

Sucesión secundaria, interacciones biológicas y funcionamiento de las comunidades asociadas a taludes de carretera: las interacciones planta-suelo importan más que las planta-planta

S. Soliveres^{1,2,*}, P. García-Palacios³

(1) Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, C.P. 03690 San Vicente del Raspeig (Alicante, España).

(2) Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio "Ramón Margalef", Universidad de Alicante, C.P. 03690 San Vicente del Raspeig (Alicante, España).

(3) Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, 28933 Móstoles.

* Autor de correspondencia: S. Soliveres [santiago.soliveres@ua.es]

> Recibido el 10 de abril de 2019 - Aceptado el 19 de junio de 2019

Soliveres, S., García-Palacios, P. 2019. Sucesión secundaria, interacciones biológicas y funcionamiento de las comunidades asociadas a taludes de carretera: las interacciones planta-suelo importan más que las planta-planta. *Ecosistemas* 28(2): 50-60. Doi.: 10.7818/ECOS.1718

Los estudios a largo plazo de ecosistemas degradados en recuperación son raros, especialmente aquellos que miran más allá de la composición de especies vegetales. Aquí evaluamos cambios en las interacciones planta-planta y planta-suelo en una cronosecuencia de 20 años en taludes de carretera. Además, cuantificamos las asociaciones entre éstas interacciones y atributos fundamentales del ecosistema (fertilidad del suelo, reciclaje de nutrientes, resistencia a la erosión, composición de plantas y microorganismos). Las interacciones entre plantas no variaron de forma significativa entre taludes de 0-2, de 7-9 o de más de 20 años, pero sí lo hicieron las interacciones planta-suelo. Estas relaciones eran negativas en los taludes más jóvenes y positiva en los más maduros (> 7 años). Cuatro de las 15 variables analizadas (cobertura vegetal, contenido en P, coeficiente C/N y composición de los microorganismos del suelo) llegaron a niveles semejantes a los del ecosistema de referencia. Otras variables (composición y riqueza de plantas, biomasa radicular, reciclado de materia orgánica), incrementaron de forma notable, sobretodo en el periodo de 0-2 a 7-9 años, aunque sin llegar a los niveles de referencia. Las interacciones planta-suelo fueron tan importantes como la edad para determinar la similaridad en la composición microbiana (con respecto a la del ecosistema de referencia), la resistencia a la erosión y el reciclado de C, mientras que las interacciones planta-planta tuvieron una importancia menor para estos atributos. Nuestro trabajo ilustra la variación temporal de componentes fundamentales del ecosistema. También mostramos la importancia de las interacciones planta-suelo para determinar el funcionamiento de comunidades asociadas a taludes de carretera.

Palabras clave: biodiversidad; competencia; cronosecuencia; ecosistemas degradados; interacciones bióticas; suelo

Soliveres, S., García-Palacios, P. 2019. Secondary succession, biotic interactions and the functioning of roadside communities: plant-soil interactions matter more than plant-plant interactions. *Ecosistemas* 28(2): 50-60. Doi.: 10.7818/ECOS.1718

Long-term assessments of the recovery of degraded ecosystems are scarce, and even more those focusing on attributes beyond plant species composition. Here, we evaluate changes in planta-plant and plant-soil interactions across a 20+ years-chronosequence in motorway slopes. Furthermore, we quantify the associations between these biotic interactions and changes in important ecosystem attributes (soil fertility, nutrient cycling, erodibility and plant and microbe composition). Plant-plant interactions did not change significantly between slopes 0-2, 7-9 or >20 years old, but plant-soil interactions did. Plant-soil interactions were negative in young slopes and shift to positive from 7 years onwards. Four of the 15 variables analysed (plant cover, P content, C/N ratio and the composition of soil microbes) reached levels comparable to those of the reference ecosystem. Other variables (plant composition and richness, root biomass, organic matter cycling) increased substantially between the 0-2 years and the 7-9 years period, although did not reach the same level as in the reference ecosystem. Plant-soil interactions were as important as slope age to determine the similarity (regarding the reference) in soil microbe composition, erosion resistance and C cycling, while planta-plant interactions were of little importance for those attributes. Our work illustrates how fundamental attributes of the ecosystem change through time. We also show the importance of plant-soil interactions to determine the functioning of plant communities linked to motorway slopes.

Key words: biodiversity; biotic interactions; chronosequence; competition; degraded ecosystems; soil

Introducción

La recuperación y restauración de ecosistemas degradados es un factor clave para conseguir los objetivos internacionales de neutralidad en la degradación de ecosistemas. Un ejemplo de dichos ecosistemas degradados son las comunidades asociadas a taludes

de carretera, que ocupan un 1% de la superficie del planeta. El impacto de las infraestructuras viarias no se limita sólo a su superficie, sino que su impacto se extiende vía fragmentación de hábitats, emisión de gases y erosión del suelo, su papel como corredor para especies invasoras, o disrupciones en los ciclos hidrológicos (Forman y Alexander 1998). Para limitar estos impactos, es importante co-

nocer qué factores afectan a la recuperación de estos ecosistemas antropogénicos. Sin embargo, estudios a largo plazo que evalúen el grado de recuperación de comunidades degradadas, en particular aquellas asociadas a taludes, son muy poco frecuentes (Ruiz-Jaen y Aide 2005; García-Palacios et al. 2011a; Laughlin et al. 2017). Esto es especialmente importante en ambientes áridos y semiáridos, donde los procesos de recuperación pueden ser muy lentos (Whisenant 2001; Cortina et al. 2011). Además, a pesar de las recomendaciones de la Sociedad Internacional de Restauración Ecológica (SER 2004), los pocos estudios existentes raras veces evalúan atributos del ecosistema diferentes de la composición de plantas (ver Bochet y García-Fayos 2004; Jorba y Vallejo 2008; Peco et al. 2017). Éstas recomendaciones incluyen, además de la composición y estructura vegetal, la evaluación de factores como las características físico-químicas del sustrato, o variables relacionadas con el funcionamiento ecosistémico (reciclado de nutrientes o interacciones biológicas; SER 2004). Estos atributos son fundamentales para la recuperación de estos sistemas degradados y su auto-sostenibilidad (Whisenant 2001; Ruiz-Jaen y Aide 2005), aumentando además su capacidad para capturar carbono o servir de refugio a especies de interés. Además, mejoras en el funcionamiento ecosistémico pueden reducir enormemente los costes de mantenimiento de estas infraestructuras, reduciendo la pérdida de suelo y la colmatación de las cunetas.

Entre los atributos anteriormente mencionados, las interacciones biológicas son fundamentales para entender el proceso de ensamblaje de un ecosistema, así como su funcionamiento, resistencia a cambios ambientales y grado de complejidad (Bronstein 2009; de la Peña 2009). De particular importancia son las interacciones entre plantas. Las interacciones positivas (facilitación) juegan un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad vegetal (e.g., Soliveres y Maestre 2014). Incluso cuando prevalece la competencia, si ésta es no jerárquica (o intransitiva; como en el juego de piedra-papel-tijeras, donde no hay ninguna opción que gane siempre), también puede incrementar la diversidad taxonómica y funcional de los organismos que compiten (Laird y Schamp 2006; Soliveres et al. 2015; Maynard et al. 2017) y modular la resistencia a especies invasoras (Henriksson et al. 2016). Las interacciones planta-planta también están relacionadas con las interacciones con polinizadores o microorganismos del suelo (Johnson y Bronstein 2019), aunque su papel en otros aspectos del funcionamiento del ecosistema es más discutible (Mitchell et al. 2009; Maestre et al. 2010; Berdugo et al. 2017). Otros aspectos del funcionamiento del ecosistema vienen determinados en gran parte por la relación entre las plantas y los microorganismos del suelo (Wardle et al. 2004; García-Palacios et al. 2016). La cantidad y calidad del material vegetal que se incorpora al suelo determinará la composición de los microorganismos del suelo y su resiliencia a cambios ambientales, que a su vez regulan el reciclado de nutrientes, el secuestro de carbono en el suelo, o su capacidad de resistencia a la erosión (e.g. Wardle et al. 2004; de Vries et al. 2012; Delgado-Baquerizo et al. 2016). A su vez, los microorganismos del suelo pueden determinar la composición vegetal (Reynolds et al. 2003; Wardle et al. 2004), o la relación entre éstas y otros grupos tróficos (de la Peña 2009).

A pesar de su importancia, sabemos muy poco de la evolución temporal de las interacciones planta-planta y planta-suelo en ecosistemas degradados, en particular en aquellos asociados a taludes de carretera (García-Palacios et al. 2011a; Ulrich et al. 2015). Por ejemplo, en una cantera en recuperación en un ambiente méxico (9.6 °C y 568 mm de temperatura y precipitación media) se observaron incrementos en la importancia de la competencia como factor determinante de la composición vegetal, así como su grado de jerarquía, a lo largo de 6 años de recuperación (Ulrich et al. 2015). Sin embargo, desconocemos la generalidad de estos resultados, su persistencia en periodos más largos de tiempo, o si son aplicables a sistemas más secos, donde las interacciones positivas podrían ser de mayor importancia (Bertness y Callaway 1994). También desconocemos la importancia relativa de estos cambios

en las interacciones planta-planta a la hora de determinar el grado de recuperación de la composición, cobertura y diversidad vegetal (con respecto al ecosistema de referencia), así como el funcionamiento de las comunidades asociadas a taludes de carretera. En un trabajo anterior (García-Palacios et al. 2011a), mostramos un efecto limitado de las interacciones planta-suelo en el grado de recuperación de taludes de carretera en el centro y sur de la Península Ibérica. Sin embargo, éstas interacciones fueron evaluadas basándonos mayormente en la composición vegetal, aunque estudios recientes revelan que la composición de plantas y microorganismos del suelo responden a distintos factores ambientales y no se correlacionan entre sí (Schrama et al. 2017; Delgado-Baquerizo et al. 2019). También ignoramos cambios potenciales en el signo de estas interacciones a lo largo del tiempo. Por ejemplo, uno podría esperar que las interacciones planta-suelo se vuelvan más fuertes y positivas a medida que el ecosistema se va recuperando, debido al incremento de materia orgánica en el suelo, el acoplamiento en la estequiometría de distintos nutrientes, o la llegada de propágulos de micorrizas y otros microorganismos beneficiosos (Moora y Zobel 2010; Delgado-Baquerizo et al. 2013; Schrama et al. 2017).

En este trabajo, re-analizamos la base de datos de García-Palacios et al. (2011a) para estudiar el comportamiento de las interacciones planta-planta y planta-suelo a lo largo de una cronosecuencia de 20 años de recuperación de comunidades asociadas a taludes de carretera. También medimos el grado de recuperación (similitud al ecosistema de referencia) de múltiples atributos del ecosistema asociados a la composición biótica, protección y fertilidad del suelo, grado de resistencia a la erosión y reciclado de nutrientes. Por último, evaluamos la importancia relativa de las interacciones bióticas como determinantes del grado de recuperación de atributos del ecosistema relacionados con su composición y funcionamiento. Nuestras hipótesis son: i) las interacciones planta-planta y planta-suelo se vuelven más fuertes con el tiempo, ii) los atributos del ecosistema relacionados con la vegetación se recuperan más rápido que aquellos del suelo, ya que la acumulación de nutrientes es más lenta y sufren de erosión y suelos poco estructurados al comienzo, iii) las interacciones biológicas juegan un papel fundamental en la recuperación de estos sistemas degradados, las planta-planta determinan la composición vegetal y las planta-suelo las funciones y atributos de éste último.

Material y métodos

Área de estudio y diseño experimental

El estudio se realizó en herbazales de taludes de carreteras del centro de la Península Ibérica. El clima de esta zona es semiárido, con inviernos fríos y una fuerte sequía estival. La temperatura media y la precipitación anual media para el periodo 1971-2000 fue de 15 °C y 450 mm, respectivamente (Estación Meteorológica de la Base Aérea de Getafe, 40°18'N, 3°44'W, .a.s.l.). Se seleccionaron 12 herbazales (Fig. 1) a lo largo de una cronosecuencia de sucesión secundaria en base al año de construcción del talud de carretera colindante: taludes iniciales (0-2 años de antigüedad), taludes intermedios (7-9 años de antigüedad) y taludes finales (> 20 años de antigüedad). El año de construcción de los taludes se determinó por fotografía aérea (www.madrid.org/cartografia/planea/) o fue proporcionado por la empresa constructora de la carretera. Aunque la sucesión secundaria en ecosistemas Mediterráneos necesita más tiempo para llegar a los estados finales, 20 años es un marco temporal apropiado para evaluar la restauración de ecosistemas emergentes como los taludes de carretera (García-Palacios et al. 2011a).

Las cronosecuencias son una aproximación muy utilizada en el estudio del desarrollo del ecosistema (Schrama et al. 2017; Delgado-Baquerizo et al. 2019), y se fundamentan en una sustitución de espacio por tiempo en la que la variabilidad de los factores no relacionados con la edad del sitio (e.g. clima, uso del suelo) debe ser

Edad	Coordenadas (U.T.M.)	Altitud (m as.l.)	Orientación (°)	Pendiente (°)	pH	N total (mg N g suelo ⁻¹)	P total (mg N g suelo ⁻¹)	C orgánico (mg N g suelo ⁻¹)
Inicial	30S 0465129 / 4420359 N	740	200	42.3	8.09 ± 0.29	1.23 ± 0.09	0.42 ± 0.02	11.27 ± 0.90
Inicial	30S 0466812 / 4419841 N	738	198	23.7	8.38 ± 0.15	1.11 ± 0.10	0.40 ± 0.03	11.85 ± 1.05
Inicial	30S 0482078 / 4405352 N	731	200	39.7	8.31 ± 0.29	0.78 ± 0.07	0.26 ± 0.01	7.66 ± 0.67
Inicial	30S 0480639 / 4407331 N	741	230	14.3	8.19 ± 0.09	0.88 ± 0.02	0.33 ± 0.01	7.95 ± 0.40
Intermedia	30T 0425831 / 4465924 N	654	150	31.7	8.08 ± 0.17	0.91 ± 0.06	0.59 ± 0.03	8.99 ± 0.56
Intermedia	30T 0425040 / 4465346 N	654	200	12	8.27 ± 0.09	0.64 ± 0.05	0.65 ± 0.02	6.81 ± 0.75
Intermedia	30T 0425169 / 4465295 N	647	185	18	7.50 ± 0.07	1.51 ± 0.15	0.48 ± 0.04	13.39 ± 1.10
Intermedia	30T 0426869 / 4464296 N	645	220	15	8.33 ± 0.03	0.80 ± 0.07	0.68 ± 0.03	8.23 ± 0.99
Final	30T 0417624 / 4461122 N	715	200	40	7.98 ± 0.2	1.39 ± 0.10	0.87 ± 0.05	14.63 ± 1.08
Final	30T 0424133 / 4469923 N	615	190	10	7.15 ± 0.17	2.44 ± 0.16	0.65 ± 0.04	23.02 ± 1.28
Final	30T 0420701 / 4461715 N	603	250	9.7	7.41 ± 0.15	1.59 ± 0.13	0.79 ± 0.03	15.98 ± 1.17
Final	30T 0423796 / 4464997 N	635	260	22	8.06 ± 0.08	1.26 ± 0.10	0.44 ± 0.03	11.48 ± 0.88
Referencia	30T 0423796 / 4464997 N	623	200	22	7.12 ± 0.03	3.65 ± 0.31	0.40 ± 0.02	31.93 ± 1.25

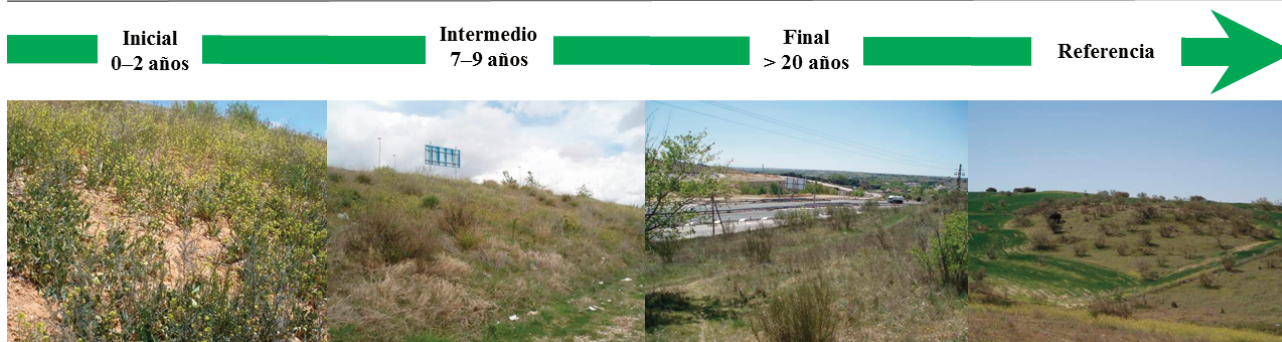


Figura 1. Características de los herbazales de carretera y del ecosistema de referencia estudiados. Los datos de pH, N total, P total y C orgánico del suelo son medias \pm 1 error estándar ($N = 5$). Se incluyen ejemplos de los sitios de estudio a lo largo de la cronosecuencia de sucesión secundaria. Fotografías: P. García-Palacios y S. Soliveres. Figura elaborada a partir de [García-Palacios et al. \(2011a\)](#)

Figure 1. Characteristics of the motorway slopes grasslands studied, and those of the reference ecosystems. pH, total N and P, and organic C (mean \pm SE; $N = 5$). Examples of the study sites are shown across the chronosequence of secondary succession. Pictures: P. García-Palacios y S. Soliveres. Figure derived from [García-Palacios et al. \(2011a\)](#).

minimizada o controlada ([Walker et al. 2010](#)). En este estudio se tomaron las siguientes medidas para minimizar dicha variabilidad: 1) el clima de los taludes fue similar dado su proximidad geográfica, 2) sólo se seleccionaron taludes de terraplén, y por lo tanto sin adición de enmiendas orgánicas para mejorar el suelo ([Matesanz et al. 2006](#)), y 3) el suelo (calcáreo), las dimensiones (mayor de 15 m de ancho y 30 m de largo), la pendiente y la orientación de todos los taludes fue similar ([Fig. 1](#)). Aunque desconocemos si estos taludes han sido revegetados a lo largo del tiempo, el impacto de dichas prácticas en la comunidad de plantas de los taludes es presumiblemente bajo, dado que las difíciles condiciones ambientales de los sistemas Mediterráneos limitan el establecimiento de las especies exóticas utilizadas en las mezclas comerciales de semillas ([Bochet et al. 2007](#)).

Para controlar la variabilidad de factores no relacionados con la edad del sitio, se seleccionaron cuatro taludes en cada estado sucesional ($N = 12$). En cada talud, se seleccionaron aleatoriamente diez cuadrados de 1 x 1 m para el muestreo de la vegetación y los suelos, sumando un total de 120 cuadrados. Además, se muestrearon cinco cuadrados de 1 x 1 m en un ecosistema natural cercano (dehesa de *Retama sphaerocarpa* L.) para poder cuantificar si la sucesión secundaria en estos herbazales de carretera avanza hacia dicho ecosistema de referencia.

Composición de la comunidad de plantas

En mayo de 2009, se determinó la cobertura de todas las especies de plantas vasculares en los cuadrados de 1 x 1 m, y se recogieron muestras de suelo para los análisis posteriores. De aquí, se obtuvo la riqueza, equitatividad (índice de Shannon) y cobertura de especies. La cobertura de costra biológica del suelo (musgos, líquenes y cianobacterias asociados al suelo) se midió en 4 submuestras de suelo dentro de cada cuadrado ([García-Palacios et al. 2011a](#)). El grado de similitud de la composición de plantas vasculares con respecto al ecosistema de referencia también se obtuvo de estos datos, medido como la distancia Bray-Curtis media entre

cada par de cuadrados de muestreo talud-referencia. Antes de obtener la distancia, los datos se transformaron con la raíz cuadrada para reducir la influencia de las especies muy abundantes.

Interacciones planta-planta

Para medir las interacciones planta-planta se utilizaron una serie de estimadores indirectos a partir de los 10 cuadrados de muestreo por cada talud: el porcentaje de interacciones significativas, la importancia de la competencia como determinante del ensamblaje, y el grado de jerarquía en la competencia. Estas medidas son buenos indicadores de interacciones planta-planta relacionadas con el mantenimiento de la biodiversidad ([Bertness y Callaway 1994](#); [Laird y Schamp 2006](#); [Soliveres y Maestre 2014](#); [Soliveres et al. 2015](#)), pero también con la distribución de rasgos funcionales ([Schöb et al. 2012](#); [Maynard et al. 2017](#)) o el intercambio de nutrientes entre plantas y organismos del suelo ([Rodríguez-Echevarría et al. 2013](#)). Por tanto, las interacciones planta-planta podrían funcionar como “acelerantes” del proceso de sucesión secundaria, y acercar de forma más rápida tanto la composición de especies como las características del suelo del sistema degradado a la del ecosistema de referencia ([Gómez-Aparicio 2009](#); [Torroba-Balmori et al. 2015](#)). Para evaluar si los cambios observados se derivaban de cambios en las especies dominantes o cambios en el signo en las interacciones, se calcularon estas tres medidas (proporción interacciones significativas, grado de importancia y jerarquía de la competencia) para i) las especies comunes a la mayoría de los taludes, y ii) para las especies más abundantes de cada talud. Los resultados eran cualitativamente equivalentes y por tanto sólo se presentan aquí los correspondientes a las especies más abundantes de cada talud.

Primero, se evaluó el grado de co-ocurrencia (índice C-score) entre cada par de especies en la parcela, y se comparó su grado de significación estadística utilizando modelos nulos (algoritmo: abundancia por especie fija, número de especies por cuadrado aleatorio, 1000 iteraciones). Para evitar el incremento del error de tipo

El derivado de la realización de múltiples análisis estadísticos, se aplicó una corrección derivada del teorema de Bayes tal y como se implementa en el software *Pairs* (Gotelli y Ulrich 2010). Calculamos el porcentaje de interacciones significativas (C-score > 1.96 = competencia; C-score < -1.96 = facilitación; -1.96 < C-score < 1.96 = interacción no significativa) en proporción al número total de interacciones entre pares posibles.

Segundo, para obtener el grado de importancia de la competencia, así como su grado de jerarquía, se utilizó el software *Transitivity* (Ulrich et al. 2014; Soliveres et al. 2015). Este software utiliza las abundancias observadas en los cuadrados de muestreo (en nuestro caso 10) y, asumiendo que son sus abundancias en equilibrio, i) simula 100 000 matrices de transición (de especies × especies, incluyendo la probabilidad de que una especie desplace a otra), ii) aplica cadenas de Markov a cada una de ellas, y iii) evalúa cuales son más plausibles de reflejar las abundancias observadas. Este método da dos medidas, la primera es la mejor bondad de ajuste (grado de correlación) entre abundancias observadas y simuladas. Como lo único que se modeliza en este proceso es competencia, se asume que la bondad de ajuste (que varía entre 0 y 1) es equivalente a la importancia de la competencia como proceso de ensamblaje de la comunidad (ver Ulrich et al. 2014, ver también críticas en Godoy et al. 2017; Levine et al. 2017). La segunda medida es el grado de falta de jerarquía (o intransitividad) en la competencia, es decir, el número de veces que las especies dominantes son desplazadas por especies -de media- menos competitivas (ver Laird y Schamp 2006; Soliveres et al. 2015 para más detalles). Es importante añadir que, aunque la metodología se ha aplicado en sistemas parecidos (Ulrich et al. 2015), asumir que las abundancias están en equilibrio es especialmente problemático en sistemas en sucesión secundaria activa, como el nuestro. Sin embargo, una violación de dicha asunción se vería reflejada en la bondad de ajuste, y no así en el grado de intransitividad (detalles en Ulrich et al. 2014). Para poder aplicar este método, es necesario tener más cuadrados que especies, por lo que sólo incluimos las 9 especies más abundantes en estos análisis, ya que es entre las especies dominantes (o de abundancia intermedia), pero no entre las más raras, donde se espera que la competencia intransitiva sea un proceso dominante (Soliveres et al. 2015; 2018).

Parámetros físico-químicos y composición de la comunidad microbiana del suelo

Se tomaron tres muestras de suelo en cada cuadrado de 1 m × 1 m utilizando cilindros metálicos (5 cm x 7.5 cm). Dichas muestras de suelo se mezclaron para obtener una muestra compuesta y se tamizaron a 2 mm en el laboratorio. Una parte se congeló inmediatamente a -80 °C hasta los análisis microbiológicos, y la otra parte se secó al aire para la determinación de los parámetros físico-químicos. El fósforo (P) y nitrógeno (N) total del suelo se cuantificó en un Analizador SKALAR San++ (Skalar, Breda, Holanda) después de digestión en ácido sulfúrico. El contenido en carbono (C) orgánico del suelo se cuantificó con el método de Walkley-Black (Nelson y Sommers 1982). El pH del suelo se midió en una disolución 1: 2.5 utilizando un medidor de pH. De estas muestras también se obtuvo la biomasa radicular y el coeficiente C/N.

La diversidad funcional de la comunidad de microorganismos heterótrofos del suelo se analizó con el sistema MicroResp™ (Campbell et al. 2003). Esta técnica se basa en la determinación de perfiles fisiológicos a nivel de comunidad mediante el análisis de las tasas de respiración del suelo ($\mu\text{g CO}_2\text{-C g suelo}^{-1} \text{ h}^{-1}$) expuesto a fuentes de carbono de distinta complejidad. Aquí se utilizaron 14 fuentes de carbono pertenecientes a los siguientes grupos químicos: aminoácidos, carbohidratos, ácidos carboxílicos y ácidos grasos. Los patrones de utilización de dichas fuentes de carbono sirven para identificar comunidades de microorganismos del suelo con distinta habilidad funcional (Oren y Steinberger 2008), y son adecuados para inferir interacciones entre los inputs edáficos de la comunidad de plantas y la respuesta de los microorganismos del suelo (García-Palacios et al. 2011b). Para más detalles metodológicos

referirse a García-Palacios et al. (2011a). De esta información se obtuvo el grado de similitud en la composición funcional de los microorganismos del suelo, calculado como la distancia de Bray-Curtis media entre cada par de cuadrados talud-referencia. Para cada uno de los taludes y edades.

Como medidas funcionales, se estudiaron el grado de resistencia a la erosión, y la capacidad de reciclado de materia orgánica. El grado de resistencia a la erosión se midió utilizando la estabilidad física a corto y medio plazo con el método ASWAT (Field et al. 1997). Este método mide la estabilidad de los agregados del suelo en función de su resistencia a distintos tiempos de inmersión en agua. La medida varía entre 0 y 16, obteniendo una menor puntuación aquellos agregados que no se disgregan al sumergirse en agua, que emiten burbujas de aire (presencia de poros derivados de la actividad biológica) y que muestran una mayor estabilidad estructural y menor dispersión química. La capacidad de reciclado de materia orgánica se obtuvo con la media de las medidas estandarizadas (rango 0-1) de la capacidad de descomposición de los distintos compuestos orgánicos con el método MicroResp anteriormente mencionado (Maestre et al. 2012; Wood et al. 2015). En conjunto, las variables medidas en el suelo son indicadores fundamentales del grado de fertilidad del suelo (Carbono orgánico, N y P total, ratio C/N), su capacidad de retener agua y reciclar nutrientes (C orgánico y media de las medidas del MicroResp), y su capacidad de resistir a la erosión (estabilidad de agregados).

Interacciones planta-suelo

Las interacciones planta-suelo se evaluaron utilizando tres indicadores indirectos, todos ellos basados en la correlación (Pearson, $N=10$) entre alguna medida de plantas (composición y biomasa radicular) y una medida del suelo (contenido de carbono, composición funcional de los microorganismos). La relación entre biomasa radicular o composición vegetal y el C en el suelo indica la *cantidad* de material vegetal que se incorpora en el suelo. Por tanto, una mayor correlación entre estas variables indica una relación más fuerte entre la vegetación y el contenido de C en el suelo. La relación entre composición vegetal y la de los microorganismos es un buen indicador de la *calidad* del material vegetal que se incorpora al suelo. Una relación más fuerte, por tanto, indica que cambios en la composición vegetal determinan la diversidad de compuestos orgánicos, y la capacidad de los microorganismos de degradarlos, que se incorporan en el suelo.

La composición vegetal y de los microorganismos se analizó utilizando el primer eje de un análisis multivariante de coordenadas principales (PCO) aplicado a las abundancias de cada especie (transformado por la raíz cuadrada) en plantas, y al valor obtenido para cada compuesto orgánico (MicroResp) en suelos (Anderson et al. 2008). El primer eje explicaba un 24% y un 83% para plantas y suelo, respectivamente (ver García-Palacios et al. 2011a para más detalles).

Análisis estadísticos

Las seis medidas de interacciones bióticas se clasificaron en interacciones planta-planta (porcentaje de interacciones entre pares significativos, grado de importancia en la competencia, y grado de intransitividad en dicha competencia), y planta-suelo (correlación entre composición de plantas y composición de microorganismos, composición de plantas y C orgánico del suelo, y biomasa de raíces y C orgánico del suelo). La respuesta de todas estas variables a la edad del talud fue analizada mediante un ANOVA de una vía, con tiempo como factor, y la media de los 10 cuadrados de cada talud como variable respuesta ($N=12$). El análisis post-hoc de Tukey se aplicó para determinar los pares de edades (0-2, 7-9 y >20) que diferían de forma significativa.

El grado de acercamiento de cada uno de los atributos de cada talud al ecosistema de referencia se evaluó utilizando el índice Relative Interaction Index (RII; Armas et al. 2004). Dicho índice es una medida estandarizada de la diferencia entre dos valores de

terminados, en este caso la variable (X) en el talud (t) vs la misma variable medida en el sistema de referencia (ref), siguiendo la fórmula $RII = (X_t - X_{ref}) / (X_t + X_{ref})$. Este índice oscila entre -1 (valor de referencia mayor que el del talud) y 1 (valor del talud mayor que el de referencia). Valores cercanos a 0, por tanto, indican escasa diferencia entre talud y referencia y se interpreta como un acercamiento óptimo del ecosistema degradado al de referencia. Se aplicó este índice a las medidas de composición (cobertura de plantas y costra biológica, equitatividad, y riqueza de especies), atributos del suelo (C, N, P, C/N, biomasa radicular y pH), y las funciones de reciclado de materia orgánica y la resistencia a la erosión. Nuevamente, se analizó el RII para cada atributo como variable de respuesta en un ANOVA de una vía con la edad como factor fijo ($N = 12$, 4 por edad). El grado de similaridad en la composición de especies vegetales y microorganismos del suelo (vs el ecosistema de referencia) se analizó de la misma manera, pero sin utilizar el índice RII. Para reducir el número de análisis, se eliminaron todas las variables altamente correlacionadas ($r > 0.7$) con otras. Éstas fueron equitatividad (correlacionada con riqueza), y contenido de N en el suelo (relacionado con C).

Por último, para conocer la relación entre las interacciones bióticas (planta-planta, planta-suelo) y el grado de acercamiento de la composición y el funcionamiento del talud al ecosistema de referencia se utilizaron modelos de ecuaciones estructurales (Grace 2006). En este modelo se evalúan las relaciones entre la edad del talud, las interacciones biológicas y el grado de similaridad y funcionamiento ecosistémico en comparación con el sistema de referencia. Nuestro tamaño muestral era muy limitado para evaluar modelos complejos, así que primero realizamos una simplificación de la estructura del mismo. Primero, se realizó un modelo único para cada una de las cuatro variables de respuesta (similaridad de plantas, de microorganismos, resistencia a la erosión y reciclado de materia orgánica). Segundo, se redujo el número de variables a introducir, seleccionando sólo un indicador para las interacciones entre plantas, y otro para las interacciones planta-suelo. Éstos indicadores fueron los que mayor correlación mostraron con las variables de respuesta (biomasa radicular-C suelo para planta-suelo en todos los casos, y % de interacciones significativas [función] o importancia de la competencia [similaridad] para planta-planta). La riqueza de especies se introdujo en el modelo originalmente, ya que esperábamos que determinara el grado de funcionamiento del ecosistema (Maestre et al. 2012), y a la vez estuviera relacionado con las interacciones biológicas (e.g., Reynolds et al. 2003; Soliveres y Maestre 2014; Soliveres et al. 2015). Sin embargo, la riqueza no presentó relaciones significativas o fuertes ni con las interacciones biológicas ni con el funcionamiento en nuestro caso, y sólo aumentó levemente la variabilidad explicada (max. 7%). Por tanto, se eliminó este predictor de los análisis finales para simplificar el modelo y el número de parámetros a evaluar. Para los análisis multivariantes se utilizó PERMANOVA para PRIMER (PRIMER-E Limited, Plymouth Marine Laboratory, UK; Anderson et al. 2008). Los análisis SEM se realizaron con AMOS Software Version 18 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). Para el resto de análisis estadísticos se utilizó SPSS versión 25 (IBM Statistics).

Resultados

Evolución de las interacciones biológicas con el tiempo

De media encontramos que un 3% de las interacciones entre pares evaluadas diferían significativamente de lo que sería esperable por azar, valores muy similares a los encontrados en el talud de referencia (2.99%). El porcentaje de las interacciones entre pares que resultaron significativas descendió con el tiempo, siendo de 4.7% en taludes de 0-2 años, y de 1.6% en taludes de > 20 años ($F_{2,11} = 3.7$; $P < 0.07$; Fig. 2). En general, encontramos más interacciones competitivas (3.2%, 2.5% y 1.2% para taludes de 0-2, 7-9 y > 20 años, respectivamente) que facilitativas (1.4%, 0.5% y 0.4%). Al igual que la tendencia general, las interacciones positivas se volvieron menos frecuentes con el tiempo ($F_{2,11} = 5.5$; $P < 0.05$), mientras

que las competitivas se mantuvieron estables ($F_{2,11} = 1.5$; $P = 0.27$). El grado de importancia de la competencia como determinante del ensamblaje de las especies más abundantes implica que el 60% de los cambios en la abundancia de estas especies fueron determinados por las interacciones entre plantas. Esta elevada importancia de la competencia contrasta parcialmente con el bajo porcentaje de interacciones competitivas entre pares, aunque podría explicarse porque las interacciones competitivas significativas incluían especies muy abundantes en los taludes estudiados (e.g., *Hirschfeldia incana* vs *Avena fatua*; C-score = 5.7; *Papaver rhoeas* vs *Bromus tectorum*; C-score = 4.5; *Hordeum murinum* vs *Centaurea melitensis*; C-score = 3.4). Consistentemente con la falta de respuesta temporal de las interacciones competitivas entre pares, la importancia de la competencia se mantuvo relativamente constante con el tiempo, viéndose sólo afectada por la edad del talud de forma marginalmente significativa ($P < 0.1$), reduciéndose en los taludes de 7-9 años. La competencia fue generalmente jerárquica (nivel de intransitividad cercano a 0.05) y, aunque esta jerarquía disminuyó levemente con la edad del talud, éstas diferencias no fueron significativas.

Las interacciones planta-suelo mostraron respuestas contrastadas a lo largo de la cronosecuencia. Aquellas interacciones considerando la composición vegetal (composición-C, y composición-composición microorganismos) no variaron de forma significativa con la edad. Estas relaciones fueron en general bastante bajas, e incluso negativas (oscilando entre coeficientes de correlación de entre 0 y -0.2). Sin embargo, la correlación entre biomasa radicular y C en el suelo pasó de negativa en los taludes más jóvenes (0-2 años) a positiva en los más maduros (> 7 años; Fig. 2).

Grado de similaridad con el ecosistema de referencia

El 50% de las variables analizadas, incluyendo variables en todas las categorías (composición, atributos del suelo, y funciones del suelo) se acercaron de forma significativa al ecosistema de referencia a medida que la edad del talud avanzaba (Fig. 3). Generalmente, estos avances se registraron sobre todo en los primeros años de la sucesión (entre 0-2 y 7-9 años) con ninguna diferencia en los índices RII entre los taludes de más de 7 años.

Las variables que más se acercaron al ecosistema de referencia (RII cercano a 0) fueron la cobertura vegetal (Fig. 3A), la similaridad en la composición funcional de los microorganismos del suelo (Fig. 3C), y algunos atributos del suelo (pH, P, C/N y resistencia a la erosión; Figs. 3B, D). La riqueza y similaridad en especies vegetales, así como la capacidad de reciclado de materia orgánica y la biomasa radicular también aumentaron de forma significativa con la edad del talud. Sin embargo, estas variables quedaron muy por debajo del ecosistema de referencia incluso >20 años después de la construcción de la carretera (Fig. 3).

Efectos directos e indirectos de la edad del talud sobre su grado de similaridad y funcionamiento en comparación con el ecosistema de referencia

A pesar de su sencillez, nuestros SEMs explicaron entre el 46% y el 73% de la variabilidad en las cuatro medidas de similaridad y funcionamiento estudiadas (Fig. 4). En consonancia con los resultados anteriores, la edad del talud tuvo un fuerte efecto en todas las variables. Parte de estos efectos, sin embargo, fueron mediados por las interacciones planta-suelo (en concreto la correlación entre biomasa radicular y C en el suelo). Las interacciones planta-suelo tuvieron un efecto directo comparable al de la edad del talud para las dos variables de funcionamiento y la similaridad de la composición del suelo, no así para el grado de similaridad entre la composición de plantas de los taludes y el ecosistema de referencia. Las interacciones entre plantas, sin embargo, no mostraron una relación significativa con ninguna de las variables de similaridad o funcionamiento incluidas, mostrando efectos mucho más débiles que la edad o las interacciones planta-suelo, y en ningún caso significativos.

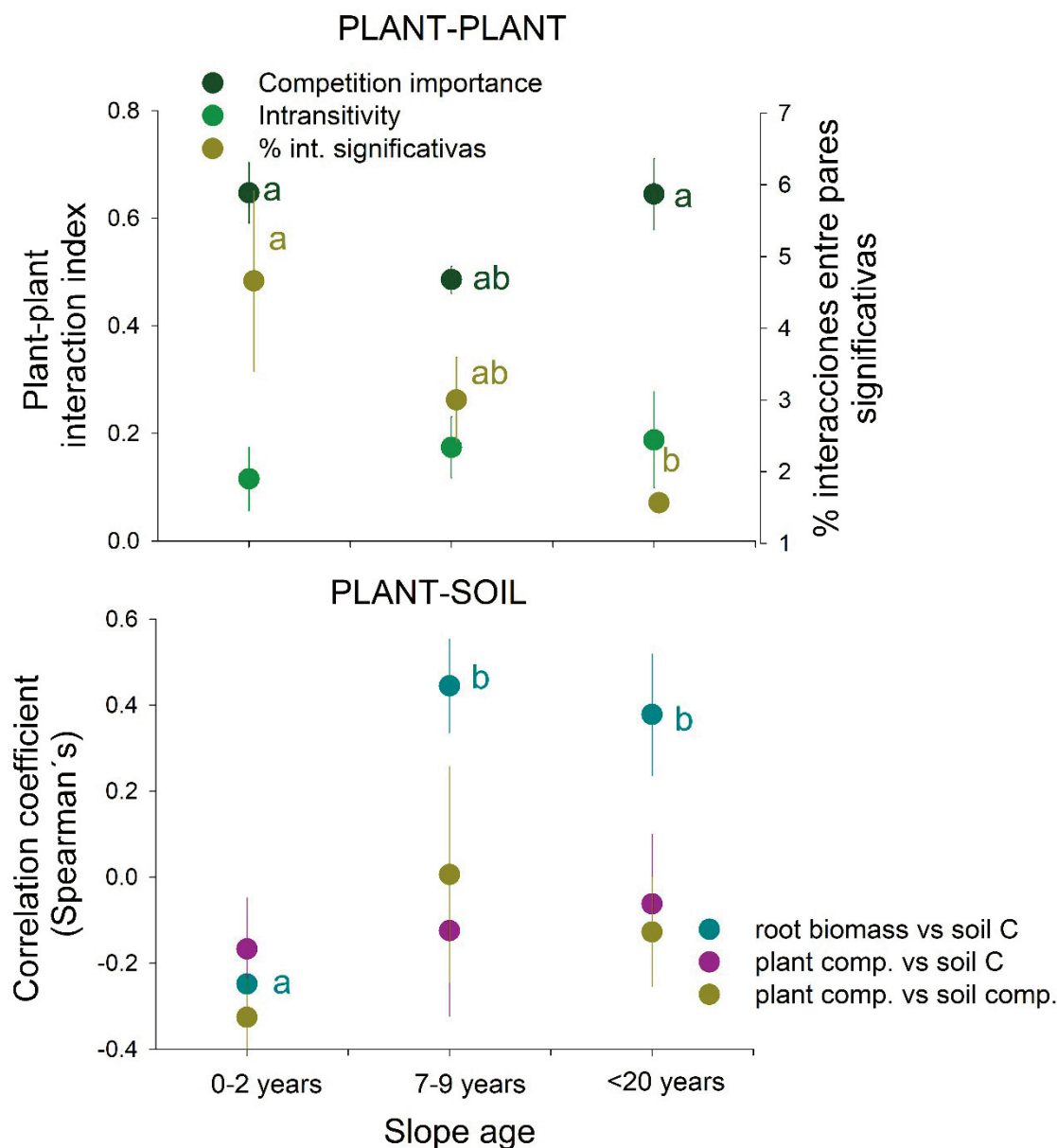


Figura 2. Evolución en el tiempo de las interacciones planta-planta (arriba) y planta-suelo (abajo, se muestra media \pm SE, $N = 4$). Las relaciones planta-planta incluyen el porcentaje de interacciones entre pares de especies que son significativas (valores en el eje derecho), el grado de importancia de esa competencia para determinar la abundancia de las especies, y el grado de intransitividad observado. Las relaciones planta-suelo se evaluaron con el coeficiente de correlación de Spearman para los siguientes pares de atributos (biomasa de raíces vs contenido de C en el suelo, índice de composición [PCO] de las especies de plantas vs contenido de C en el suelo, e índice de composición de las especies de plantas vs índice de composición funcional de los microorganismos del suelo, obtenido de las 14 variables de MicroRespTM). El coeficiente de correlación se obtuvo utilizando los 10 cuadrados medidos en cada talud. Diferencias significativas en respuesta a la edad del talud (ANOVA de una vía, análisis post-hoc de Tukey) se muestran con letras. En el caso de la importancia de la competencia, dichas diferencias fueron marginalmente significativas ($P = 0.092$).

Figure 2. Plant-plant (top) and plant-soil (bottom) interactions change through time (mean \pm SE, $N = 4$). Plant-plant interactions include the proportion of pairwise interactions that are significant, the degree of importance of competition as a community assembly process, and the level of intransitivity observed. Plant-soil interactions were addressed with Spearman's correlation coefficients between the following pairs: root biomass vs soil organic C, plant composition vs soil organic C, and plant composition vs soil microbi composition (as measured from the 14 variables used in MicroRespTM). The correlation coefficient was calculated from the 10 quadrats within each slope. Significant differences to slope age (one-way ANOVA) are shown with different letters. For competition importance these were marginally significant ($P = 0.092$).

Discusión

Evolución de las interacciones biológicas con el tiempo y sus efectos sobre el grado de similaridad y funcionamiento en comparación con el ecosistema de referencia

En contraste con nuestra primera hipótesis, las interacciones entre plantas no se volvieron más fuertes con el tiempo. De hecho, el porcentaje de interacciones significativas (principalmente las facilitativas) disminuyó con la edad del talud. En todos los taludes se registraron niveles similares de proporción de interacciones competitivas, importancia de la competencia como factor de ensamblaje de las comunidades estudiadas, o su grado de jerarquía. Las interacciones facilitativas que se observan en nuestra cronosecuencia está en consonancia con otros estudios en laderas degradadas (e.g., [Torroba-Balmori et al. 2015](#)). Entre las interacciones significativas, dominaron aquellas competitivas, lo que se puede explicar por la dominancia de herbáceas, y niveles poco limitantes de agua y nutrientes, a juzgar por las elevadas coberturas registradas (> 60% en todos los casos). En estas circunstancias es esperable que las mejoras en las propiedades del suelo o el sombreado no compensen la competencia entre especies ([Gómez-Aparicio 2009](#); [Maestre et al. 2009](#); [Holmgren y Scheffer 2010](#)). Además, la proporción de interacciones positivas disminuyó con el tiempo, por lo que nuestros resultados parecen sugerir un “arresto” de la sucesión por las especies que se establecen en primer lugar y que parecen auto-facilitarse ([Moreno de las Heras et al. 2008](#)). En nuestro caso, sólo 2 de las 46 interacciones incluyendo a *Retama sphaerocarpa*, la especie más característica del ecosistema de referencia, fueron positivas (en asociación con *Avena barbata* y *Bromus tectorum*). Esta baja proporción de interacciones positivas indica escasas probabilidades para esta especie de ser facilitada por las herbáceas características de la vegetación de talud ([Soliveres et al. 2013](#)) y de las interacciones facilitativas de funcionar como acelerante de la sucesión secundaria en nuestro caso. Estos resultados contrastan con otros estudios que sugieren el uso de las interacciones facilitativas como acelerantes del proceso de sucesión secundaria, sobre todo en cuanto al establecimiento de leñosas con mayor tolerancia a la sombra ([Gómez-Aparicio et al. 2004](#); [Torroba-Balmori et al. 2015](#)).

En general, parece ser que sólo una minoría de las posibles interacciones entre pares de especies es significativa o relevante ecológicamente ([Gotelli y Ulrich 2010](#)). Tal es el caso en nuestro estudio, en que una media de sólo un 3% de las posibles interacciones entre pares resultaron significativas. Quizás debido a esta escasa proporción de interacciones significativas, o al hecho de que se consideran aquí principalmente procesos del suelo, no encontramos una relación entre cambios en las interacciones entre plantas y el funcionamiento de las comunidades asociadas a taludes de carretera, o la similaridad entre su composición y la del ecosistema de referencia. Estudios previos han encontrado igualmente un papel residual de las interacciones planta-planta en el funcionamiento ecosistémico ([Mitchell et al. 2009](#); [Maestre et al. 2010](#)). En ecosistemas con menor cobertura, es el efecto de estas interacciones en la generación de grandes manchas de vegetación el que parece jugar un papel más importante en el funcionamiento ecosistémico ([Berdugo et al. 2017](#)). Sin embargo, las elevadas coberturas registradas en nuestros terraplenes, junto con la escasez de interacciones positivas, explicaría la falta de relación entre las interacciones planta-planta medidas aquí, y el funcionamiento ecosistémico. Más sorprendente es la escasa relación entre las interacciones planta-planta y la riqueza o similaridad en la composición de la vegetación con el ecosistema de referencia. Aunque esto último puede explicarse por la escasa tolerancia a la sombra de *Retama sphaerocarpa*, y también a que factores distintos a las interacciones entre plantas, como la cercanía a fuentes de semillas ([Bochet y García-Fayos 2004](#); [García-Palacios et al. 2011a](#)) parecen ser, en nuestro caso, los que determinan el grado de similaridad entre las comunidades de talud y el ecosistema de referencia. Otra explicación para la escasa importancia que tienen las interacciones entre plantas en

nuestros resultados es que éstas fueron estimadas mediante aproximaciones observacionales, y en algunos casos sólo para las especies dominantes. Esto podría haber disminuido la influencia de dichas interacciones sobre la composición o funcionamiento del ecosistema.

Las interacciones estudiadas fueron altamente jerárquicas (con una especie dominante sobre las demás, una subordinada dominante sobre las demás menos la primera, etc). Estos resultados concuerdan con el único estudio que conocemos evaluando la jerarquía competitiva en ecosistemas en recuperación ([Ulrich et al. 2015](#)), aunque en condiciones más húmedas y un menor tiempo, y también entre especies anuales creciendo en medios semiáridos ([Godoy et al. 2017](#)). Teóricamente, unas condiciones más secas, como las de nuestro estudio, deberían generar una mayor heterogeneidad y favorecer la competencia intransitiva ([Soliveres et al. 2015](#)). Sin embargo, esto no fue así, quizás por las mejores condiciones encontradas en terraplenes en comparación con desmontes ([Bochet y García-Fayos 2004](#); [González-Alday et al. 2008](#)). Medidas de restauración activa que fomenten el establecimiento de especies leñosas (ya sea aclareos para las especies menos tolerantes a la sombra, o el fomento de interacciones facilitativas para las más) y competencias menos jerárquicas podrían tener efectos muy positivos en la recuperación de la diversidad vegetal, así como un mayor parecido a la composición del ecosistema de referencia. Nuestros resultados muestran que tanto la cobertura como algunos atributos importantes del suelo se recuperan pocos años (~7) después del comienzo de la sucesión secundaria ([Fig. 3](#)), con lo que el establecimiento de nuevas especies podría ser más factible a partir de ese momento. Por tanto, una medida de restauración efectiva para acelerar el proceso de recuperación podría ser el introducir especies leñosas pertenecientes al ecosistema de referencia, y generar una mayor heterogeneidad (e.g., aclareos) a partir de 5-10 años desde la construcción del desmonte para fomentar estos procesos.

Contrariamente a las interacciones planta-planta, las interacciones planta-suelo sí que respondieron al tiempo, aunque no todas. En consonancia con otras cronosecuencias, la relación entre la composición vegetal y la de los organismos del suelo resultó bastante débil e incluso negativa ([Schrama et al. 2017](#); [Delgado-Baquerizo et al. 2019](#)). La composición vegetal es un factor importante en estadios tempranos de la sucesión secundaria ([García-Palacios et al. 2011b](#)). Sin embargo, los microorganismos del suelo en sistemas más maduros dependen más de la cobertura o composición funcional ([De Vries et al. 2012](#); [Delgado-Baquerizo et al. 2019](#)), o de la acumulación de materia orgánica en el suelo ([Schrama et al. 2017](#)), que de la composición florística de las plantas. Por tanto, y en consonancia con estos estudios previos, nuestros resultados claramente muestran que utilizar la composición florística para inferir estas interacciones no es efectivo a lo largo de periodos de tiempo extensos. Al intentar evaluar la relación entre la composición funcional de la vegetación y los atributos del suelo, y a pesar del gran esfuerzo invertido en los últimos años en la medida de rasgos funcionales en plantas, encontramos que no existe información disponible para muchas de las especies características de los ecosistemas asociados a taludes de carretera (menos del 20% de nuestras especies están en TRY, la base de datos sobre rasgos funcionales más extensa y utilizada; [Kattge et al. 2011](#)). Esto enfatiza un hueco en nuestro entendimiento en la ecología funcional de sistemas antropogénicos que merece un estudio más detallado (ver también [Laughlin et al. 2017](#)), ya que la estructura funcional de la vegetación puede ayudarnos a entender mejor la recuperación de ecosistemas degradados, así como el establecimiento de interacciones bióticas de gran interés para la recuperación de su funcionamiento ([Alday et al. 2011](#); [Laughlin et al. 2017](#); [Zirbel et al. 2017](#)).

La acumulación de materia orgánica en el suelo parece un proceso fundamental para explicar la relación más fuerte y positiva que encontramos entre la biomasa radicular y el carbono orgánico con el tiempo ([Fig. 2](#)), y la correlación positiva entre esta relación y la habilidad de los microorganismos para degradar distintas fuen-

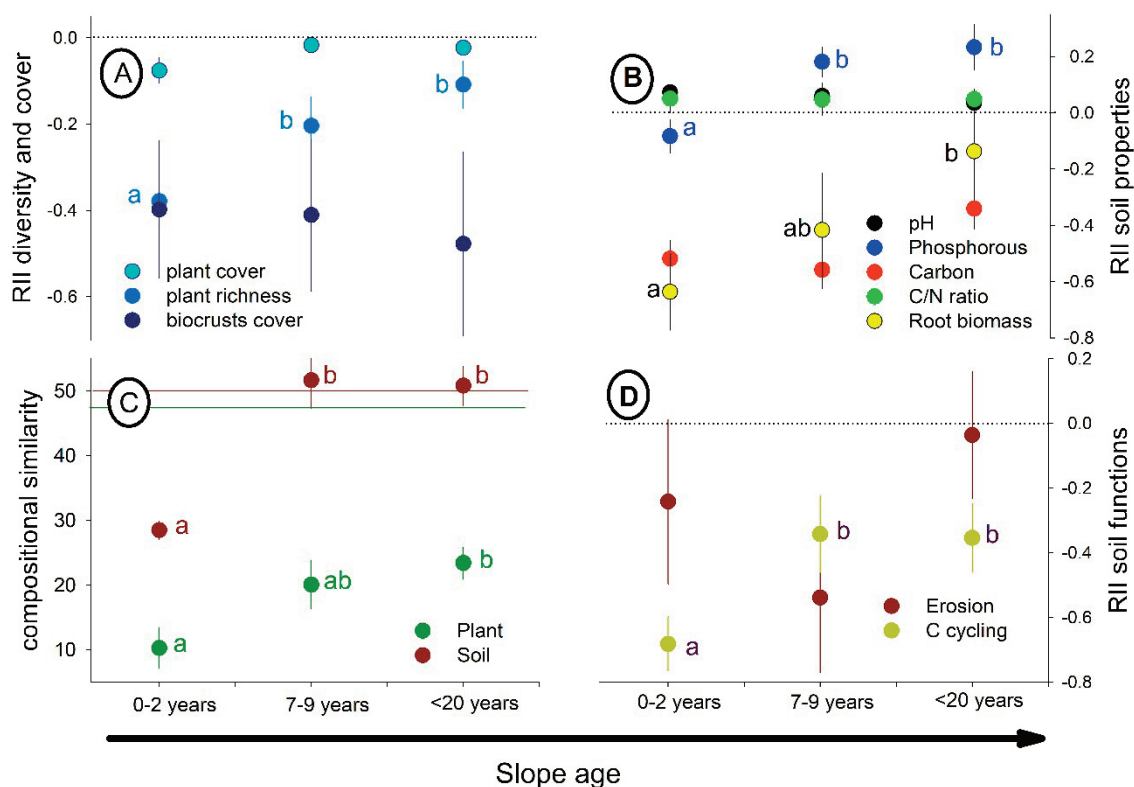


Figura 3. Evolución en el tiempo de la relación entre los atributos medidos en cada talud y aquellos en el ecosistema de referencia evaluados utilizando el índice RII (talud-referencia/ talud+referencia, se muestra media \pm SE, $N = 4$). Valores por encima de 0 muestran valores más altos que aquellos registrados en el sistema de referencia, mientras que valores negativos indican lo contrario. Los atributos han sido divididos en **A)** composición (número de especies de plantas, cobertura de plantas y cobertura de costra biológica del suelo), **B)** propiedades del suelo (pH, contenido de P total, contenido de C orgánico, ratio entre carbono y nitrógeno, y biomasa de raíces) y **D)** funcionamiento (resistencia a la erosión medida con estabilidad de agregados, y capacidad de degradar C [media de degradación de 14 compuestos utilizando MicroRespTM]). El panel **C)** muestra el grado de similitud (Bray-Curtis) entre cada talud y las 5 parcelas muestreadas en el ecosistema de referencia. Para ayudar a interpretar la gráfica, se muestran con líneas los grados de similitud entre las distintas parcelas del ecosistema de referencia. Diferencias significativas en respuesta a la edad del talud (ANOVA de una vía, análisis post-hoc de Tukey) se muestran con letras.

Figura 3. Changes across time of the ecosystem attributes measured at each slope in comparison to those measured in the reference ecosystem using the RII index (slope – reference/slope + reference; mean \pm SE, $N = 4$). Positive and negative values show higher or lower values in the slope than in the reference, respectively. Attributes are categorised as **A)** composition (plant species richness, plant cover, biocrust cover), **B)** soil properties (pH, organic C, total P, C/N ratio and root biomass), **D)** ecosystem functioning measures (resistance to erosion and C cycling), and **C)** similarity between plants and microbes to the reference ecosystem. To aid interpretation of this last panel, we show the degree of similarity within the reference ecosystem as a line. Significant differences to slope age (one-way ANOVA) are shown with different letters.

tes de materia orgánica (Fig. 4). En otras palabras, se necesita tiempo para que la disponibilidad de nutrientes llegue a unos mínimos en estos sistemas degradados, de forma que las interacciones planta-suelo se vuelvan efectivas y éstos organismos más diversos y eficientes (Bauer et al. 2017; Schrama et al. 2017). Al igual que con las interacciones planta-planta, ciertas actuaciones de restauración podrían acelerar la recuperación de las interacciones planta-suelo, o evitar la retención de esta recuperación en estadios medios de la sucesión secundaria (7-9 años a >20 años; Figs. 2 y 3B, D). La adición de suelo procedente de ecosistemas naturales acelera la recuperación de la cobertura y diversidad vegetal (Tormo et al. 2007; Peco et al. 2017), así como el establecimiento de interacciones entre las plantas y los microorganismos del suelo, y su eficiencia en la captura de carbono (Bauer et al. 2017; Morriën et al. 2017).

Grado de similitud con el ecosistema de referencia

Muy pocos estudios muestran la evolución de atributos del ecosistema diferentes de la composición florística a lo largo del tiempo en ecosistemas degradados (Moreno de las Heras et al. 2008; García-Palacios et al. 2011a). En general, y al contrario de nuestra hipótesis inicial, nuestros resultados muestran una mayor recuperación de los atributos del suelo (composición funcional, pH y nutrientes) que aquellos relacionados con la composición florística o el funcionamiento ecosistémico, aunque estos patrones pueden

variar dependiendo del sitio evaluado (diferencias entre el sur y centro de la Península Ibérica mostrados en García-Palacios et al. 2011a). A excepción de la cobertura vegetal, que se recupera rápidamente en terraplenes (Bochet y García-Fayos 2004; González-Alday et al. 2008), tanto la cobertura de costra biológica, como la similitud en composición e incluso la riqueza de especies, no llegaron a los niveles observados en el ecosistema de referencia ni siquiera 20 años después del comienzo de la sucesión secundaria. Esta recuperación puede ser incluso más lenta en laderas de solana, suelos menos fértiles o pendientes más pronunciadas (Bochet y García-Fayos 2004; Moreno de las Heras et al. 2008). Sin embargo, la composición funcional de los microorganismos del suelo registró niveles similares a los del ecosistema de referencia en taludes de 7-9 años, de forma similar al P, la relación C/N o el pH, todas ellas importantes para el correcto funcionamiento de ecosistemas semiáridos (Delgado-Baquerizo et al. 2013). El contenido de carbono orgánico, sin embargo, permaneció un 40% más bajo incluso en los taludes de mayor edad que en el ecosistema de referencia (Fig. 3B). Este último resultado enfatiza, por un lado, que el incremento de la materia orgánica en el suelo, y de las interacciones asociadas a éste, pueden llevar mucho tiempo (y una “deuda de restauración” muy elevada; Moreno-Mateos et al. 2015). Por otro lado, enfatiza el potencial de un manejo adecuado de éstos ecosistemas degradados como una herramienta efectiva para aumentar el secuestro de CO₂ atmosférico, dada su extensión y cercanía a una importante fuente de emisión (el tráfico rodado).

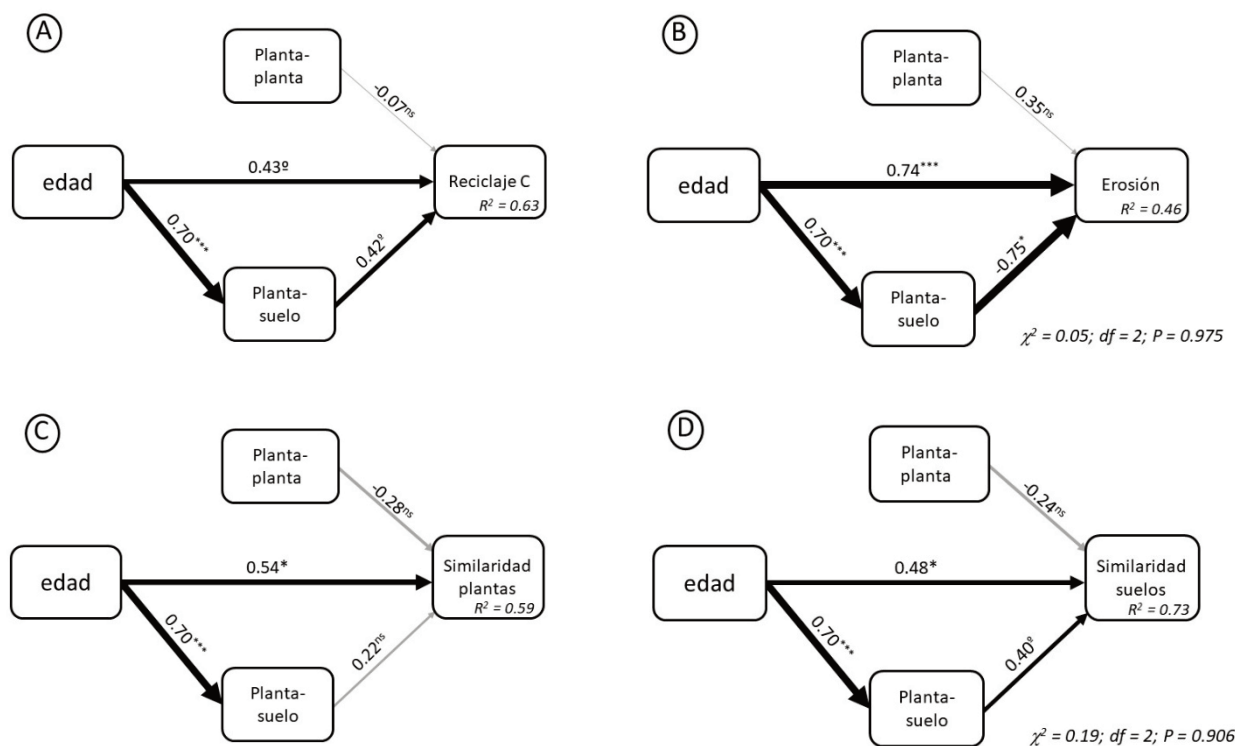


Figura 4. Relación entre las interacciones bióticas y el funcionamiento del ecosistema (A, B) y la similitud (distancia Bray-Curtis) de su composición con respecto al sistema de referencia (C, D). Se presentan modelos de ecuaciones estructurales con un indicador de interacciones planta-planta (porcentaje de interacciones competitivas para funciones, e importancia de la competencia para similitud), y un indicador de interacciones planta-suelo (relación entre biomasa de raíces y contenido de carbono en el suelo). R² de la variable de interés se muestra en cada modelo, así como su ajuste final (nótese que es el mismo para A y B, y para C y D). Las flechas son proporcionales al tamaño del efecto, en negro las estadísticamente significativas y en gris las no-significativas. ***P < 0.001, **P < 0.01, *P < 0.05, °P < 0.1.

Figure 4. Relationship between biotic interactions and ecosystem functioning (A, B) and the degree of compositional similarity (Bray-Curtis distance) with the reference ecosystem (C, D). We show Structural Equation Models with one indicator for plant-plant and one for plant-soil interactions. We used proportion of significant pairwise interactions (function) and competition importance (similarity) as indicator for plant-plant interactions, and root biomass-soil C relationship as an indicator for plant-soil interactions. R² of each variable of interest is shown, together with the goodness-of-fit (the same for A,B and for C,D). Arrows' size are proportional to path coefficients, with black for those that are statistically significant, and grey for those that are not. ***P < 0.001, **P < 0.01, *P < 0.05, °P < 0.1.

Independientemente de la variabilidad en las tasas de recuperación entre atributos del ecosistema, cuyo interés convendría ponderar según los resultados deseables en cada caso, nuestros resultados muestran claramente un enlentecimiento en la recuperación a partir de estadios intermedios de la sucesión. Como comentamos más arriba, para evitar este enlentecimiento, convendría aplicar técnicas de restauración destinadas a recuperar los procesos ecológicos interrumpidos a medio plazo (5-10 años desde la construcción). Más concretamente, actuaciones destinadas a reforzar el establecimiento de leñosas, y las interacciones entre éstas y el suelo, podrían ayudar a una recuperación completa del ecosistema degradado.

Conclusiones

En este estudio presentamos una de las primeras evaluaciones de cambios en las interacciones planta-planta y planta-suelo a lo largo de una cronosecuencia de recuperación de ecosistemas degradados. Nuestros resultados muestran que las interacciones planta-planta cambian menos a lo largo del tiempo que las planta-suelo, siendo estas primeras predominantemente facilitativas y jerárquicas (cuando competitivas). También mostramos que las interacciones planta-suelo relacionadas con la composición vegetal son menos sensibles a cambios en el tiempo, y menos relevantes para las variables funcionales consideradas. La mayoría de cambios en el sistema se da en los primeros años de recuperación (entre 2 y 7 años), con recuperaciones muy elevadas en la cobertura vegetal, el contenido de P en el suelo o la similitud en la composición fun-

cional de los microorganismos, jugando las interacciones planta-suelo un papel importante en este grado de recuperación. Nuestros resultados también muestran que la similitud en la composición y las variables funcionales son más lentas en recuperarse que aquellas asociadas a la cobertura y diversidad vegetal, o a los atributos físico-químicos del suelo. Nuestros resultados proveen una visión completa del grado de recuperación de ecosistemas antropogénicos con el tiempo, subrayan la importancia de las interacciones planta-suelo en esta recuperación, e indican qué atributos son más rápidos en recuperar los niveles del ecosistema de referencia.

Referencias

- Alday, J.G., Pallavicini, Y., Marrs, R.H., Martínez-Ruiz, C. 2011. Functional groups and dispersal strategies as guides for predicting vegetation dynamics on reclaimed mines. *Plant Ecology* 212: 1759-1775.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E: Plymouth, Reino Unido.
- Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85: 2682-2686.
- Bauer, J.T., Blumenthal, N., Miller, A.J., Ferguson, J.K., Reynolds, H.L. 2017. Effects of between-site variation in soil microbial communities and plant-soil feedbacks on the productivity and composition of plant communities. *Journal of Applied Ecology* 54: 1028-1039.
- Berdugo, M., Kéfi, S., Soliveres, S., Maestre, F.T. 2017. Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. *Nature Ecology and Evolution* 1: 0003

- Bertness, M.D., Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bochet, E., García-Fayos, P. 2004. Factors Controlling Vegetation Establishment and Water Erosion on Motorway Slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12: 166-174.
- Bochet, E., García-Fayos, P., Tormo, J. 2007. Roadslope revegetation in semiarid Mediterranean environments. Part I: Seed dispersal and spontaneous colonization. *Restoration Ecology* 15: 88-96.
- Bronstein, J.L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160-170
- Campbell, C.D., Chapman, S.J., Cameron, C.M., Davidson, M.S., Potts, J.M. 2003. A rapid microtiter plate method to measure carbon dioxide evolved from carbon substrate amendments so as to determine the physiological profiles of soil microbial communities by using whole soil. *Applied y Environmental Microbiology* 69: 3593-3599.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V.M., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F.M., Rojo, L. 2011. The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of Arid Environments* 75: 1377-1384.
- de la Peña, E. 2009. Effect of soil biota on aboveground plant-insect interactions. *Ecosistemas* 182:64-78.
- Delgado-Baquerizo M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitán, J.J., Encinar, M., Berdugo, M., Campbell, C.D., Singh, B.K. 2016. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature communications* 7: 10541.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Gallardo, A., Bowker, M.A., Wallenstein, M.D., Quero, J.L., et al. 2013. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature* 502: 672-676.
- Delgado-Baquerizo, M., Bardgett, R.D., Vitousek, P.M., Maestre, F.T., Williams, M.A., Eldridge, D., et al. 2019. Changes in belowground biodiversity during ecosystem development. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 116: 6891-6896.
- de Vries, F.T., Liiri, M.E., Bjornlund, L., Bowker, M.A., Christensen, S., Setälä, H.M., Bardgett, R.D. 2012. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nature climate change* 2: 276-280.
- Field, D.J., McKenzie, D.C., Koppia, A.J. 1997. Development of an improved Vertisol stability test for SOILpak. *Australian Journal of Soil Research* 35: 843-852.
- Forman, R.T.T., Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 29: 207-231.
- García-Palacios, P., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Soliveres, S., Valladares, F., Papadopoulos, J., Escudero, A. 2011a. Ecosystem development in roadside grasslands: biotic control, plant-soil interactions and dispersal limitations. *Ecological Applications* 21: 2806-2821.
- García-Palacios, P., Bowker, M.A., Chapman, S.J., Maestre, F.T., Soliveres, S., Gallardo, A., Valladares, F., Guerrero, C., Escudero, A. 2011b. Early-successional vegetation changes after roadside prairie restoration modify processes related with soil functioning by changing microbial functional diversity. *Soil Biology y Biochemistry* 43: 1245-1253.
- García-Palacios, P., McKie, B.G., Handa, I.T., Frainer, A., Hättenschwiler, S. 2016. The importance of litter traits and decomposers for litter decomposition: a comparison of aquatic and terrestrial ecosystems within and across biomes. *Functional Ecology* 30: 819-829
- Godoy, O., Stouffer, D.B., Kraft, N.J.B., Levine, J.M. 2017. Intransitivity is infrequent and fails to promote annual plant coexistence without pairwise niche differences. *Ecology* 98: 1193-1200.
- Gómez-Aparicio, L. 2009. The role of facilitative interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1202-1214.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- González-Alday, J., Marrs, R.H., Martínez-Ruiz, C. 2008. The influence of aspect on the early growth dynamics of hydroseeded species in coal reclamation areas. *Applied Vegetation Science* 11: 405-412
- Gotelli, N.J., Ulrich, W. 2010. The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia* 162:463-77
- Grace, J.B. 2006. *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Henriksson, A., Wardle, D.A., Trygg, J., Dieh, S., Englund, G. 2016. Strong invaders are strong defenders – implications for the resistance of invaded communities. *Ecology letters* 19: 487-494.
- Holmgren, M., Scheffer, M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98: 1269-1275.
- Johnson, C.A., Bronstein, J. 2019. Coexistence and competitive exclusion in mutualism. *Ecology* 100(6): e02708.
- Jorba, M., Vallejo, R. 2008. The ecological restoration of quarries: a case with application of organic amendment and irrigation. *Ecosistemas* 173:119-132.;
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., et al. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.
- Laird, R., Schamp, B.S. 2006. Competitive intransitivity promotes species coexistence. *The American Naturalist* 168: 182-193.
- Laughlin, D.C., Strahan, R.T., Moore, M.M., Fulé, P.Z., Huffman, D.W., Wallace Covington, W. 2017. The hierarchy of predictability in ecological restoration: are vegetation structure and functional diversity more predictable than community composition?. *Journal of Applied Ecology* 54: 1058-1069.
- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B., Allesina, S. 2017. Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature* 546: 56-64.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Escolar, C., Puche, M.D., Soliveres, S., Mouro, S., García-Palacios, P., Castillo-Monroy, A.P., Martínez, I., Escudero, A. 2010. Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along abiotic stress gradients? Insights from semi-arid Mediterranean plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2057-2070
- 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
- Matesanz, S., Valladares, F., Tena, D., Costa-Tenorio, M., Bote, D. 2006. Early dynamics of plant communities on revegetated motorway slopes from southern Spain: Is hydroseeding always needed? *Restoration Ecology* 14: 297-307.
- Maynard, D.S., Bradford, M.A., Lindner, D.L., van Diepen, L.T.A., Frey, S.D., Crowther, T. 2017. Diversity begets diversity in competition for space. *Nature Ecology and Evolution* 1 0156, 1-8.
- Mitchell, M.G.E., Cahill, J.F., Hilk, D.S 2009. Plant interactions are unimportant in a subarctic-alpine plant community. *Ecology* 90: 2360-2367.
- Moora, M., Zobel, M. 2010. *Arbuscular mycorrhizae and plant-plant interactions*. In: Pugnaire F.I ed Positive plant interactions and community dynamics. CRC Press, Londres, Reino Unido. pp 79-98.
- Moreno de las Heras, M., Nicolau, J.M., Espigares, T. 2008. Vegetation succession in reclaimed coal-mining slopes in a Mediterranean-dry environment. *Ecological engineering* 34: 168-178.
- Moreno-Mateos, D., Barbier, E.B., Jones, P.C., Jones, H.P., Aronson, J., López-López, J.A., McCrackin, M.L., Meli, P., Montoya, D., Rey-Benayas, J.M. 2015. Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt. *Nature Communications* 8: 14163
- Morriën, E., Hannula, S.E., Snoek, L. B., Helmsing, N.R., Zweepers, H., de Hollander, M., et al. 2017. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications* 8: 14349.
- Nelson, D.W., Sommers, L.E. 1982. *Total carbon, organic carbon and organic matter*. In Page, A.L., Miller, R.H., Keeney, D.R. Methods of Soil analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties. Pages 539-577, American Society of Agronomy, Madison, Estados Unidos.
- Oren, A., Steinberger, Y. 2008. Catabolic profiles of soil fungal communities along a geographic climatic gradient in Israel. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2578-2587.
- Peco, B., Rivera, D., García-Palacios, P., Jauregui, B.M. 2017. Is manure an alternative to topsoil in road embankment restoration? *PLoS ONE* 123: e0174622.
- Reynolds, H.L., Packer, A., Bever, J.D., Clay, K. 2003. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* 84: 2281-2291.
- Rodríguez-Echevarría, S., Armas, C., Pistón, N.m Hortal, S., Pugnaire, F.I. 2013. A role for below-ground biota in plant-plant facilitation. *Journal of Ecology* 101: 1420-1428.

- Ruiz-Jaen, M.C., Aide, T.M. 2005. Restoration Success: How Is It Being Measured? *Restoration ecology* 13: 569-577.
- Schöb, C., Butterfield, B.J., Pugnaire, F.I. 2012. Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* 196: 824-834.
- Schrama, M., van der Plas, F., Berg, M.P., Olf, H. 2017. Decoupled diversity dynamics in green and brown webs during primary succession in a salt-marsh. *Journal of Animal Ecology* 86:158-169.
- SER Society for Ecological Restoration International Science y Policy Working Group. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration* available from <http://www.ser.org> accessed in July 2005. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Estados Unidos.
- Soliveres, S., Maestre, F.T. 2014. Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 154-163.
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Escudero, A., García-Palacios, P., Valladares, F., Castillo-Monroy, A.P. 2013. Changes in rainfall amount and frequency do not affect the outcome of the interaction between the shrub *Retama sphaerocarpa* and its neighbouring grasses in two contrasted semiarid communities. *Journal of Arid Environments* 91: 104-112
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Ulrich, W., Manning, P., Boch, S., Bowker, M.A., et al. 2015. Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. *Ecology Letters* 2015;18(8):790-798.
- Soliveres, S., Lehmann, A., Boch, S., Altermatt, F., Carrara, F., Crowther, T.W., Delgado-Baquerizo, M., Kempel, A., Maynard, D.M., Rillig, M.C., Singh, B.J., Trivedi, P., Allan, E. 2018. Intransitive competition is common across five major taxonomic groups and is driven by productivity, competitive rank and functional traits. *Journal of Ecology* 106: 852-864.
- Tormo, J., Bochet, E., García-Fayos, P. 2007. Roadfill Revegetation in Semi-arid Mediterranean Environments. Part II: Topsoiling, Species Selection, and Hydroseeding. *Restoration Ecology* 15: 97-102.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B., Martínez-Ruiz, C. 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. *Ecological engineering* 77: 146-153.
- Ulrich, W., Soliveres, S., Kryszeński, W., Maestre, F.T., Gotelli, N.J. 2014. Matrix models for quantifying competitive intransitivity from species abundance data. *Oikos* 123: 1057-1070.
- Ulrich, W., Zaplata, M.K., Winter, S., Schaaf, W., Fischer, A., Soliveres, S., Gotelli, N.J. 2015. Species interactions and random dispersal rather than habitat filtering drive community assembly during early plant succession. *Oikos* 25: 698-707.
- Wardle, D., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W., Wall, D.H. 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725-736.
- Whisenant, S.G. 2001. *Repairing damaged wildlands: a process orientated, landscape-scale approach*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Wood, S.A., Bradford, M.A., Gilbert, J.A., McGuire, K.L., Palm, C.A., Tully, K.L. Zhou, J., Naeem, S. 2015. Agricultural intensification and the functional capacity of soil microbes on smallholder African farms. *Journal of Applied Ecology* 52: 744-752
- Zirbel, C.R., Bassett, T., Grman, E., Brudvig, L.A. 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. *Journal of Applied Ecology* 54: 1070-1079.