

La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas

J. A. Navarro-Cano¹, M. Goberna², M. Verdú^{1,*}

(1) Departamento de Ecología Vegetal, Centro de Investigaciones sobre Desertificación (CSIC-UVEG-GV), Carretera Moncada – Náquera, km 4.5, Moncada, 46113 Valencia, España.

(2) Departamento de Medio Ambiente y Agronomía, Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria INIA, Crta. de la Coruña, km 7.5, 28040 Madrid, España.

* Autor de correspondencia: Miguel Verdú [Miguel.Verdu@uv.es]

> Recibido el 18 de abril de 2019 - Aceptado el 21 de junio de 2019

Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Verdú, M. 2019. La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas* 28(2): 20-31. Doi.: 10.7818/ECOS.1747

Los programas de restauración de ecosistemas degradados se han basado tradicionalmente en el acondicionamiento de zonas de plantación y la reintroducción de especies vegetales. Actualmente, sin embargo, la restauración ecológica se concibe como la recuperación integral de la diversidad biológica y las funciones de un ecosistema. En este artículo, se revisa la utilización de la facilitación entre plantas como herramienta para la recuperación de biodiversidad y funciones ecosistémicas. La facilitación es una interacción ecológica que se produce entre una planta nodriza, con capacidad de colonizar un ambiente severo y modificar el microambiente bajo su copa, y sus especies beneficiarias, menos tolerantes al estrés ambiental, que crecen bajo la nodriza. Las diferencias en el nicho de establecimiento entre nodrizas y facilitadas supone que las especies que interactúan mediante la facilitación poseen rasgos funcionales diferentes, lo que les permite coexistir. A escala de paisaje, esto incrementa la diversidad vegetal en términos taxonómicos, funcionales y filogenéticos. Además, estos patrones de diversidad se extienden a los consumidores y los descomponedores. Así, la facilitación planta-planta permite la recuperación de múltiples facetas de la diversidad en varios niveles tróficos y, en último término, la restauración de funciones ecosistémicas esenciales (fertilidad, productividad o descomposición). Estos procesos en cascada se ilustran con estudios observacionales en ecosistemas naturales dirigidos por la facilitación, así como con experimentos manipulativos y experiencias piloto que muestran las distintas posibilidades de aplicación de la facilitación a programas de restauración.

Palabras clave: diversidad filogenética; fitoestabilización; interacciones ecológicas; interacciones planta-suelo; microbiota edáfica; rasgos funcionales

Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Verdú, M. 2019. Plant facilitation as a tool to restore diversity and ecosystem functions. *Ecosistemas* 28(2): 20-31. Doi.: 10.7818/ECOS.1747

Traditional restoration programmes have focused on conditioning plantation sites and reintroducing plant species. Nowadays, however, ecological restoration is conceived as the complete recovery of biodiversity and ecosystem performance. Here, we review the use of plant-plant facilitation as a tool to restore both diversity and ecosystem functions. Facilitation is an ecological interaction between a nurse species, which is able to colonize a stressful habitat and modify the microenvironment beneath its canopy, and the beneficiary species that are not so stress-tolerant and grow under the nurse. Differences in the establishment niche between the nurse and its beneficiaries imply that species sharing facilitative interactions have different functional traits, and can therefore coexist. This process increases, at the landscape scale, all taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity. Plant diversity patterns further permeate into those of consumers and decomposers. Thus, restoration based on plant-plant facilitation allows the recovery of multiple facets of diversity at several trophic levels and, eventually, the restoration of essential ecosystem functions (fertility, productivity, or decomposition). We illustrate these cascading effects in the text by means of observational surveys in natural ecosystems governed by facilitation, as well as manipulative experiments and restoration activities.

Key words: phylogenetic diversity; ecological interactions; soil-plant interactions; functional traits, ecological restoration; ecosystem services

Introducción

Restauración de ecosistemas: desde especies a funciones ecosistémicas

La restauración ecológica persigue la recuperación de la estructura y composición de un ecosistema que ha sufrido un proceso de degradación, con el fin de rehabilitar sus múltiples funciones de forma sostenida en el tiempo (Shackelford et al. 2013). Actualmente, en el plano académico e institucional, está extendida la importancia de recuperar no sólo especies y hábitats, sino también la

biodiversidad y las funciones de los ecosistemas (Comisión Europea 2011).

En los proyectos de restauración, tradicionalmente enfocados a la recuperación de especies, la biodiversidad típicamente se ha cuantificado en términos del número y abundancia de especies que forman parte de un ecosistema (Wortley et al. 2013; Fraser et al. 2015). Sin embargo, el concepto de biodiversidad no solo hace referencia a la variabilidad a nivel de especie, sino que es extensible a otras escalas. Así, más allá de la diversidad de especies o taxones (*diversidad taxonómica*), la biodiversidad hace alusión a las diferencias genéticas dentro de cada especie (*diversidad genética*),

la variabilidad de rasgos funcionales de las especies que componen una comunidad (*diversidad funcional*), el grado de parentesco de las mismas considerando su historia evolutiva (*diversidad filogenética*) o la variabilidad de las interacciones entre especies (*diversidad de interacciones*). La multitud de componentes de la biodiversidad no se suele considerar en el diagnóstico del estado de degradación de un ecosistema ni se incorpora en los proyectos de restauración. Esto se debe, en parte, a que la contribución de las diferentes facetas de la biodiversidad al funcionamiento de los ecosistemas se ha ignorado incluso desde la comunidad científica. Sin embargo, hoy en día existen numerosas evidencias que muestran la relevancia de cada uno de estos niveles de variabilidad biológica.

La variabilidad genética dentro de una única especie (intraespecífica) induce cambios en la composición taxonómica de las comunidades con las que interactúa, y eventualmente puede determinar funciones ecosistémicas clave (Wimp et al. 2005; Pake-man et al. 2006; Whitham et al. 2006; Crutsinger et al. 2008). Las consecuencias ecológicas de la variación intraespecífica pueden igualar e incluso superar aquéllas de la variación entre especies, particularmente cuando se producen efectos en cascada de un nivel trófico sobre la composición de otro nivel trófico (por ejemplo, depredadores sobre herbívoros; Des Roches et al. 2018). En el contexto de la restauración ecológica, es particularmente relevante el hecho de que la variación intraespecífica en especies de plantas puede inducir cambios en el ambiente circundante (ej. propiedades del suelo) y en la composición de la microbiota edáfica, y por ende activar procesos de interacción planta-suelo (Schweitzer et al. 2018). Por ejemplo, en tres experimentos paralelos en un "jardín común", se ha mostrado que la variación intraespecífica de *Pinus pinaster* determina la estructura de las comunidades microbianas asociadas a la rizosfera, tanto de hongos ectomicorrícicos como de bacterias, y en último término modula las tasas de reacciones implicadas en los ciclos del carbono y el nitrógeno (Pérez-Izquierdo et al., datos no publicados). Estos resultados muestran que la variación genética dentro de una única especie puede determinar procesos ecosistémicos esenciales a través de sus comunidades asociadas.

Por encima del nivel de especie, es especialmente relevante la variabilidad de los rasgos funcionales del conjunto de especies que coexisten en un ecosistema. Un rasgo funcional es cualquier atributo de un organismo que determina en qué ambiente puede sobrevivir, cómo interactúa con otras especies o cómo contribuye al funcionamiento de los ecosistemas (Violle et al. 2007). En una especie vegetal, su tolerancia al estrés hídrico o la salinidad del suelo puede determinar que se implante en un determinado hábitat, su altura vegetativa o profundidad de enraizamiento pueden definir que compita por la luz o los recursos edáficos con especies vecinas y la relación carbono:nitrógeno en sus hojas y raíces pueden determinar su contribución a la actividad de los descomponedores. Sin embargo, la cuantificación de la diversidad funcional resulta complicada. Por un lado, los rasgos relevantes en las especies - a nivel morfológico, bioquímico, fisiológico, etc. - son innumerables. Por otro lado, muchos rasgos son difíciles de medir (por ejemplo, las características radiculares en especies arbóreas). Por este motivo, cada vez es más frecuente acudir a la diversidad filogenética como un indicador de la diversidad funcional. La diversidad filogenética incorpora las distancias evolutivas entre los taxones que coexisten en un ecosistema. Se considera una medida integrada de los atributos funcionales de las especies, porque los linajes emparentados tienden a ser más parecidos en sus rasgos debido a su historia evolutiva común (Blomberg et al. 2003). Por ejemplo, dos especies de coníferas tienen rasgos que se parecen más entre sí - tanto en su porte, características de las hojas, u organismos con los que interactúan - de lo que se parecen a especies de leguminosas. Dado que incorporan información sobre los atributos funcionales de las especies, la diversidad funcional y filogenética frecuentemente explican mejor las funciones ecosistémicas que la diversidad taxonómica (Cadotte et al. 2008; Navarro-Cano et al. 2014; Pérez-Valera et al. 2015).

Más allá de la relevancia de las especies a través de su variabilidad genética y su contribución individual al funcionamiento de los ecosistemas, cada especie está involucrada en multitud de interacciones con otras especies. Estas interacciones ecológicas pueden ser positivas (ej. facilitación, simbiosis) o negativas (ej. competencia, depredación, parasitismo). Por ejemplo, una única especie de planta puede proporcionar néctar a insectos polinizadores, frutos carnosos a las aves dispersantes, condiciones microambientales favorables a otras plantas reclutadas bajo su dosel, mantener relaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno y sufrir depredación radicular por nematodos edáficos. La compleja red de interacciones que los organismos de los distintos niveles tróficos establecen entre sí proporciona a los ecosistemas procesos ecológicos de vital importancia (Schleuning et al. 2015). Por este motivo, la pérdida o disminución de la abundancia de una sola especie puede tener efectos catastróficos a nivel ecosistémico (Markl et al. 2012; Valiente-Banuet y Verdú 2013a). Es importante tener en cuenta que las interacciones ecológicas pueden perderse más rápidamente que las especies, ya que la pérdida de la interacción no requiere la desaparición total de alguna de las especies involucradas (Valiente-Banuet et al. 2015).

En última instancia, todos estos componentes de la biodiversidad promueven multitud de funciones ecosistémicas (Doherty et al. 2011; Clark et al. 2012; Cadotte 2013; Le Bagousse-Pinguet et al. 2019). Las funciones ecosistémicas incluyen un amplio rango de propiedades, bienes y servicios de los ecosistemas que tienen un valor tangible o intangible para los seres humanos (Hooper et al. 2005). La capacidad de un ecosistema de retener el suelo frente a la erosión, secuestrar carbono, regular los ciclos hidrológicos o producir fibras y alimentos son algunos ejemplos de funciones ecosistémicas clave. En general, los ecosistemas más diversos no solo proporcionan más bienes y servicios sino que son más resistentes o elásticos a la perturbación (ej. sequías, introducción de especies invasoras) y realizan sus funciones de manera más estable en el tiempo (Balvanera et al. 2006; Hector y Bagchi 2007; Isbell et al. 2011; Maestre et al. 2012). De este modo, el cambio en la composición y la pérdida o introducción de especies son causa frecuente de alteración de las funciones ecosistémicas cuyas consecuencias pueden variar según el ecosistema y la función ecosistémica considerada (Hooper et al. 2005). Los procesos ecológicos no suelen cuantificarse para evaluar el éxito de una restauración, que frecuentemente se mide en función del grado de recuperación de la diversidad o la estructura vegetal (Ruiz-Jaen y Aide 2005). Una de las razones es que la recuperación de las funciones requiere más tiempo y la evaluación del éxito de las restauraciones no suele prolongarse (Morgan y Short 2002; Navarro-Cano et al. 2017). Dado que la restauración ecológica actualmente demanda la recuperación no sólo de especies sino también de los distintos componentes de la biodiversidad y de las funciones ecosistémicas (Harris 2009; Montoya et al. 2012; Wortley et al. 2013; Kettenring et al. 2014), el objetivo de este trabajo es ilustrar cómo la facilitación puede ser una herramienta útil para cumplir estos objetivos de forma integrada. Para ello presentamos las bases teóricas sobre las que se asienta el uso de la facilitación en restauración y lo ilustramos con casos prácticos.

Interacciones ecológicas y restauración

Las interacciones ecológicas, tanto negativas como positivas, determinan en gran medida qué especies coexisten en un ecosistema (Bruno et al. 2003; Callaway 2007). En la literatura científica, el papel de la competencia en la organización de los ecosistemas naturales ha tenido una presencia abrumadora. Probablemente, por este motivo los programas tradicionales de restauración se han centrado en introducir las especies vegetales de interés intentando eliminar la competencia con las especies ya establecidas (Castro et al. 2004). Así, muchas de las reforestaciones han contemplado y contemplan la eliminación previa de la vegetación existente. En otros casos, ha sido la alta mecanización del método de preparación del terreno previo a la plantación (aterrazado, subsolado, ri-

pado, enmendado), la que ha afectado tanto a la vegetación natural como a sus bancos de semillas. El caso español de muchos planes de restauración hidrológico-forestal llevados a cabo entre 1940 y 1984 en ambientes semiáridos ejemplifica estos efectos negativos sobre la vegetación natural (Maestre y Cortina 2004). Solo recientemente se han incorporado las interacciones positivas a la teoría ecológica (Bruno et al. 2003). Dado que la restauración ecológica se basa necesariamente en la teoría ecológica, este retraso en el uso de interacciones positivas, como la facilitación entre plantas, en actividades de restauración es todavía más reciente.

En sistemas gobernados por la facilitación, las especies benefactoras, también llamadas nodrizas o facilitadoras, suelen tener adaptaciones que les permiten establecerse en ambientes muy estresantes. A medida que crecen estas especies modifican el microhábitat que ocupan, incrementando la humedad, proporcionando sombra y fertilizando el suelo con su hojarasca y exudados radiculares (Callaway 2007). Por otro lado, las especies beneficiarias (o facilitadas) suelen estar adaptadas a ambientes menos estresantes y, por este motivo, necesitan del concurso de las nodrizas que reducen la severidad del microhábitat y favorecen su establecimiento (Callaway 2007). Esta sencilla diferencia en el nicho de regeneración entre plantas nodrizas y facilitadas supone que las especies que interactúan mediante la facilitación coexisten en vez de competir. Este proceso que maximiza la coexistencia produce en última instancia un incremento de la diversidad vegetal en el ecosistema, como así atestiguan múltiples estudios que relacionan facilitación y diversidad (Valiente-Banuet y Verdú 2007; McIntire y Fajardo 2014). Por el modo en que la facilitación entre plantas opera en la naturaleza, que se detalla más adelante, el incremento de la diversidad vegetal no solo se produce en términos de diversidad taxonómica, sino también funcional y filogenética. Además, dado que los productores primarios constituyen el almacén sobre el que se ensamblan las redes tróficas tanto de consumidores como de descomponedores, los patrones de diversidad vegetal mediados por la facilitación se trasladan a otros niveles tróficos (Valiente-Banuet y Verdú 2013b; Goberna et al. 2016; Losapio et al. 2019). Estas características de los ecosistemas dirigidos por la facilitación entre plantas son la base de la utilización de esta interacción como herramienta para restaurar especies, diversidad y funciones ecosistémicas.

La facilitación como herramienta para restaurar especies

La restauración de un ecosistema pasa necesariamente por reactivar el establecimiento de las especies que han colapsado después de una perturbación. Cuando el estado de degradación es severo, el establecimiento de especies requiere de una mejora del hábitat. Esta mejora es precisamente lo que producen muchas especies colonizadoras, tal y como describen Connell y Slatyer (1977) en su clásico modelo de sucesión vegetal a través de la facilitación. Aunque este modelo ha sido refinado para incluir tanto los distintos componentes de la biodiversidad como las funciones ecosistémicas antes mencionadas (Maggi et al. 2011), creemos que proporciona un adecuado punto de partida para pensar en la facilitación como herramienta para restaurar especies concretas (Fig. 1).

Es al principio del siglo XXI cuando en la literatura científica se propone aplicar este modelo de facilitación a la restauración ecológica (Maestre et al. 2001; Castro et al. 2002, 2004; Gómez-Aparicio et al. 2004; Padilla y Pugnaire 2006; Gómez-Aparicio 2009; Padilla et al. 2009). Los experimentos *ad-hoc* realizados según el modelo de facilitación empiezan a mostrar resultados esperanzadores. Por ejemplo, la supervivencia de tres especies de arbustos plantados junto al esparto (*Stipa tenacissima*) se incrementó significativamente respecto a las plantaciones en suelo desnudo (Maestre et al. 2001). De manera similar, pimpollos de pinos plantados junto a especies nodrizas sobrevivían entre 2.6 (*Pinus sylvestris*) y 1.8 (*Pinus nigra*) veces más que si se plantaban aisladamente (Castro et al. 2002, 2004). Más de 18 000 plantones de 11 especies leñosas plantadas bajo el dosel de 16 especies de arbustos sobrevivían más del doble que los plantados en claros (Gómez-Aparicio et al.

2004). Un meta-análisis realizado con datos de plantaciones de todo el mundo, mostraba que la facilitación funciona satisfactoriamente en una gran variedad de especies y ecosistemas (Gómez-Aparicio 2009).

La acumulación de datos experimentales permitió detectar patrones generales, entre los que rápidamente destacó el de la especificidad de las interacciones de facilitación. Esta especificidad obligaría a hacer una selección adecuada de las especies de plantación para poder aplicar la facilitación a programas concretos de restauración. Dicha especificidad concordaba con los datos observacionales en la naturaleza que muestran que las relaciones de facilitación entre especies no se producen aleatoriamente sino siguiendo un patrón característico en el que las especies más diferentes tienden a facilitarse entre sí (Valiente-Banuet y Verdú 2007, 2008; Verdú y Valiente-Banuet 2008). La lógica de este patrón es, como se ha dicho antes, que las especies parecidas tienden a competir por los mismos recursos mientras que las diferentes pueden coexistir por segregar sus nichos ecológicos. La complejidad de las relaciones específicas de facilitación puede visualizarse en una red de interacciones en la que las nodrizas y sus facilitadas son nodos que se conectan a través de enlaces que representan las interacciones facilitativas (Verdú y Valiente-Banuet 2008; Marcilio-Silva et al. 2015). Estas redes ecológicas, además de informar de múltiples patrones ecológicos y evolutivos (ver una revisión en Bascompte y Jordano 2013), proporcionan una buena guía para la restauración. De esta manera, si se trata de maximizar la diversidad de especies, deberíamos elegir las nodrizas más generalistas de la red. Si se trata de restaurar determinadas especies de interés (p. ej., endemismos o especies en peligro de extinción local), deberíamos seleccionar las nodrizas específicas de la especie amenazada. En <http://www.uv.es/verducam/Adults.html> (Navarro-Cano et al. 2019) mostramos un ejemplo de red local de facilitación, diseñada expresamente para seleccionar las nodrizas locales más adecuadas para el establecimiento de especies objetivo en balsas de residuos de minería metálica en el SE ibérico. Usando redes de facilitación, Valiente-Banuet y Verdú (2013b) plantean la restauración de un área devastada por la sobreexplotación de especies madereras mediante el refuerzo poblacional de las nodrizas denominadas "hubs" o nodos, es decir, las que más cantidad de especies facilitan. Además, con el objetivo de restaurar las especies de las que dependen los murciélagos polinizadores y dispersantes de semillas, identifican sus nodrizas clave para restaurarlas.

En términos de conservación ya hay propuestas que urgen cambiar el foco de las especies a las redes ecológicas, ya que éstas últimas son las que garantizan la integridad del ecosistema (Harvey et al. 2017). En el mismo sentido, restaurar las redes de facilitación no solo cumpliría con el objetivo de restaurar especies sino también con el de los otros componentes de diversidad que se discutirán a continuación.

La facilitación como herramienta para restaurar biodiversidad

En los ecosistemas dirigidos por la facilitación entre plantas es frecuente que un número reducido de nodrizas faciliten la entrada en el sistema de una gran diversidad de especies (Verdú y Valiente-Banuet 2008). A título ilustrativo, en un estudio sobre la colonización natural en 38 hectáreas de depósitos de residuos de minería metálica abandonados en el sureste de la Región de Murcia, se muestrearon 34 200 plantas (Navarro-Cano et al. 2019). De un total de 162 especies identificadas, se detectó que 12 especies actuaban como nodrizas y permitían el establecimiento de otras 119 especies que crecían preferentemente bajo su copa. Las especies restantes crecían aisladas o no tuvieron una representación suficiente en el muestreo como para llegar a conclusiones sobre sus preferencias. Tan solo cinco de las doce nodrizas (en concreto, *Hyparrhenia sinuata*, *Helichrysum stoechas*, *Piptatherum miliaceum*, *Paronychia suffruticosa* y *Atriplex halimus*) se identificaron como responsables de la inmensa mayoría (85%) de las interacciones de facilitación, que incluyeron principalmente especies anuales, hemicriptófitos y

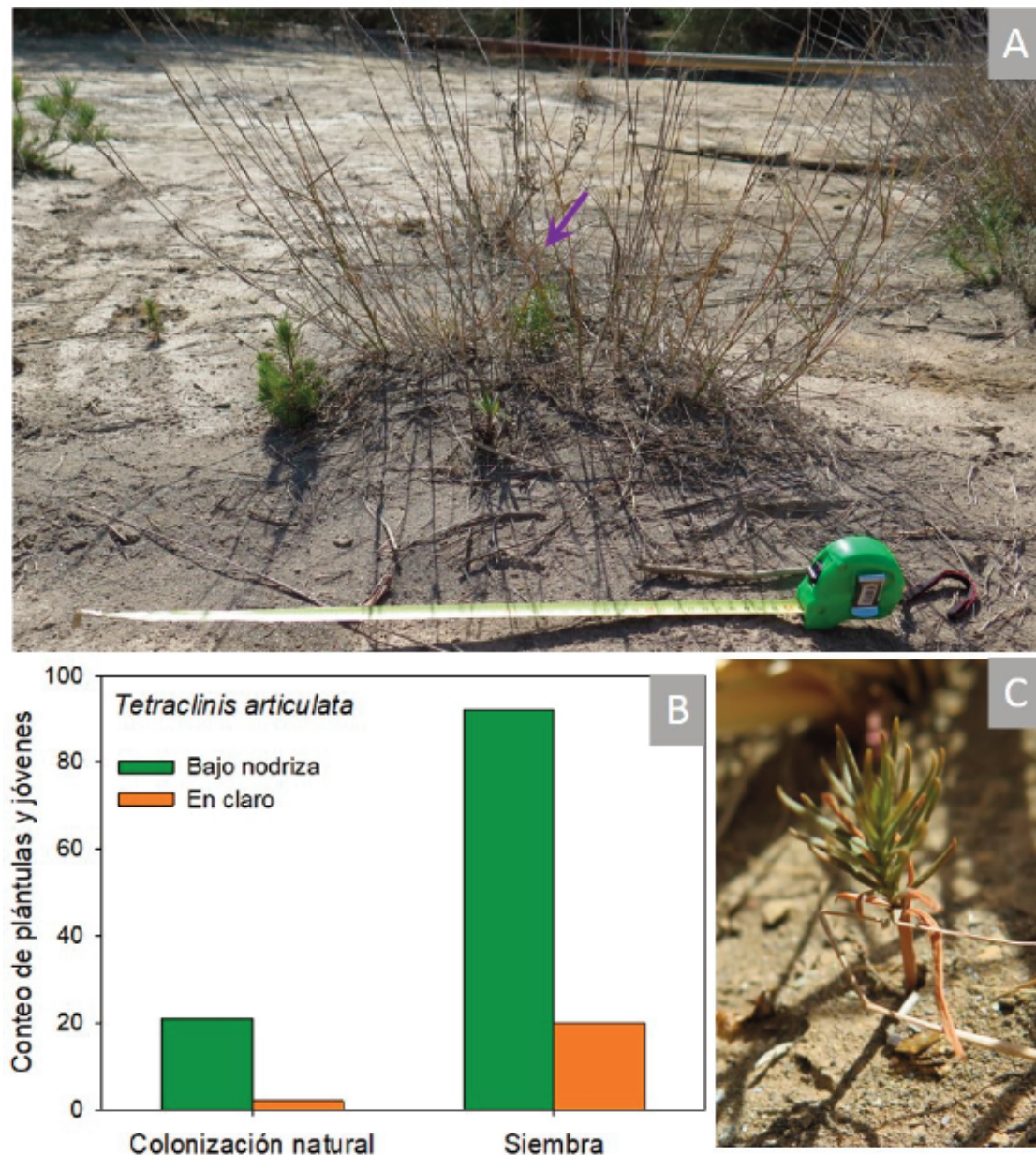


Figura 1. *Tetraclinis articulata* es una conífera iberonorteafricana legalmente protegida a nivel europeo. Su área principal de distribución continental ha sufrido, además del secular efecto del sobrepastoreo, la pérdida de su hábitat por la actividad minera. Una vez detenidas estas perturbaciones, la especie está recolonizando las balsas de residuos mineros abandonadas, aprovechando la facilitación de diversas nodrizas primocolonizadoras como la gramínea perenne *Piptatherum miliaceum* (A). Los datos observacionales en parches de cuatro especies nodriza diferentes coinciden con los resultados de un ensayo de siembra bajo esas nodrizas en la Sierra Minera de Cartagena y La Unión, donde la emergencia de *T. articulata* fue muy superior bajo la nodriza que en los claros (B). Plántula de *T. articulata* emergida a partir de una siembra bajo *P. miliaceum* (C).

Figure 1. *Tetraclinis articulata* is a Ibero-North African conifer, legally protected at European level. Its main area of continental distribution has suffered, in addition to the secular effect of overgrazing, the loss of its habitat due to mining activity. Once these disturbances stopped, the species is recolonizing the abandoned mining waste ponds, taking advantage of the facilitation of the different nurse colonizers, such as the perennial grass *Piptatherum miliaceum* (A). The observational data in patches of four nurse species agree with those of a sowing experiment under these nurses in the Sierra Minera de Cartagena and La Unión, where the emergence of *T. articulata* was much higher under the nurse than on the open grounds (B). Seedling of *T. articulata* emerged from a seeding under *P. miliaceum* (C).

caméfitos. Sin embargo, de las 119 especies facilitadas, el 95% de las especies arbustivas de fruto carnoso (géneros *Rhamnus*, *Pistacia*, *Withania*, *Maytenus*, *Asparagus*) utilizaron sólo tres especies (*Tamarix canariensis*, *Pinus halepensis* u *Osyris lanceolata*) como nodrizas. Estos números dimensionan la diversidad de especies que es posible reintroducir en un ecosistema degradado utilizando muy pocas nodrizas. Por otro lado, ponen nuevamente de manifiesto la necesidad de seleccionar adecuadamente las nodrizas basándose en el conocimiento de las redes de interacción y el tipo funcional de plantas que se desea introducir (Fig. 2).

Otra peculiaridad de la facilitación entre plantas es que las nodrizas expanden el nicho de establecimiento de sus beneficiarias (Valiente-Banuet y Verdú 2013a). En otras palabras, las nodrizas favorecen el establecimiento, supervivencia y crecimiento de especies facilitadas incluso fuera de su hábitat preferido. Así, por ejemplo, especies no gipsófitas (por ejemplo, *Rhamnus lycioides*, *Stipa offneri* o *Sedum sediforme*), muestran un mayor establecimiento de forma natural en yesos bajo una nodriza gipsófita como es *Ononis tridentata* que, además de atenuar el estrés microclimático bajo su copa, aporta una gran cantidad de materia orgánica al suelo (Navarro-Cano et al. 2014). En este caso, la edad de la nodriza puede determinar el tipo funcional de la especie a introducir, dado que las condiciones microambientales de un mismo parche pueden cam-

biar notablemente con el desarrollo de este a lo largo del tiempo. Esta característica puede emplearse en programas de restauración, como fue el caso de la restauración de poblaciones de plantas gipsófitas en afloramientos yesíferos en Jalance (Valencia). Allí, se llevó a cabo una plantación en hoyo de tres endemismos gipsófitos (*Gypsophila struthium*, *Sedum album* y *Limonium sucronicum*). Después de siete años, tan solo el 40% de los individuos de *G. struthium* había sobrevivido. Sin embargo, éstos habían permitido el establecimiento de otras especies, facilitando a su alrededor el desarrollo de comunidades de plantas funcionalmente más diversas que las presentes en las zonas no plantadas (Navarro-Cano et al. 2016a). En este caso, la diversidad funcional se caracterizó según los rasgos que se consideraban relevantes para la supervivencia en el ambiente objeto de estudio (altura de la planta, profundidad, lateralidad e intensividad de la raíz, xerofilia y gipsofilia). Estas observaciones se pueden generalizar aseverando que la facilitación entre plantas tiende a producirse entre especies que son funcionalmente distintas. En el caso de los depósitos mineros anteriormente mencionado, se cuantificó que la distancia funcional de cada par de especies nodriza-facilitada es superior a lo que sería esperable por azar (Navarro-Cano et al. 2019). En este caso, la distancia funcional se midió teniendo en cuenta rasgos morfológicos (forma de vida, altura de la yema y de la planta, longitud, área, peso y grosor



Figura 2. La complementariedad funcional entre especies incrementa las posibilidades de uso de la facilitación para restaurar comunidades diversas de plantas. En ambientes mineros sometidos a un fuerte estrés hidrotérmico y edáfico, no solo las nodrizas arbóreas o arbustivas como los parches creados por *Tamarix canariensis* o *Pinus halepensis* (A) pueden ser usadas como micrositios de plantación; parches de menor tamaño como los creados por *Piptatherum miliaceum* permiten establecer mediante siembra distintas especies como *Teucrium cartaginense* y *Diploaxis harra* (B) o *Rhamnus lycioides* (C). Muestreo de la emergencia de plántulas tras una siembra bajo el dosel de *Dorycnium pentaphyllum* (D).

Figure 2. Functional complementarity between species increases the possibilities of using facilitation to restore diverse communities of plants. In mining environments subjected to strong hydrothermal and edaphic stress, not only trees or shrubs nurses such as patches created by *Tamarix canariensis* or *Pinus halepensis* (A) can be used as plantation microsites; smaller patches like those created by *Piptatherum miliaceum* allow to establish different species such as *Teucrium cartaginense* and *Diploaxis harra* (B) or *Rhamnus lycioides* (C). Sampling of the emergence of seedlings after sowing under the canopy of *Dorycnium pentaphyllum* (D).

de la hoja, tipo de dispersión y polinización, longitud, profundidad lateralidad y peso de la raíz) y ecofisiológicos (metabolismo fotosintético, fenología de la floración y duración de la misma, halofilia, xerofilia, esclerofilia y capacidad de rebrote). El patrón de complementariedad funcional en las interacciones de facilitación ofrece la oportunidad de identificar qué nodriza es la mejor para introducir una especie objetivo. Con esta hipótesis, Navarro-Cano et al. (2019), diseñaron un experimento de restauración en los mismos depósitos mineros sembrando 10 especies bajo cinco nodrizas en 100 marcos de siembra de 25×25 cm. De las 50 combinaciones resultantes, aquéllas que involucraban pares de especies nodriza-facilitada más diferentes en sus rasgos funcionales fueron las que tuvieron un mayor éxito de establecimiento. Estos resultados sugieren la utilización de la distancia funcional para seleccionar pares de especies nodriza-facilitada en proyectos de restauración.

La información de base para calcular la distancia funcional entre dos especies de plantas puede obtenerse a partir de repositorios públicos de rasgos funcionales, como TRY (Kattge et al. 2011; <https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>) o BROT (Tavşanoğlu y Pausas 2018; <https://www.uv.es/jgpausas/brot.htm>). Obviamente, estas bases de datos contienen un número limitado de especies (279875 en la primera y 2457 en la segunda) y de rasgos (2100 en la primera y 44 en la segunda). En particular, contienen relativamente poca información sobre rasgos radiculares. En caso de que las especies objetivo no se encuentren en los repositorios públicos, una opción es generar la información funcional necesaria para conocer bien el sistema que se desea restaurar. Este procedimiento puede ser costoso ya que un estudio en profundidad de los rasgos vegetativos y subterráneos supone desenterrar y analizar decenas de atributos de varios individuos de cada especie. Una alternativa práctica es utilizar la distancia filogenética entre dos especies de plantas como indicador de su distancia funcional. Como se introdujo antes, especies funcionalmente distantes tienden a estar poco emparentadas evolutivamente, por lo que la distancia funcional y la filogenética suelen estar correlacionadas (Blomberg et al. 2003). Para calcular la distancia filogenética entre dos especies puede construirse un árbol filogenético entre todas las especies de interés (Valiente-Banuet y Verdú 2013a). Alternativamente, se puede acudir a aplicaciones que proporcionan las distancias filogenéticas entre las especies de estudio de una manera sencilla (<http://www.time-tree.org/>).

La interacción positiva entre plantas determina un patrón de diversidad vegetal a escala de paisaje y provoca efectos en cascada en otros niveles tróficos. Cada nodriza y sus especies facilitadas conforman un parche de vegetación. Salpicados en el territorio, numerosos parches de distintas dimensiones y composición vegetal dibujan un mosaico de zonas con vegetación y otras prácticamente desprovistas de ella. Cada parche está compuesto por una comunidad de plantas funcional y filogenéticamente distantes y, considerados en conjunto, resultan en gradientes de diversidad funcional y filogenética vegetal dada la variación de la composición específica entre parches.

El nivel de diversidad en la vegetación se refleja en la diversidad de las comunidades de microorganismos descomponedores del suelo. Este fenómeno se produce en el caso de organismos simbioses que tienen una interacción directa con las plantas, dado que los linajes emparentados tienden a interactuar con grupos de especies similares (Gómez et al. 2010). Así, en los desiertos mexicanos en los que algunas especies de leguminosas facilitan a muchas otras especies se ha observado que existe una correlación entre la diversidad filogenética de las comunidades de plantas y la de los hongos endomicorrícicos (Montesinos-Navarro et al. 2015). Los gradientes de diversidad vegetal no solo condicionan a los microorganismos con los que interactúan de forma directa, sino que también determinan el nivel de diversidad de los microorganismos de vida libre en el suelo. En este caso, la influencia de las plantas sobre los descomponedores se produce a través de la modificación de las propiedades del suelo. Unos mayores niveles de diversidad filogenética vegetal incrementan la productividad primaria, dado

que una comunidad compuesta por organismos filogenética y funcionalmente distantes utiliza los recursos de forma más eficiente (Cadotte et al. 2008; Cadotte 2013). Asimismo, el incremento en la productividad vegetal se traduce en una mayor fertilidad del suelo, por la mayor cantidad de aportes orgánicos de comunidades de plantas más productivas, lo que condiciona la diversidad filogenética de las bacterias del suelo (Goberna et al. 2016). También en el caso de la microbiota, la diversidad filogenética y la funcional suelen ir acompañadas porque, al igual que ocurre con las plantas, los microorganismos evolutivamente emparentados son más parecidos en sus rasgos funcionales (Goberna et al. 2014; Goberna y Verdú 2016). Por tanto, la utilización de la facilitación como herramienta para restaurar la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de la vegetación genera efectos en cascada que afectan a la diversidad de otros niveles tróficos y, en último término, a las funciones que estos organismos desarrollan en los ecosistemas.

La facilitación como herramienta para restaurar funciones ecosistémicas

Las interacciones de facilitación entre plantas constituyen la base de numerosas funciones en los ecosistemas que conducen los procesos de ensamblaje de las comunidades vegetales. Dado que la vegetación es responsable de la mayor parte de la producción primaria en los ecosistemas terrestres y constituye una parte fundamental del almacén sobre el que se ensamblan las redes tróficas, la facilitación entre plantas eventualmente determina ciertas funciones ecosistémicas tanto de los productores primarios como de los consumidores y los descomponedores.

Los parches de vegetación ensamblados por facilitación ejercen, en primer lugar, un efecto físico de *retención de suelos y control de la erosión*. Las partículas del suelo que la lluvia arranca de las zonas desprovistas de vegetación y se trasladan ladera abajo movidas por los flujos de agua son retenidas en los parches (Bergkamp et al. 1999; Puigdefábregas et al. 1999; Schlesinger et al. 1990; Bochet et al. 2000). Este efecto no solo afecta a la erosión hídrica, sino también a la eólica dado que el follaje intercepta las partículas del aire en suspensión y las deposita en su área de influencia (Mabbut y Fanning 1987; Puigdefábregas y Pugnaire 1999). De forma similar, los parches actúan como *sumidero de agua, recursos y propágulos* (Moro et al. 1997; Aguiar y Sala 1999; Bergkamp et al. 1999). Tanto la acumulación de agua como el efecto de sombreado, que disminuye la intensidad de la radiación solar incidente y la evaporación, *reducen el estrés climático* a escala de parche. Todas estas características, como se ha descrito anteriormente, *facilitan el establecimiento y crecimiento de las plántulas* (Puigdefábregas y Pugnaire 1999; Valentin y d'Herbès 1999). Esto también tiene un efecto a escala de paisaje, ya que los parches actúan como *fuentes semilleras* para colonizar otros hábitats distantes (Traveset et al. 2014). Además, los núcleos de facilitación impactan los *servicios de polinización y dispersión* (Losapio et al. 2019; Valiente-Banuet y Verdú 2013b) y constituyen *refugios para la fauna*, que se concentra en los parches para alimentarse o huir de los depredadores (Garner y Steinberg 1989; Verdú y García-Fayos 1996), utilizando a la vez estos parches como perchas para la dispersión de semillas. Así, Lortie y Reid (2012) han constatado en zonas de alta montaña una mejora de las tasas de polinización de plantas facilitadas por la planta pulviniforme *Silene acaulis*. En la alta montaña tanto mediterránea como alpina es frecuente la facilitación por parte de nodrizas rastreras o pulviniformes, con múltiples servicios para las comunidades biológicas (Fig. 3).

El crecimiento de la vegetación en los parches *incrementa la fertilidad del suelo* por los aportes orgánicos a través de la hojarasca, el recambio de raíces finas y la exudación radicular. El nivel de fertilidad del suelo depende del estado ontogenético de la nodriza, que determina el tiempo y grado de desarrollo del parche (Navarro-Cano et al. 2015). Esto repercute, a su vez, en el nivel de *productividad vegetal*, tal como se pudo determinar mediante un bioensayo en cámara de incubación. En éste se hizo crecer una



Figura 3. Las zonas secas de alta montaña también albergan diversos ecosistemas en donde la facilitación es un mecanismo fundamental del ensamblaje de las comunidades y promotor de múltiples funciones ecosistémicas. Valle glaciar en retroceso en los Alpes austriacos (A), con comunidades pulviniformes como las creadas por *Silene acaulis* (B). Vegetación parcheada de la alta montaña mediterránea en el Sistema Ibérico, con el arbusto rastrero *Juniperus sabina* actuando como nodriza de *J. communis* (C).

Figure 3. Dry habitats from high mountains also harbor diverse ecosystems where facilitation is a fundamental mechanism for the assembly of communities promoting multiple ecosystem functions. Glacial valley in retreat in the Austrian Alps (A), with pulviniform communities like those created by *Silene acaulis* (B). Patched vegetation of the Mediterranean high mountain in the Iberian System, with the creeping shrub *Juniperus sabina* acting as nurse of *J. communis* (C).

especie modelo para el cálculo de la productividad vegetal, la cebada *Hordeum vulgare*, en suelos yesíferos procedentes de parches conformados a lo largo de un gradiente ontogenético de *O. tridentata* de entre 1 y 40 años de edad. La fertilidad del suelo en los parches más antiguos indujo un mayor crecimiento vegetal en términos de longitud, biomasa y relación tallo:raíz (Navarro-Cano et al. 2015; Fig. 4). El grado de desarrollo de los parches, a su vez, determina las especies objetivo que pueden acoger ya que solo los parches más desarrollados permiten el establecimiento de especies arbustivas de estadios sucesionales avanzados en ambientes semiáridos, como *Rhamnus lycioides* (Navarro-Cano et al. 2016b). Asimismo, la acumulación de materia orgánica en los parches puede inducir una *disminución del estrés edáfico*. Sin embargo, en ocasiones se da el patrón opuesto, como en áreas con altas concentraciones de metales pesados, en las que determinadas especies pueden contribuir a incrementar su concentración superficial a escala de parche, probablemente a través de procesos de bioacumulación y posterior deposición de hojarasca (Navarro-Cano et al. 2019b).

La mejora de la fertilidad del suelo bajo los parches de vegetación induce una mayor productividad de la microbiota del suelo. Así, los parches constituyen *reservorios de diversidad, productividad y funciones microbianas* (Goberna et al. 2007, 2014). Las nodrizas y sus facilitadas ejercen efectos aditivos en la promoción de la fertilidad del suelo y la productividad microbiana en términos de biomasa, tasas de descomposición y ciclado del carbono, fósforo y nitrógeno (Navarro-Cano et al. 2015; Navarro-Cano et al. en revisión). Estas funciones se desarrollan a tasas más elevadas cuanto mayor es la diversidad filogenética vegetal (Navarro-Cano et al. 2014). Además, los rasgos funcionales de las plantas nodrizas determinan las trayectorias sucesionales de la microbiota (Colin et al. en prensa) y, en último término, sus funciones ecosistémicas. En depósitos mineros muy degradados, se observó que la capacidad de una nodriza de estimular procesos mediados por la microbiota del suelo depende de rasgos funcionales asociados a la forma de vida, la estructura de la planta, el metabolismo fotosintético y los rasgos foliares y radiculares (Navarro-Cano et al. 2018).

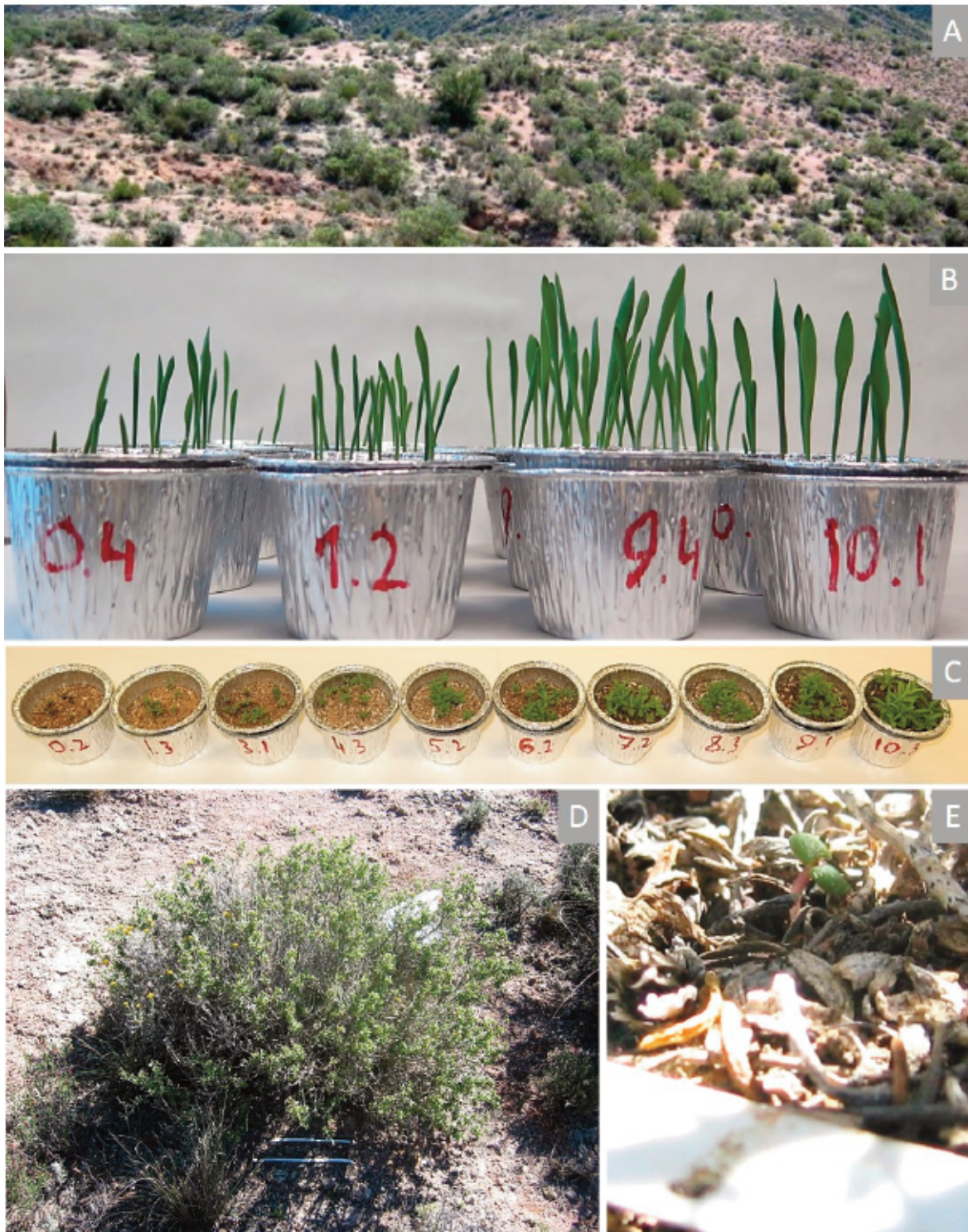


Figura 4. En afloramientos de yesos, el gipsófito *Ononis tridentata* forma paisajes parcheados (A) en los que facilita el establecimiento de especies primocolonizadoras oportunistas en yesos o incluso de arbustos propios de la sucesión secundaria de ambientes semiáridos como *Rhamnus lycioides*. En un ensayo en cámara de incubación, bajo las mismas condiciones de temperatura y humedad, la especie modelo *Hordeum vulgare* dobló su biomasa en suelos provenientes de *O. tridentata* maduros (B dcha.), con respecto a suelos en claro o bajo *O. tridentata* de 1 año de edad (B izda.). El mismo resultado se observó con *Lavandula dentata* sembrada dentro de cámara en suelos yesíferos recolectados bajo un gradiente de edad de *O. tridentata* de 0 a 38 años (C). En condiciones de campo, la misma especie también facilitó la emergencia de plántulas de *L. dentata* sembradas (D y E).

Figure 4. In gypsum outcrops, the gypsophyte *Ononis tridentata* forms patchy landscapes (A) in which it facilitates the establishment of opportunistic colonizers in gypsum or even shrubs typical of the secondary succession of semi-arid environments such as *Rhamnus lycioides*. In a growth chamber test, under the same conditions of temperature and humidity, the model species *Hordeum vulgare* doubled its biomass in soils from mature *O. tridentata* (B right), with respect to soils collected from gaps or under low, 1 year old *O. tridentata* individuals (left B). The same result was observed with *Lavandula dentata* with gypsiferous soils collected along an age gradient of *O. tridentata* ranging from 0 to 38 years (C). In field conditions, the same species also facilitated the emergence of planted seedlings of *L. dentata* (D and E).

Métodos de aplicación de la facilitación en programas de restauración ecológica

Existen tres métodos generales de aplicación de la facilitación entre plantas a un proyecto de restauración, que son i) la plantación bajo nodrizas silvestres ya establecidas, ii) la creación de parches de vegetación mediante plantación de nodrizas y iii) la creación de parches artificiales simuladores de nodrizas. Como ejemplo, en la **figura 5** esquematizamos los modelos generales de restauración propuestos por [Navarro-Cano et al \(2017\)](#) para el caso concreto de depósitos mineros e indicamos los casos en los que se puede aplicar la facilitación. En los tres casos, el uso de las interacciones entre plantas afecta tanto al método de preparación del terreno a restaurar como al método de plantación y a la selección de las especies de plantación. Por lo tanto, la aplicación de la facilitación supone un cambio sustancial en el diseño de la restauración, con consecuencias sobre el ecosistema imagen u objetivo a conseguir y su dinámica posterior. El uso de la facilitación supone, en primer lugar, un cambio de enfoque en los casos en los que el programa de restauración requiera una alta mecanización para aplicar técnicas extensivas de preparación del terreno y la plantación (remodelación de perfiles topográficos, aplicación de enmiendas físicas u orgánicas, plantación mecanizada, etc.). Así, la facilitación requiere de técnicas blandas de preparación e implantación, con una baja mecanización y una mayor especialización en la selección del micrositio y las especies de plantación, que debe contemplar en primer lugar el uso del capital natural local.

Plantación bajo nodrizas silvestres. Se basa en el uso de parches pre-existentes en los que se ha identificado adecuadamente la nodriza promotora. Resulta idóneo en los casos de paisajes parcheados, en donde se constata una mejora de las propiedades del suelo asociada a los parches, o bien un grado de perturbación general moderado o leve, en el que la principal fuente de estrés para el establecimiento de la vegetación es de tipo hidrotérmico. No es compatible con preparaciones del suelo extensivas y mecanizadas, ya que los parches objetivo pre-existentes se verían afectados negativamente. Puede ser de gran utilidad para introducir especies poco tolerantes al estrés, que presentan las fuentes semilleras relativamente alejadas del área de actuación. Requiere de un conocimiento de la red local de interacciones de las nodrizas disponibles en el ecosistema a restaurar, para seleccionar adecuadamente las especies de plantación. Es compatible tanto con la introducción de plantones como con la siembra de especies o mezclas de especies objetivo en el área de influencia de los parches (ver. **Figs. 1 y 2**).

Creación de parches mediante plantación de nodrizas. Consiste en el establecimiento de especies nodriza en áreas severamente degradadas. Persiguen la creación de áreas parcheadas que estimulen la dinámica vegetal, contribuyendo así al incremento de la cobertura vegetal, la biodiversidad y el desarrollo de funciones ecosistémicas del suelo mediante la promoción de procesos de retroalimentación positiva planta-microbiota edáfica. Las nodrizas pueden establecerse tanto mediante plantación como mediante siembra directa. En este caso, el método admite cierta preparación

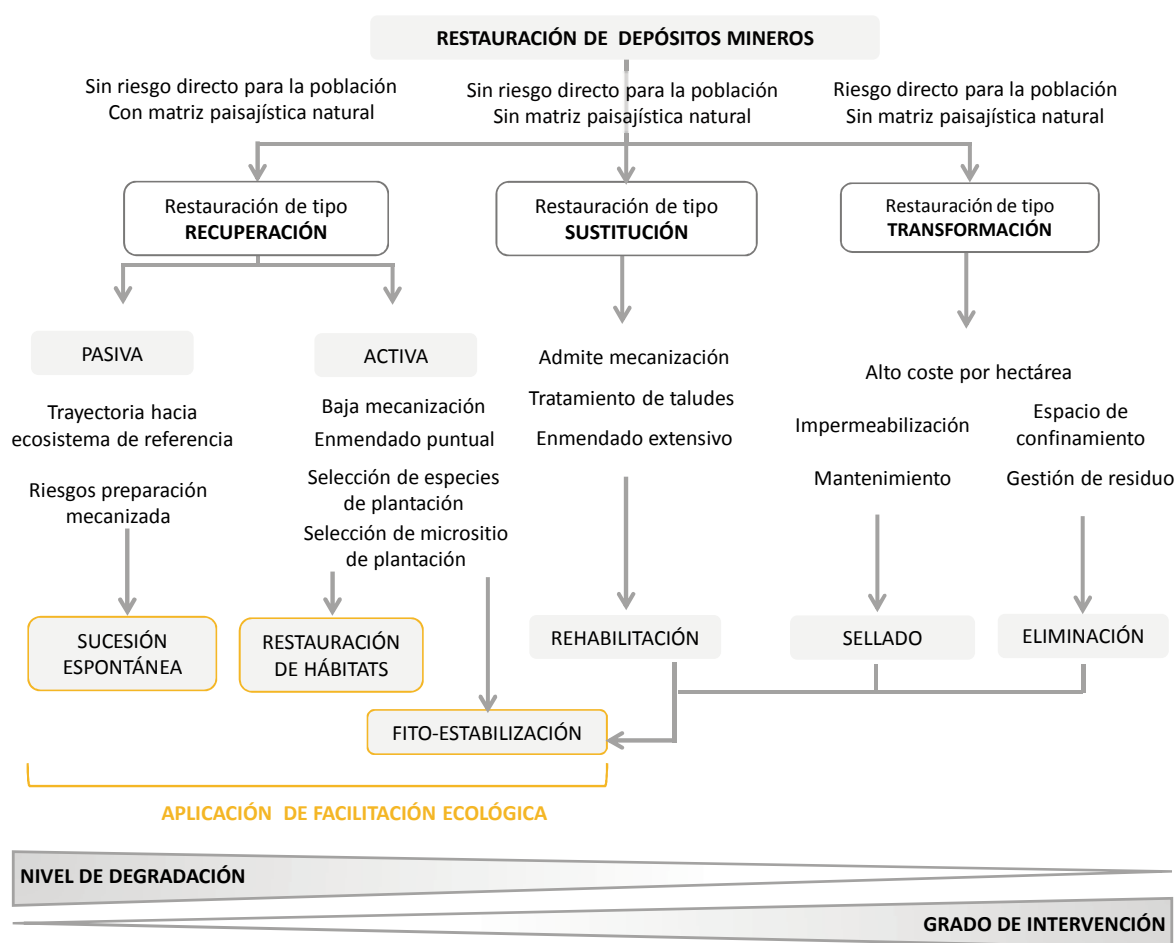


Figura 5. Esquema de los tres modelos de restauración aplicados a depósitos de residuos de minería metálica en función del nivel de degradación y el grado de intervención necesario. También se indican los tipos de restauración que admiten técnicas de aplicación de la facilitación ecológica (modificado de [Navarro-Cano et al 2017](#)). El esquema se basa en el marco general de restauración propuesto por la [Society for Ecological Restoration \(2005\)](#).

Figure 5. Diagram of the three restoration models applied to metal mining waste deposits according to the level of degradation and the degree of intervention required. The types of restoration that support techniques for the application of ecological facilitation are also indicated (modified by [Navarro-Cano et al 2017](#)). The scheme is based on the general restoration framework proposed by the [Society for Ecological Restoration \(2005\)](#).

extensiva del suelo (remodelación topográfica, ahoyado mecánico, etc.) siempre que se someta a una descompactación antes de la plantación. La elección correcta de la(s) nodriza(s) a plantar pasa por una selección previa de las mejores nodrizas locales de acuerdo con los fines perseguidos por el proyecto, así como de una estimación del tiempo necesario para que la nodriza desarrolle un parche con los requerimientos de hábitats adecuados para la introducción de terceras especies (Navarro-Cano et al 2018).

Creación de parches artificiales simuladores de nodrizas. Consiste en la utilización de restos vegetales (o incluso material inerte como rocas o mallas de sombra artificial) para crear micrositos de plantación y reclutamiento que reproduzcan la atenuación del estrés hidrotérmico que la copa de una nodriza genera. Admiten cierta mecanización para el acopio y distribución del material de construcción, o para la apertura mecanizada de hoyos mediante motoahoyadora o retroexcavadora, pudiendo ser necesario en estos casos descompactar el suelo antes de la creación de parches arti-

ficiales y posterior plantación. En el caso de suelos muy degradados o sin horizonte orgánico, son compatibles con enmiendas orgánicas semiextensivas o puntuales si las especies de plantación son sensibles a la estructura y fertilidad del suelo. Los parches pueden adquirir forma de pilas más o menos circulares (Castillo-Escrivá et al 2019), fajas alargadas perpendiculares a la pendiente y los flujos de escorrentía, pantallas vegetales como las utilizadas para fijar dunas, o pequeños acúmulos para la implantación individual de plántulas (Navarro-Cano et al 2017). En muchos casos estas estructuras no solo sirven de microsito de plantación o siembra, sino que también actúan como trampas de semillas y puntos de nucleación vegetal, como protectores antiherbívoros o, en algunos casos, como barreras físicas contra la erosión (Fig. 6). El mantenimiento in situ de la madera muerta (incendios, secas) o su manipulación de acuerdo con el objetivo del proyecto de restauración son la manera más fácil y barata de crear estos parches artificiales, convirtiendo así un residuo en un recurso (Castro et al 2011).



Figura 6. Entre las distintas técnicas de aplicación de la facilitación a programas de restauración, la construcción manual de fajinas a partir de restos de poda, clareo o madera quemada de *Pinus halepensis* permite reutilizar un residuo a escala local, para recrear el microambiente generado por una nodriza (A y B, (Proyecto LIFE13NAT/ES/000436, Conservation of Habitat 9570 *Tetraclinis articulata* forest in the European continent). Estas fajinas puede servir tanto para la plantación de plántulas (C), como para el reclutamiento natural del propio *P. halepensis* (D) o la siembra de mezclas de especies como *Lygeum spartum* y *Salsola oppositifolia* bajo fajinas (E). También se puede usar los restos de poda o clareo para crear pilas que actúen como perchas con la finalidad de promover el establecimiento de especies arbustivas ornitócoras (F y G, Autor: J. Tormo, Proyecto UNCROACH (Dinámica de vegetación leñosa en paisajes secos y semiáridos en un contexto de cambio global. Implicaciones para la provisión de servicios ecosistémicos, CGL2011-30581-C02-01). Las pilas de rocas también pueden cumplir la función de reducción del estrés hidrotérmico y la presión de herbívoros a pequeña escala (H).

Figura 6. Construction of pinewood fascines from pruning, logging or burnt wood is one of the ecological applications of facilitation to ecosystem restoration. This method allows to locally reuse a waste to mimic the nurse canopy (A and B, (Project LIFE13NAT/ES/000436, Conservation of Habitat 9570 *Tetraclinis articulata* forest in the European continent). Fascines can be used both as microsite for sapling plantation (C), natural recruitment of *P. halepensis* (D) or seed sowing of species as *Lygeum spartum* and *Salsola oppositifolia* (E). Pinewood from pruning and logging can be also used for building piles to attract avian seed dispersers to promote shrub establishment (F and G, Author: J. Tormo, Project UNCROACH (Dinámica de vegetación leñosa en paisajes secos y semiáridos en un contexto de cambio global. Implicaciones para la provisión de servicios ecosistémicos, CGL2011-30581-C02-01). Rock piles are another resource for micro-scale amelioration of thermal and predatory stress of planted species (H).

En definitiva, el potencial de la facilitación ecológica como base teórica o marco metodológico en el diseño de programas de restauración es prometedor, aunque en la mayoría de los casos tan solo ha sido probado en proyectos piloto. Su aplicación a mayor escala dependerá no solo del desarrollo científico-técnico de herramientas concretas adaptadas a los objetivos de cada proyecto, sino también de un análisis crítico por parte de gestores y profesionales de la restauración (incluido el sector forestal) de las necesidades no satisfechas en proyectos convencionales anteriores. Éste puede ser el siglo de la restauración ecológica, lo que requerirá de conocimientos innovadores, que estén acordes con las demandas legales y sociales actuales.

Agradecimientos

Los autores agradecen la financiación a través del Plan Estatal de I+D+i del Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (proyectos CGL2014-58333-P y CGL2017-89751-R) y la I Convocatoria de ayudas de la Fundación BBVA a proyectos de Investigación (proyecto Mintegra). Así mismo, agradecen a la Fundación Sierra Minera la confianza depositada para la asesoría técnica dentro del Programa LIFE de la Unión Europea (proyecto LIFE13NAT/ES/000436, Conservation of Habitat 9570 **Tetraclinis articulata* forest in the European continent).

Referencias

- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 273-277.
- 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.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2013. *Mutualistic networks* (Vol. 70). Princeton University Press, Estados Unidos.
- Bergkamp, G., Cerdà, A., Imeson, A.C. 1999. Magnitude-frequency analysis of water redistribution along a climate gradient in Spain. *Catena* 37, 129-146.
- Blomberg, S.P., Garland Jr.T., Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717-745.
- Bochet, E., Poesen, J., Rubio, J.L. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* 25, 847-867.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119-25.
- Cadotte, M.W. 2013. Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110:8996-9000.
- 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* 105:17012-17017.
- Callaway, R.M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Países Bajos.
- Castillo-Escrivà, A., López-Iborra, G.M., Cortina, J., Tormo, J. 2019. The use of branch piles to assist in the restoration of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology* 27(1), 102-108.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10:297-305.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., Gómez-Aparicio, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12(3):352-358.
- Castro, J., Allen, C.D., Molina-Morales, M., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, Á., Zamora, R. 2011. Salvage logging versus the use of burnt wood as a nurse object to promote post-fire tree seedling establishment. *Restoration Ecology* 19(4), 537-544.
- Clark, C.M., Flynn, D.F.B., Butterfield, B.J., Reich, P.B. 2012. Testing the link between functional diversity and ecosystem functioning in a Minnesota grassland experiment. *PLoS ONE* 7:e52821.
- Comisión Europea 2011. Comunicación de la comisión al parlamento europeo, al consejo, al comité económico y social europeo y al comité de las regiones. Estrategia de la UE sobre la biodiversidad hasta 2020: nuestro seguro de vida y capital natural. COM(2011) 244 Final. 18 pp. Bruselas, Países Bajos.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their roles in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Crutsinger, G.M., Souza, L., Sanders, N.J. 2008. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters* 11(1):16-23.
- Des Roches, S., Post, D.M., Turley, N.E., Bailey, J.K., Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Schweitzer, J.A., Palkovacs, E.P. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology and Evolution* 2:57-64.
- Doherty, J.M., Callaway, J.C., Zedler, J.B. 2011. Diversity-function relationships changed in a long-term restoration experiment. *Ecological Applications* 21:2143-2155.
- Fraser, L.H., Harrower, W.L., Garris, H.W., Davidson, S., Hebert, P.D.N., Howie, R., et al. 2015. A call for applying trophic structure in ecological restoration. *Restoration Ecology* 23:503-507.
- Garner, W., Steinberg, Y. 1989. A proposed mechanism for the formation of "fertile island" in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments* 16: 257-262.
- Goberna, M., Verdú, M. 2016. Predicting microbial traits with phylogenies. *The ISME Journal* 10:959-967.
- Goberna, M., Pascual, J.A., García, C., Sánchez, J. 2007. Do plant clumps constitute microbial hotspots in Mediterranean patchy landscapes? *Soil Biology and Biochemistry* 39:1047-1054.
- Goberna, M., Navarro-Cano, J.A., Valiente-Banuet, A., García, C., Verdú, M. 2014. Abiotic stress tolerance and competition related traits underlie phylogenetic clustering in soil bacterial communities. *Ecology Letters* 17:1191-1201.
- Goberna, M., Navarro-Cano, J.A., Verdú, M. 2016. Opposing phylogenetic diversity gradients of plant and soil bacterial communities. *Proceedings of the Royal Society of London B* 283 (1825):20153003.
- Gómez, J.M., Verdú, M., Perfectti, F. 2010. Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. *Nature* 465: 918-921.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97:1202-1214.
- Harris, J. 2009. Soil microbial communities and restoration ecology: facilitators or followers? *Science* 325: 573-574.
- 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.
- Hector A., Bagchi R. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448:188-190.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., et al. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477:199-202.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905-2935.
- Kettenring, K.M., Mercer, K.L., Adams, C.R., Hines, J. 2014. Application of genetic diversity-ecosystem function research to ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 51:339-348.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gross, N., Berdugo, M., Torices, R., Maestre, F.T. 2019. Phylogenetic, functional and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, doi: 10.1073/pnas.1815727116.
- Lortie, C.J., Reid, A.M. 2012. Reciprocal gender effects of a keystone alpine plant species on other plants, pollinators, and arthropods. *Botany* 90(4), 273-282.
- Losapio, G., Fortuna, M.A., Bascompte, J., Schmid, B., Michalet, R., Neumeyer, R., et al. 2019. Plant interactions shape pollination networks via nonadditive effects. *Ecology* 100(3), e02619.

- Mabbutt, J.A., Fanning, P.C. 1987. Vegetation banding in arid western Australia. *Journal of Arid Environments* 12, 41-59.
- Maestre, F.T., Cortina, J. 2004. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecology and Management* 198: 303-317.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., Bellot, J. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11:1641-1655.
- Maestre F.T., Quero J.L., Gotelli N.J., Escudero A., Ochoa V., Delgado-Baquerizo M., et al. 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335: 214-218.
- McIntire, E.J., Fajardo, A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201(2):403-416.
- Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Benedetti-Cecchi, L. 2011. Connell and Slatyer's models of succession in the biodiversity era. *Ecology* 92:1399-1406.
- 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* 40:898-908.
- Markl, J.S., Schleuning, M., Forget, P.M., Jordano, P., Lambert, J.E., Traveset, A., Wright, S.J., Böhning-Gaese, K. 2012. The impact of human disturbance on seed dispersal by animals: a review of evidence. *Conservation Biology* 26:1072-1081.
- Montesinos-Navarro A., Segarra-Moragues, J.G., Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2015. Evidence for phylogenetic correlation of plant-AMF assemblages? *Annals of Botany* 115: 171-177.
- Montoya D., Rogers L., Memmott J. 2012. Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 666-667.
- Morgan, P.A., Short, F.T. 2002. Using functional trajectories to track constructed salt marsh development in the Great Bay Estuary, Maine/New Hampshire, USA. *Restoration Ecology* 10:461-473.
- Moro, M.J., Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefábregas, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11, 425-431.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., Montesinos-Navarro, A., García, C., Verdú, M. 2014. Plant phylodiversity enhances soil microbial productivity in facilitation-driven communities. *Oecologia* 174: 909-920
- Navarro-Cano, J.A., Verdú, M., García, C., Goberna, M. 2015. What nurse shrubs can do for barren soils: rapid productivity shifts associated to a 40 year ontogenetic gradient. *Plant and Soil* 388: 197-209
- Navarro-Cano, J.A., Ferrer-Gallego, P.P., Laguna, E., Ferrando, I., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2016a. Restoring phylogenetic diversity through facilitation. *Restoration Ecology* 24: 449-445.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2016b. Same nurse but different time: temporal divergence in the facilitation of plant lineages with contrasted functional syndromes. *Functional Ecology* 30: 1854-1861.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., González-Barberá, G., Castillo, V.M., Verdú, M. 2017. *Restauración ecológica en ambientes semiáridos: recuperar las interacciones biológicas y las funciones ecosistémicas*. Editorial CSIC, 159 pp. (NIPO: 059-17-056-9). Disponible en https://www.uv.es/cide/Documentos/RESTAURACION_ECOLOGICA.%20Libro.pdf
- Navarro-Cano, J.A., Verdú, M., Goberna, M. 2018. Trait-based selection of nurse plants to restore ecosystem functions in mine tailings. *Journal of Applied Ecology* 55:1195-1206.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Verdú, M. 2019a. Using plant functional distances to select species for restoration of mining sites. *Journal of Applied Ecology*, doi: 10.1111/1365-2664.13453.
- Navarro-Cano, J.A., Horner, B., Goberna, M., Verdú, M. 2019b. Additive effects of nurse and facilitated plants on ecosystem functions. *Journal of Ecology*, doi: 10.1111/1365-2745.13224
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196-202.
- Padilla, F.M., Ortega, R., Sánchez, J., Pugnaire, F.I. 2009. Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. *Basic and Applied Ecology* 10(7):640-647.
- Pakeman, R.J., Beaton, J.K., Thoss, V., Lennon, J.J., Campbell, C.D., White, D., Iason, G.R. 2006. The extended phenotype of Scots pine *Pinus sylvestris* structures the understorey assemblage. *Ecography* 3:451-457.
- Pérez-Valera, E., Goberna, M., Verdú, M. 2015. Phylogenetic structure of soil bacterial communities predicts ecosystem functioning. *FEMS Microbiology Ecology* 91: fiv031, doi: 10.1093/femsec/fiv031.
- Puigdefábregas, J., Pugnaire, F. I. 1999. Plant survival in arid environments. En: Pugnaire, F.I., Valladares, F. (eds), *Handbook of functional plant ecology*, pp. 381-405. Marcel Dekker. Nueva York, Estados Unidos.
- Puigdefábregas, J., Sole, A., Gutiérrez, L., del Barrio, G., Boer, M. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in Southeast Spain. *Earth-Science Reviews* 48, 39-70.
- Ruiz-Jaen, M.C., Aide, T.M. 2005. Restoration success: how is it being measured? *Restoration Ecology* 13:569-577.
- Schweitzer, J.A., Van Nuland, M., Bailey, J.K. 2018. Intraspecific plant-soil feedbacks link ecosystem ecology and evolutionary biology. En: Ohgushi, T., Wurst, S., Johnson, S. (eds.), *Aboveground-belowground community ecology*, pp. 69-84. Springer Nature Switzerland AG. Cham, Suiza.
- Shackelford, N., Hobbs, R. J., Burgar, J.M., Erickson, T.E., Fontaine, J.B., Laliberté, E., et al. 2013. Primed for change: developing ecological restoration for the 21st century. *Restoration Ecology* 21:297-304.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A., Whitford, W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 24, 1043-1048.
- Schleuning, M., Fründ, J., García, D. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography* 38: 380-392.
- Society for Ecological Restoration International 2005. *Guidelines for Developing and Managing Ecological Restoration Projects*. Disponible en: www.ser.org. SER International. Tucson, AZ, Estados Unidos.
- Traveset, A., Heleno, R., Nogales, M. 2014. The ecology of seed dispersal. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* 3, 62-93.
- Tavşanoğlu Ç, Pausas, J.G. 2018. A functional trait database for Mediterranean Basin plants. *Scientific Data* 5:180135.
- Valentin, C., d'Herbès, J.M. 1999. Niger tiger bush as a natural water harvesting system. *Catena* 37 231-256.
- Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10:1029-1036.
- Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96: 489-494.
- Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2013a. Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 44:347-366.
- Valiente-Banuet, A., Verdú, M. 2013b. Human impacts on multiple ecological networks act synergistically to drive ecosystem collapse. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11:408-413.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M., Alcántara, J., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29:299-307.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10: 275-280.
- Verdú, M., Valiente-Banuet, A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist* 172:751-760.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5):882-892.
- Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., et al. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7(7):510-523.
- Wimp, G.M., Martinsen, G.D., Floate, K.D., Bangert, R.K., Whitham, T.G. 2005. Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* 59(1):61-69.
- Wortley L., Hero J.M., Howes M. 2013. Evaluating ecological restoration success: A review of the literature. *Restoration Ecology* 21: 537-543.