impacts on multiple ecological networks act synergistically to drive ecosystem collapse. *Frontiers in Ecology and the Environment, 11*(8), 408-413.

Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M. & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology, 29*, 299-307.

Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M. & Jordano, P. (2014). Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology, 29*(3), 299-307.

Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara-Eguren, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M. C., Villaseñor, J. L. & Ortega Ramírez, J. (2000). La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Botanical Sciences, 67*, 17-74.

Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M. C. & Dávila, P. (1997). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments, 37*(2), 331-341.

Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A., Verdú, M. & Callaway, R. M. (2006). Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A*, *103*(45), 16812-16817.

Vallejo-Marín, M. (2018). Buzz pollination: studying bee vibrations on flowers. *New Phytologist*, *224*(3), 1068-1074.

Valls, A., Cool, M. & Christensen, V. (2015). Keystone species: toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecological Monographs*, *85*(1), 29-47.

Valverde, J., Gómez, J. M. & Perfectti, F. (2016). The temporal dimension in individual-based plant pollination networks. *Oikos*, *125*, 468-479.

Valverde, J., Perfectti, F. & Gómez, J. M. (2019). Pollination effectiveness in a generalist plant: adding the genetic component. *New Phytologist, 223*, 354-365

Valverde, S., Piñero, J., Corominas-Murtra, B., Montoya, J., Joppa, L. & Solé, R. (2018). The architecture of mutualistic networks as an evolutionary spandrel. *Nature Ecology & Evolution, 2*, 94-99.

van der Plas, F. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews, 94*(4), 1220-1245.

van Kleunen, M., Bossdorf, O. & Dawson, W. (2018). The ecology and evolution of alien plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 49*, 25-47.

van Kleunen, M., Dawson, W., Bossdorf, O. & Fischer, M. (2014). The more the merrier: multi-species experiments in ecology. *Basic and Applied Ecology, 15*(1), 1-9.

Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Gray, A., Grant, F., Telford, A., Lambdon, P., Chapman, D. S., Pywell, R. F., Heard, M. S. & Cavers, S. (2014). Grazing alters insect visitation networks and plant mating systems. *Functional Ecology, 28*(1), 178-189.

Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Heard, M. S. & Chapman, D. S. (2017) Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant-pollinator extinction cascades. *Functional Ecology, 31*, 1285-1293.

Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R. & Smith, S. M. (2006). An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *Forest Ecology and Management, 234*, 48-59.

Vanhoenacker, D., Ågren, J. & Ehrlén, J. (2013). Non-linear relationship between intensity of plant-animal interactions and selection strength. *Ecology Letters, 16*, 198-205.

Vanthomme, H., Bellé, B. & Forget, P. M. (2010). Bushmeat hunting alters recruitment of large-seeded plant species in Central Africa. *Biotropica, 42*(6), 672-679.

Varga, I., Poczai, P., Tiborcz, V., Aranyi, N. R., Baltazár, T., Bartha, D., Pejchal, M. & Hyvönen, J. (2014). Changes in the Distribution of European Mistletoe (*Viscum album*) in Hungary During the Last Hundred Years. *Folia Geobotanica, 49*, 559-577.

Vázquez, D. P. & Aizen, M. A. (2003). Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology, 84*, 2493-2501.

Vázquez, D. P. & Aizen, M. A. (2004). Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology, 85*(5), 1251-1257.

Vázquez, D. P. & Simberloff, D. (2002). Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and regulation. *American Naturalist, 15*, 606-623.

Vázquez, D. P., Chacoff, N. P. & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology, 90*(8), 2039-2046.

Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Maldonado, M. B., Chacoff, N. P., Dorado, J., Stevani, E. L. & Vitale, N. L. (2012). The strength of plant-pollinator interactions. *Ecology, 93*(4), 719-725.

Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Bluthgen, N., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interactions strength in ecological networks. *Oikos, 116,* 1120-1127.

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*(10)*,* 1088-1094.

Vázquez, D. P., Ramos-Jiliberto, R., Urbani, P. & Valdovinos, F. S. (2015). A conceptual framework for studying the strength of plant-animal mutualistic interactions. *Ecology Letters, 18*, 385-400.

Veldhuis, M. P., Berg, M. P., Loreau, M. & Olff, H. (2018). Ecological autocatalysis: a central principle in ecosystem organization? *Ecological Monographs, 88*, 304-319.

Verdú, M. & Valiente-Banuet, A. (2008). The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist, 172*(6), 751-760.

Verdú, M. & Valiente-Banuet, A. (2011). The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos, 120*(9), 1351-1356.

Verdú, M., Gómez, J. M., Valiente-Banuet, A. & Schöb, C. (2021). Facilitation and plant phenotypic evolution. *Trends in Plant Science, 26*, 913-923.

Verdú, M., Rey, P. J., Alcantara, J. M., Siles, G. & Valiente-Banuet, A. (2009) Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology, 97*(6), 1171-1180.

Veteli, T. O., Kuokkanen, K., Julkunen-Tiitto, R., Roininen, H. & Tahvanainen, J. (2002). Effects of elevated CO2 and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Global Change Biology, 8,* 1240-1252.

Vidal-Russell, R. & Nickrent, D. L. (2008). The first mistletoes: origins of aerial parasitism in Santalales. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 47,* 523-537.

Vidal, M. M., Hasui, E. M., Pizo, M. A., Tamashiro, J. Y., Silva, W. R. & Guimaraes, P. R. (2014). Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. *Ecology, 95,* 3440-3447.

Vilcinskas, A. (2015). Pathogens as Biological Weapons of Invasive Species. *PLoS Pathogens, 11*, e1004714.

Villanueva-Gutiérrez, R. & Roubik, D. W. (2004). Why are African honey bees and not European bees invasive? Pollen diet diversity in community experiments. *Apidologie, 35*, 481-491.

Villar, N., Siqueira, T., Zipparro, V., Farah, F., Schmaedecke, G., Hortenci, L., Brocardo, C. R., Jordano, P. & Galetti, M. (2020). The cryptic regulation of diversity by functionally complementary large tropical forest herbivores. *Journal of Ecology, 108*, 279-290.

Vimercati, G., Kumschick, S., Probert, A. F., Volery, L. & Bacher, S. (2020). The importance of assessing positive and beneficial impacts of alien species. *NeoBiota, 62*, 525-545.

Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H. & Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Issues in Ecology, 1,* 1-16.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K. & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281*(1780), 20132397.

Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., de Souza. C. S., Ollerton, J., Rech, A. R. & Sazima, M. (2018). Plant-Pollinator Networks in the Tropics: A Review. En W. Dáttilo & V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 73-91). Springer International Publishing AG.

Vizentin-Bugoni, J., Sperry, J. H., Kelley, J. P., Gleditsch, J. M., Foster, J. T., Drake, D. R., Hruska, A. M., Wilcox, R. C., Case, S. B. & Tarwater, C. E. (2021). Ecological correlates of species' roles in highly invaded seed dispersal networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 118*, e2009532118.

Vizentin-Bugoni, J., Tarwater, C. E., Foster, J. T., Drake, D. R., Gleditsch, J. M., Hruska, A. M., Kelley, J. P. & Sperry, J. H. (2019). Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai'i. *Science, 364*, 78-82.

Voigt, W., Perner, J., Davis, A. J., Eggers, T., Schumacher, J., Bährhmann, R., Fabian, B., Heinrich, W., Köhler, G., Lichter, D., Marstaller, R. & Sander F. W. (2003). Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology, 84,* 2444-2453.

Vollstädt, M. G., Albrecht, J., Böhning-Gaese, K., Hemp, A., Howell, K. M., Kettering, L., Neu, A., Neuschulz, E. L., Quitián, M., Santillán, V. E., Töpfer, Schleuning, M. & Fritz, S. A. (2020). Direct and plant-mediated effects of climate on bird diversity in tropical mountains. *Ecology and Evolution, 10*(24), 14196-14208.

Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature, 118*, 558-560.

Waddell, E. H., Chapman, D. S., Hill, J. K., Hughes, M., Bin Sailim, A., Tangah, J. & Banin, L. F. (2020). Trait filtering during exotic plant invasion of tropical rainforest remnants along a disturbance gradient. *Functional Ecology, 34*, 2584-2597.

Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R. & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 118*(2), e2023989118.

Wallach, A. D., Ripple, W. J. & Carroll, S. P. (2015). Novel trophic cascades: apex predators enable coexistence. *Trends in Ecology & Evolution, 30*(3), 146-153.

Wamelink, G. W. W., Goedhart, P. W. & Frissel, J. Y. (2014). Why some plant species are rare. *PLoS ONE, 9*(10), e102674.

Wandrag, E. M. & Catford, J. A. (2020) Competition between native and non-native plants. En A. Traveset & D. M. Richardson (Eds.), *Plant invasions. The role of biotic interactions* (pp. 281-307). CABI Invasive Series.

Wang, B. C. & Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution, 17*(8), 379-386.

Wang, J., Liu, X., Zhang, X. Li, L., Lam S. K. & Pan, G. (2019). Changes in plant C, N and p ratios under elevated [CO2] and canopy warming in a rice-winter wheat rotation system. *Nature, 9,* 5424.

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H. & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science, 304*, 1629-1633.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M. & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology, 77*, 1043-1060.

Wasserman, S. & Faust, K. (1994). *Social Network Analysis: Methods and Applications*. Cambridge University Press.

Wasshausen, D. C. & Arroyo, M. T. K. (1976). A new species of Justicia (Acanthaceae) from Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat., 132/133*, 407-413.

Watson, D. M. (2001). Mistletoe - A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics, 32*, 219-249.

Watson, D. M. (2009). Parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula? *Journal of Ecology, 97*, 1151-1159.

Watson, D. M. (2016). Fleshing out facilitation-reframing interaction networks beyond top-down *versus* bottom-up. *New Phytologist, 211*, 803-808.

Watson, D. M. (2017). On tropical mistletoes: tractable models for evolutionary ecology, ecosystem function, and phytochemistry. *Botany, 95*, 211-217.

Watson, D. M. & Herring, M. (2012). Mistletoe as a keystone resource: an experimental test. *Proceedings Biological Sciences, 279*, 3853-3860.

Watson, D. M. & Rawsthorne, J. (2013). Mistletoe specialist frugivores: Latterday «Johnny Appleseeds» or self-serving market gardeners? *Oecologia, 172*, 925-932.

Watson, D. M. & Watson, M. J. (2015). Wildlife restoration: Mainstreaming translocations to keep common species common. *Biological Conservation, 191*, 830-838.

Watson, D. M., Cook, M. & Fadini, R. F. (2020). Towards best-practice management of mistletoes in horticulture. *Botany, 98,* 489-498.

Watson, D. M., McLellan, R. C. & Fontúrbel, F. E. (2022). Functional roles of parasitic plants in a warming world. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics, 53*, 25-45.

Week, B. & Nuismer, S. L. (2019). The measurement of coevolution in the wild. *Ecology Letters, 22*, 717-725.

Wei, N., Kaczorowski, R. L., Arceo-Gómez, G., O'Neill, E. M., Hayes, R. A. & Ashman, T. L. (2021). Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity. *Nature, 597*, 688-692.

Weiner, J. & Solbrig, O. T. (1984). The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia, 61*(3), 334-336.

Welti, E. A. R. & Joern, A. (2015). Structure of trophic and mutualistic networks across broad environmental gradients. *Ecology and Evolution, 5,* 326-334.

Werner, E. E. & Peacor, S. D. (2003). A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology, 84, 1083*-1100.

White, E. M., Wilson, J. C., & Clarke, A. R. (2006). Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and distributions, 12*(4), 443-455.

Wilkinson, C. & Weitkamp, E. (2013). A case study in serendipity: Environmental researchers´use of traditional and social media for dissemination. *PLoS ONE, 8*(12), e84339.

Williams, R. J., Berlow, E. L., Dunne, J. A., Barabási, A. L. & Martinez, N. D. (2002). Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 99*, 12913-12916.

Winfree, R. (2013). Global change, biodiversity, and ecosystem services: What can we learn from studies of pollination? *Basic and Applied Ecology, 14*(6), 453-460.

Winfree, R., Fox, J. W., Williams, N. M., Reilly, J. R. & Cariveau, D. P. (2015). Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters, 18*(7), 626-635.

Witzell, J. & Shevtsova, A. (2004). Nitrogen-induced changes in phenolics of *Vaccinium myrtillus* - Implications for interaction with a parasitic fungus. *Journal of Chemical Ecology, 30,* 1937-1956.

Woodcock, B. A., Garratt, M. P. D., Powney, G. D., Shaw, R. F., Osborne, J. L., Soroka, J., Lindström, D., Stanley, P., Ouvrard, M., Jauker, F., McCracken, M. E., Zou, Y., Potts, S. G., Rundlöf, M., Noriega, J. A., Greenop, A., Smith, H. G., van der Werf, W., Stout, J. C.,… & Pywell, R. F. (2019). Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nature Communications, 10*(1), 1-10.

Wootton, J. T. (1997). Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs, 67*, 45-64.

Wootton, J. T. & Emmerson, M. (2005). Measurement of interaction strength in nature. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, *18*(36), 419-444.

Worm, B. & Myers, R. A. (2003). Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology, 84*(1), 162-173.

Worthy, F. R., Law, R. & Hulme, P. E. (2006). Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Ecology, 94,* 1201-1213.

Wotton, D. M. & Kelly, D. (2011). Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 278*(1723), 3345-3354.

Wróbel, A., Kurek, P., Bogdziewicz, M., Dobrowolska, D. & Zwolak, R. (2022). Avian dispersal of an invasive oak is modulated by acorn traits and the presence of a native oak. *Forest Ecology and Management, 505*, 119866.

Xi, X., Yang, Y., Tylianakis, J. M., Yang, S., Dong, Y. & Sun, S. (2020). Asymmetric interactions of seed-predation network contribute to rare-species advantage. *Ecology, 101*, e03050.

Xu, X., Zhang, Y., Li, S., Chen, H., Liu, M., Li, B. & Nie, M. (2022). Native herbivores indirectly facilitate the growth of invasive Spartina in a eutrophic saltmarsh. *Ecology, 103*, e3610.

Yin, D., Meiners, S. J., Ni, M., Ye, Q., He, F. & Cadotte, M. W. (2022) Positive interactions of native species melt invasional meltdown over long-term plant succession. *Ecology Letters, 25*, 2584-2596.

Yodzis P. (2000). Diffuse effects in food webs. *Ecology, 81*, 261-266.

Yodzis, P. (1988). The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiment. *Ecology, 69*, 508-515.

Yodzis, P. & Innes, S. (1992). Body size and consumer-resource dynamics. *American Naturalist, 139*, 1151-1175.

Young, H. S., Dirzo, R., Helgen, K. M., McCauley, D. J., Billeter, S. A., Kosoy, M. Y., Osikowicz, L. M., Salkeld, D. J., Young, T. P. & Dittmar, K. (2014). Declines in large wildlife increase landscape-level prevalence of rodent-borne disease in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 111*(19), 7036-7041.

Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M. & Dirzo, R. (2016). Patterns, causes, and consequences of anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 47*(1), 333-358.

Young, H. S., McCauley, D. J., Helgen, K. M., Goheen, J. R., Otárola-Castillo, E., Palmer, T. M., Pringle, R. M., Young, T. P. & Dirzo, R. (2013). Effects of mammalian herbivore declines on plant communities: observations and experiments in an African savanna. *Journal of Ecology, 101*(4), 1030-1041.

Yu, H., He, Y., Zhang, W., Chen, L., Zhang, J., Zhang, X., Dawson, W. & Ding, J. (2022). Greater chemical signaling in root exudates enhances soil mutualistic associations in invasive plants compared to natives. *New Phytologist, 236*, 1140-1153.

Zabala, J. A., Nabity, P. D. & De Lucia, E. H. (2013). An emerging understanding of mechanisms governing insect herbivory under elevated CO2. *Annual Review of Entomology, 58,* 79-97.

Zamboni, T., Di Martino, S. & Jiménez-Pérez, I. (2017). A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: the Iberá Rewilding Program (Argentina). *Perspectives in Ecology and Conservation, 15*(4), 248-256.

Zamora, R. (2000). Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences. *Oikos, 88*, 442-447.

Zamora, R. & Mellado, A. (2019). Identifying the abiotic and biotic drivers behind the elevational distribution shift of a parasitic plant. *Plant Biology, 21*, 307-317.

Zamora, R., Lázaro-González, A. & Hódar, J. A. (2020). Secondary foundation species foster novel plant-animal interactions in the forest canopy: evidence from mistletoe. *Insect Conservation and Diversity, 13*, 470-479.

Zhao, K., Gaines, S. D., García Molinos, J., Zhang, M. & Xu, J. (2022). Climate change and fishing are pulling the functional diversity of the world's largest marine fisheries to opposite extremes. *Global Ecology and Biogeography, 31*(8), 1616-1629.

Zhao, L., Zhang, H., O'Gorman, E. J., Tian, W., Ma, A., Moore, J. C., Borrett, S. R. & Woodward, G. (2016). Weighting and indirect effects identify keystone species in food webs. *Ecology Letters*, *19*(9), 1032-1040.

Zimmermann, H., Brandt, P., Fischer, J., Welk, E. & von Wehrden, H. (2014). The human release hypothesis for biological invasions: human activity as a determinant of the abundance of invasive plant species. *F1000Research, 3*, 109.

Zizumbo-Villarreal, D., González-Zozaya, F., Olay-Barrientos, A., Almendros-López, L., Flores-Pérez, P. & Colunga-García Marín, P. (2009). Distillation in Western Mesoamerica before European Contact. *Economic Botany, 63*, 413-426.

Zuber, D. (2004). Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. *Flora: Morpholohy, Distribution, Functional Ecology of Plants, 199*, 181-203.

Zvereva E. L. & Kozlov M. V. (2006). Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: a metaanalysis. *Global Change Biology, 12*, 27-41.

Zych, M., Goldstein, J. Roguz, K. & Stpiczyńska, M. (2013). The most effective pollinator revisited: pollen dynamics in a spring-flowering herb. *Arthropod-Plant Interaction, 7*, 315-322.