

ALTERACIÓN DE MUTUALISMOS PLANTA-ANIMAL DEBIDO A LA INTRODUCCIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS EN ECOSISTEMAS INSULARES

ANNA TRAVESET & LUIS SANTAMARÍA

Resumen

Los cambios bióticos tienen efectos importantes a una escala de tiempo mucho menor que otros tipos de cambio ecológico, como el climático. La mayoría de las islas muestran una fracción de exóticas, muchas ya naturalizadas, que supera bastante a la fracción de endémicas. En este trabajo se analiza la disrupción de mutualismos insulares entre plantas y animales polinizadores, dispersores y herbívoros-depredadores. Se estudian los mutualismos en un contexto multiespecífico de integración de las especies invasoras en las redes locales de polinización y dispersión. Finalmente, se exponen las implicaciones de estas alteraciones para la conservación, ya que i) una alta fracción de las plantas insulares nativas sufre limitaciones en el cuajado de semillas por falta de polen y ii) el conjunto de polinizadores y dispersores nativos está depauperado.

Abstract

Effects of biotic changes act in a much shorter time scale than other kinds of ecological changes, such as climate change. Most island floras contain a higher percentage of exotics, many of them already naturalised, than that of endemics. This work analyses the disruption of insular mutualisms between plants and animals, including pollinators, dispersers and herbivores-predators. Mutualisms are studied in a multispecific context of integration of invading species in the local networks of pollination and dispersal. Finally, these alterations are considered for conservation because i) a high number of island native plants shows a low fruit set for lack of pollen and ii) populations of native pollinators and dispersers have been damaged.

Introducción

El problema de la creciente introducción de especies exóticas por parte de los humanos en ecosistemas en los que han estado ausentes durante una gran parte, sino la totalidad, de su historia ecológica y evolutiva está causando grandes modificaciones en todos los ecosistemas del planeta, desde desiertos hasta selvas tropicales. La introducción de especies que actúan como invasoras (esto es, aquellas que, al tener una capacidad de expansión mayor que la de las especies nativas, causan daños económicos o ambientales; Mack *et al.* 2000, Lodge & Sgrader-Frechette 2002) representa actualmente la segunda causa de pérdida de biodiversidad, después de la pérdida de hábitat y fragmentación del paisaje (Williamson 1999, Walker & Steffen 1997) y provoca grandes costes económicos para la sociedad. Aunque el cambio climático está recibiendo más atención que otros componentes del llamado cambio global, como son los cambios en usos del suelo, la deposición de nitrógeno, la pérdida de biodiversidad y los cambios bióticos causados por invasiones biológicas, el cambio biótico va a tener efectos importantes a una escala de tiempo mucho menor (mientras que el cambio climático se manifestará como un factor a largo plazo, Walker & Steffen 1997). A pesar de esta diferencia, ambos aspectos del cambio global son de una naturaleza similar, ya que:

1) Son el resultado del incremento, mediado por el hombre, de tasas de cambio «naturales» hasta llegar a niveles sin precedentes en la historia geológica y biológica del planeta (p.ej., UNEP 1999, Mack *et al.* 2000).

2) Están incluidos desde 1992 en convenios internacionales, el primero en la Convención Marco de la ONU sobre el Cambio Climático (<http://unfccc.int/resource/docs/convkp/convsp.pdf>) y el segundo en la Convención sobre Diversidad Biológica (<http://www.biodiv.org/doc/legal/cbd-es.pdf>).

3) Tienen importantes consecuencias económicas y una gran capacidad de alterar la naturaleza de los ecosistemas afectados (p. ej., Mooney & Hobbs 2000).

4) Tienen consecuencias irreversibles a escalas de tiempo razonablemente largas, ya que la tendencia a aumentar la concentración de CO₂ difícilmente va a revertirse, y la erradicación total de una especie invasora es prácticamente imposible una vez ésta ha alcanzado grandes extensiones (Mooney & Hobbs 2000, Myers *et al.* 2000).

El cambio de usos del suelo y la fragmentación del paisaje (principalmente debidos a la urbanización y la conversión de hábitats naturales para la agricultura) es, por otro lado, un factor de cambio global muy no-

table, que afecta a la distribución y abundancia de las especies y contribuye a aumentar la importancia de las especies exóticas (Dobson *et al.* 1997, Money & Hobbs 2000). Un 80% de la superficie de bosque que originalmente cubría la tierra ha sido talado, fragmentado o degradado por otro tipo de actividades, y el 40% del bosque remanente está seriamente amenazado (UNEP 1999). El mantenimiento o incremento de la tasa de pérdida de hábitat natural es casi seguro, dada la creciente demanda de recursos humanos, debido al aumento tanto de la población mundial como de los niveles de extracción de recursos *per capita*, y a la intensificación de la agricultura (Daily 1997). Es importante considerar que los diferentes aspectos del cambio global no tienen efectos puramente aditivos y que su interacción puede agravar considerablemente el impacto de cada uno de ellos (Walker & Steffen 1997, Simberloff 2000a, Weltzin *et al.* 2003).

En los ecosistemas insulares, las invasiones biológicas representan un peligro mayor que en el continente principalmente debido a las características intrínsecas de la biota que los ocupa, como el menor tamaño de sus poblaciones y su evolución aislada (Vitousek *et al.* 1995, Cox & Elmqvist 2000, Simberloff 2000b). En general, las biotas insulares son pobres en especies y disharmónicas (es decir, con proporciones de los diferentes grupos taxonómicos que difieren significativamente de la región «fuente», que suele ser el continente más cercano), comparadas con áreas continentales de similar tamaño. Eso es principalmente debido a su aislamiento (barreras de inmigración, Whittaker 1998). En las islas oceánicas en particular (ej. Hawai, Nueva Zelanda, Galápagos, Canarias), la proporción de flora exótica (43%; n=4) es más alta que en otras zonas del planeta (15%; n=7 áreas continentales; Lonsdale 1999) y un creciente número de trabajos ha mostrado su impacto negativo sobre la flora y fauna nativas (e.g. Smith 1985, Brockie *et al.* 1988, Hansen *et al.* 2002, Olesen & Valido 2002). En Hawai, por ejemplo, las especies invasoras se consideran la principal amenaza para más del 90% de las 282 especies vegetales amenazadas (Cox & Elmqvist 2000). Muchas de estas especies invasoras causan, además de importantes modificaciones del hábitat donde llegan y se establecen, cambios a menudo drásticos en las relaciones ecológicas y evolutivas entre las especies nativas (Webb & Kelly 1993, Riera *et al.* 2002, Traveset 2002).

Se han propuesto varias razones por las que los ecosistemas insulares son más vulnerables a las invasiones biológicas:

- 1) en ellos, las especies invasoras están libres del ataque de parásitos y herbívoros, los cuales controlan sus poblaciones en áreas continentales (hipótesis de «escape-del-enemigo», Wolfe 2002);
- 2) las islas actúan como encrucijadas para el mercado internacional, facilitando tanto la llegada de un mayor número de especies exóti-

cas, como la introducción de inóculos mayores y más diversos de cada especie (Cox & Elmqvist 2000);

- 3) el porcentaje más alto de endemismos en las biotas insulares que, unido a su extrema vulnerabilidad a la destrucción del hábitat, conduce a unas tasas más altas de extinción.

Considerando únicamente las angiospermas, la mayoría de islas para las que existen datos suficientes muestran una fracción de exóticas, muchas ya naturalizadas, que supera bastante a la de endémicas (Tabla 1). En contraste con la extensa bibliografía disponible sobre el impacto de las invasiones biológicas en los ecosistemas terrestres y acuáticos continentales, y que indican a menudo una considerable pérdida de hábitats y especies ligada a dichas invasiones (ver revisión en Levine *et al.* 2003), su efecto sobre los ecosistemas insulares ha recibido menor atención, a pesar de su magnitud (Vitousek *et al.* 1987). Por ello, el impacto ecológico y/o evolutivo de dichas introducciones sobre el ecosistema receptor (particularmente en sus aspectos funcionales) se desconoce en la mayoría de los casos. Uno de los efectos menos estudiados es la disrupción de las interacciones mutualistas (dispersión de semillas, polinización) entre plantas y animales nativos, documentada en diferentes ecosistemas insulares (Cox *et al.* 1991, Fujita & Tuttle 1991, Webb & Kelly 1993, Ladley & Kelly 1995, Traveset 1999a, Traveset 2002, Cox & Elmqvist 2000, Hansen *et al.* 2002). Aunque otro tipo de perturbaciones como los cambios en el uso del suelo, la fragmentación de hábitats, o el uso de pesticidas y herbicidas, también han afectado de forma importante a esas relaciones ecológicas (Kearns *et al.* 1999), las invasiones biológicas son probablemente la principal causa de disrupción de mutualismos insulares (o la segunda, después de la pérdida de hábitat). En este capítulo, presentamos una revisión centrada en el efecto que están ejerciendo las especies invasoras sobre estas interacciones mutualistas, con el objetivo de determinar su vulnerabilidad a una escala global.

Tabla 1

Fracción de angiospermas exóticas y endémicas en diferentes islas del mundo

Isla o archipiélago	Endémicas	No-endémicas nativas	Exóticas	Referencia
Campbell (Nueva Zelanda)	0 (0%)	119 (60,7%)	77 (39,3%)	Given & Muerk (1980)
Rhum (Escocia)	2 (0,4%)	457 (88,2%)	59 (11,4%)	Eggeling (1965)
Salvajes (Portugal)	8 (7,5%)	84 (78,5%)	15 (14%)	Pickering & Hansen (1969) Pérez de Paz & Acebes Ginovés (1978)
Parque Nacional Haleakala (Hawai)	231 (40,7%)	26 (4,6%)	310 (54,7%)	Brockie et al. (1988)
Aldabra (Seychelles)	17 (6,4%)	161 (60,8%)	87 (32,8%)	(Renvoize (1971) cf. Brockie et al. (1988)
Galápagos	231 (29,5%)	312 (39,9%)	240 (30,7%)	McDonald et al. 1989: datos para flora vascular)
Mauricio	312 (22%)	368 (26%)	736 (52%)	(Olesen et al. 2002)
Canarias	550 (31%) 570 (25%)	450-500 (28%) 1300 (57%)	700 (41%) 400 (18%)	Kunkel (1976, flora vascular) Santos (com. pers., flora vascular)
Baleares	89 (6%)	1270 (86%)	124 (8%)	(Vilà & Muñoz 1999, toda la flora)

Disrupción de mutualismos insulares planta-polinizador

Aproximadamente el 80% de todas las especies de angiospermas son facultativa u obligatoriamente exógamas (esto es, de polinización cruzada), y muchas de ellas dependen de animales para la producción de semillas (Brown 1990). La mayoría son generalistas, siendo visitadas por una amplia diversidad de polinizadores, que a su vez visitan flores de una gran variedad de plantas (Waser 1996, Olesen & Jordano 2002). Esto facilita que cualquier especie animal introducida que actúe como polinizador tenga una alta probabilidad de «encajar» dentro del nuevo ecosistema, encontrando el recurso necesario para sobrevivir y establecerse. Por otro lado, una alta fracción de plantas (un 62% de un total de 258 especies de angiospermas; Burd 1994) sufre una limitación del cuajado de semillas por falta de polen. Por tanto, desde el punto de vista de la planta nativa, la introducción de un polinizador exótico puede representar un aumento en la tasa de intercambio de polen, pero también puede promover una limitación todavía mayor de la polinización «natural» (ver ejemplos más abajo). Por otro lado, la introducción de un herbívoro o depredador exótico puede afectar de forma indirecta a las relaciones planta-polinizador que existen en las comunidades nativas.

Al igual que otros grupos de animales, el conjunto de polinizadores insulares está depauperado. La mayoría de especies son generalistas, como moscas y abejas solitarias (ej. Carlquist 1974, Lloyd 1985, Inoue 1993), y visitan un amplio rango de taxones, lo que reduce las oportunidades de evolución de interacciones especializadas (Barrett 1996). Esto, unido a la baja efectividad de los polinizadores nativos, comparados con los invasores (por ejemplo *Apis mellifera*, *Bombus terrestris*, *Vespula* spp.), a la menor disponibilidad de recursos florales debida a la mayor pobreza en especies, y al estado actual de degradación y fragmentación de los hábitats insulares, hace que las islas sean especialmente vulnerables a los efectos negativos de la introducción de polinizadores exóticos (Hansen et al. 2002, Olesen et al. 2002, Olesen & Valido 2002).

Introducción de una especie animal que actúa como polinizador

Los posibles efectos directos que la introducción de un animal exótico que actúe como polinizador puede tener sobre una planta nativa son los siguientes:

1) *Un menor cuajado de semillas.* Existe un buen número de trabajos (la mayoría de ellos llevados a cabo en Australia) que demuestran este efecto con una de las especies introducidas de mayor interés, la abeja de la miel (*Apis mellifera*). La introducción de esta abeja en Australia ha llevado con-

sigue un descenso en la tasa de visitas por especies nativas en *Callistemon rugulosus* (Myrtaceae) (Paton 1993) y en *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) (Gross 2001), y una disminución del cuajado de semillas en *Grevillea barklyana* (Proteaceae) (Vaughton 1996) y en *Melastoma affine* (Melastomataceae) (Gross & Mackay 1998), aunque en algunos casos, ha causado un aumento en la producción de semillas (por ejemplo en *Banksia ornata* (Proteaceae) (Paton 1997). En la isla de Mauricio, *A. mellifera* disminuye la tasa de visitas de aves nectaríferas a *Sideroxylon cinereum* y *S. puberulum*, además de reducir el cuajado de frutos en ambas (Hansen et al. 2002). En Canarias, sin embargo, no se ha encontrado un efecto de esta abeja sobre el cuajado de semillas de *Echium wildpretii*, a pesar de que su presencia influye en la tasa de visita de otros polinizadores como aves y otros insectos (Valido et al. 2002).

2) *Una disminución de la remoción de polen, y por tanto, del fitness paterno.* Este efecto se ha documentado al menos en una especie, *Correa reflexa* (Paton 1993).

3) *Un menor flujo génico.* Algunos insectos generalistas promueven una mayor geitonogamia (auto-polinización entre flores de una misma planta) que los polinizadores nativos, y por tanto son polinizadores poco eficientes desde el punto de vista cualitativo. Esto se ha encontrado en *Banksia spinulosa* (Proteaceae) (Vaughton 1996), en *Callistemon rugulosus* (Paton 1993) y en *Sideroxylon* spp. (Hansen et al. 2002).

Otros estudios documentan el efecto negativo de insectos como *Bombus terrestris* o varias especies de *Vespula* sobre las poblaciones de polinizadores nativos en diversas islas, como son Nueva Zelanda, Tasmania o Japón [ver referencias en (Richardson et al. 2000)], que podrían tener efectos indirectos sobre la polinización de las plantas nativas. Hasta la fecha, no existe ningún estudio que haya evaluado el efecto a largo plazo de los cambios en la fauna local de polinizadores de la flora insular. En general, los estudios experimentales son demasiado cortos en el tiempo para poder detectar cambios tanto en las poblaciones de animales como de plantas nativas. Dichos estudios a largo plazo requieren un buen conocimiento de las comunidades tanto de la flora como de la fauna nativa (Thorp et al. 1994).

Introducción de una especie animal que actúa como herbívoro o depredador

Cuando la especie animal introducida no es un polinizador, sino un herbívoro o un depredador, el efecto sobre los mutualismos planta-polinizador suele ser bastante perjudicial. En Nueva Zelanda, por ejemplo, el oposum (*Trichosurus vulpecula*) introducido de Australia actúa como herbí-

voros de varias especies de muérdago endémicas (*Peraxilla*, Loranthaceae) (Ladley & Kelly 1995), promoviendo un drástico descenso en el cuajado de frutos. También en esta isla, la introducción de oposums y ratas que depredan sobre las flores de una planta parásita endémica amenazada, *Dactylanthus tayklorii* (Balanophoraceae), está contribuyendo a su extinción (Webb & Kelly 1993). Los herbívoros más frecuentemente ligados al hombre, como conejos, ratas, cabras, etc., han sido introducidos a menudo en islas, donde suelen alimentarse de una gran variedad de plantas nativas, reduciendo el cuajado de frutos y semillas. En Hawái, la herbivoría por cabras y ovejas asilvestradas ha provocado respectivamente el declive de las leguminosas nativas *Canavalia kauensis* y *Sophora chrysophylla* (Vitousek et al. 1987). Estos casos ilustran la reducción en la producción de flores y frutos por consumo directo o a consecuencia de la herbivoría previa sobre partes vegetativas; además, investigaciones recientes han revelado que el efecto de la herbivoría puede influir de forma indirecta en las tasas de visita de polinizadores (Herrera 2000, Herrera et al. 2002).

La interrupción de un mutualismo planta-polinizador parece ser más probable cuando el animal introducido actúa como depredador de los polinizadores nativos. La introducción de carnívoros en las islas Canarias y Baleares, por ejemplo, ha conducido a la extinción de la herpetofauna nativa (lagartos y lagartijas). En el caso de Canarias, los gatos asilvestrados han provocado la práctica extinción de los lagartos endémicos del género *Gallotia* en algunas de las islas (Nogales & Medina 1996). Actualmente, tan solo se han detectado interacciones mutualistas entre lagartos y plantas en aquellos acantilados más o menos inaccesibles a los gatos asilvestrados (A. Valido com. pers.). En Baleares, se considera que la introducción de mustélidos ha sido la causa de la extinción de la lagartija endémica *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) en las islas de mayor tamaño, Mallorca y Menorca (Alcover 1980). Aunque parezca que el papel de las lagartijas como polinizadoras en estas islas no es muy importante, es probable que su desaparición haya supuesto un descenso importante en el éxito reproductivo de algunas especies, como *Euphorbia dendroides*. En la isla de Cabrera, por ejemplo, *P. lilfordi* es responsable de una fracción importante del cuajado de semillas de esta planta (Traveset & Sáez.E. 1997). En Nueva Zelanda la introducción de ratas, gatos y armiños ha provocado tanto la reducción de las poblaciones de aves nectaríferas (Ladley & Kelly 1995) como la drástica reducción de las de un murciélago nectarívoro endémico, *Mystacina tuberculata* (Webb & Kelly 1993).

En Hawái, la invasión de especies (en particular, de insectos depredadores como la avispa *Vespula pensylvanica* y varias especies de hormigas exóticas; Vitousek et al. 1987) ha sido una de las causas principales de la extinción de grupos enteros de polinizadores (por ejemplo 52 especies de abejas endémicas del género *Nesoprosopis* y 26 especies endémicas de ma-

riposas nocturnas de los géneros *Agrostis*, *Hedylepta*, *Nesopeplus*, *Scotorythra* y *Tritocleis*) y de la regresión de otros muchos (Hingston & McQuillan 1998, Cox & Elmqvist 2000). Además, la extinción de un tercio de las 52 especies endémicas de aves (como consecuencia de la caza, destrucción del hábitat y la malaria transmitida por mosquitos introducidos; Cox & Elmqvist 2000), muchas de las cuales actuaban como polinizadoras, ha causado la extinción de muchas plantas endémicas ornitófilas (es el caso de 31 especies de Campanulaceae; Cox & Elmqvist 2000). Por otro lado, la reducción de fuentes de néctar provocada por la extinción de plantas endémicas y por su consumo por polinizadores exóticos, ha resultado en cambios evolutivos en la morfología del pico de poblaciones de aves relictas (Smith et al. 1995).

Paradójicamente, la reducción de las poblaciones de polinizadores nativos ha propiciado algunos de los escasos ejemplos en que los polinizadores exóticos tienen efectos beneficiosos sobre ciertas especies de la flora nativa. Un caso curioso es el de la liana *Freycinetia arborea* (Pandanaceae), la cual era polinizada por al menos cuatro especies de pájaros actualmente desaparecidos o amenazados, y que se ha salvado de la extinción gracias a la entrada en las islas de un ave exótica, *Zosterops japonica* (Cox 1983); dicha liana parece ser también polinizada ocasionalmente por la rata negra (*Rattus rattus*), aunque ésta actúa también como depredadora de sus frutos (Vitousek et al. 1987). Otro caso es el del bulbul de bigotes rojos (*Pycnonotus jocosus*) en la isla Mauricio, que visita las flores de una campanulácea endémica extremadamente rara (*Nesocodon mauritianus*) más frecuentemente que las aves nativas (Olesen et al. 1998).

Introducción de una especie vegetal

La mayoría de estudios sobre el impacto de las especies vegetales exóticas en la vegetación nativa examinan los posibles mecanismos de competencia por los recursos (agua, nutrientes, etc.) (Levine et al. 2003). El efecto que dichas plantas exóticas pueden tener sobre la polinización de las nativas ha recibido mucha menos atención, tanto en el continente como en los ecosistemas insulares. Dos de los primeros trabajos publicados al respecto documentan que la especie invasora *Lythrum salicaria* (Lythraceae) afecta de forma negativa a las nativas *Eupatorium maculatum*, *Impatiens capensis* (Grabas & Laverty 1999) y *Lythrum alatum* (Brown & Mitchell 2001), reduciendo su cuajado de semillas. *Lythrum salicaria* y *L. alatum* son simpátricas, florecen al mismo tiempo y comparten polinizadores (*Bombus* y *Apis mellifera*).

Los mecanismos de interferencia de una planta exótica sobre el éxito reproductivo de una nativa son básicamente tres: (1) reducción del cuaja-

do de semillas, (2) cambios en el flujo génico y (3) procesos de hibridación, especialmente en aquellos casos en que la especie exótica se establece en un área donde existe una especie congénérica nativa. La reducción del cuajado de semillas puede producirse bien mediante competencia por los polinizadores o bien mediante interferencia del polen heterospecífico en el estigma de las flores nativas (Grabas & Laverty 1999, Brown & Mitchell 2001).

El primer trabajo realizado en islas es, por lo que sabemos, el que se está llevando a cabo en la isla de Mallorca, examinando como influye la presencia de dos especies de *Carpobrotus* sobre el éxito reproductivo de cuatro especies nativas (*Cistus salvifolius*, *C. monspeliensis*, *Lotus cytisoides* y *Anthyllis cytisoides*; Moragues & Traveset en preparación) Resultados preliminares indican que aunque esta especie es muy común en las áreas donde está establecida, no afecta de forma importante al cuajado de semillas, a pesar de que la exótica comparte polinizadores con las nativas y de que hay deposición de polen de *Carpobrotus* en los estigmas de las mismas (ver foto 1).

Foto 1

Flor de la especie invasora *Carpobrotus edulis* polinizada por insectos nativos



La introducción de especies vegetales exóticas en un área afecta también a la fauna nativa de polinizadores. Existe un buen número de trabajos [revisados por (Richardson *et al.* 2000)] que muestran que muchas especies de plantas introducidas se ven favorecidas por los mutualismos que establecen con la fauna nativa. Las poblaciones de polinizadores también pueden verse favorecidas al disponer de ese nuevo recurso que representa la planta exótica (por ejemplo, flores con abundante néctar y/o polen). Es también posible, sin embargo, que la planta exótica tenga un efecto negativo sobre dicha fauna. Por ejemplo, Graves & Shapiro (2003) encuentran que algunas de las plantas introducidas son tóxicas para las larvas de mariposas nativas que las visitan y ovipositan sobre ellas, disminuyendo su tasa reproductiva.

Disrupción de mutualismos insulares planta-dispersor

Al igual que en el caso de la polinización, en los sistemas de dispersión de plantas existe un nivel muy alto de generalismo; las plantas dispersadas por animales dependen normalmente de un amplio rango de especies, las cuales a su vez consumen los frutos de una gran variedad de plantas (Jordano *et al.* 2002). Además, en la mayoría de los sistemas planta-dispersor, especies diferentes de frugívoros pueden ser funcionalmente equivalentes en su interacción con una especie vegetal en particular (Zamora 2000). En las islas, sin embargo, la posibilidad de esta redundancia es menor debido a (1) la menor riqueza de especies comparada con áreas continentales y (2) la mayor especificidad, a veces exclusividad, de las interacciones planta-dispersor que han evolucionado en ellas, especialmente en las islas oceánicas (Given 1995). La extinción de fauna que ha tenido lugar en muchas de ellas ha sido masiva. Por ejemplo, en toda la región del Pacífico se estima que se han extinguido unas 2000 especies de aves como consecuencia de las recurrentes colonizaciones humanas y subsiguiente degradación del hábitat (Olson 1989, Steadman 1995). Las consecuencias de muchas de estas extinciones, en concreto de aquellas especies que actuaban como dispersoras de plantas, empiezan a hacerse evidentes ahora, al comprobarse el declive de las poblaciones de plantas que probablemente dependían de ellas (Cox & Elmqvist 2000, Meehan *et al.* 2002).

Algunos estudios han sugerido que los animales dispersores juegan un papel clave en los ecosistemas, manteniendo la estructura y diversidad de las comunidades naturales (Christian 2001). El grupo de islas donde esto parece más evidente son las del Pacífico Sur, donde con un nivel de endemismo vegetal del 30-50%, al menos 31 géneros pertenecientes a 14 familias de angiospermas son polinizados y/o dispersados por zorros voladores (murciélagos del orden Megachiroptera), especialmente del género

Pteropus (Marshall 1985). En la isla de Samoa, en particular, el 30% de los árboles dependen, total o parcialmente, de murciélagos para su polinización o dispersión. Las poblaciones insulares de estos animales se han reducido debido, sobre todo, a la caza, los tifones y la introducción de depredadores (Cox *et al.* 1991). Estos murciélagos son los únicos mamíferos frugívoros-nectarívoros presentes en la mayoría de estas islas, y las consecuencias negativas de su desaparición para la flora nativa se han detectado ya en la isla de Guam, donde algunas especies se han extinguido o son muy raras (Fujita & Tuttle 1991).

Introducción de una especie animal que actúa como dispersor

Una especie animal introducida puede favorecer la dispersión de una planta nativa si actúa como frugívoro y es un dispersor legítimo (dispersando sus semillas sin afectar a su viabilidad) y efectivo (depositando la mayoría de semillas en sitios adecuados para su germinación y establecimiento). En islas, este fenómeno no es raro. En Nueva Zelanda, por ejemplo, los estorninos diseminan las semillas de un buen grupo de plantas nativas pertenecientes a diferentes familias (Ferguson & Drake 1999). La introducción de carnívoros en Baleares, concretamente martas y ginetas, contribuye a la dispersión de varias plantas nativas como *Cneorum tricoccon*, *Phillyrea* spp. y *Ficus carica* (Traveset 1999b). En la isla de Mallorca, el consumo de frutos de *Cneorum tricoccon* por martas, su dispersor principal tras la extinción de *Podarcis lilfordi*, puede ser elevado (más del 70% de la producción de frutos; Riera *et al.* 2002). Dicho «reemplazo» podría haber modificado, además, la distribución de la planta, extendiéndola a altitudes más elevadas: actualmente, la planta se encuentra hasta los 1.000 m de altura en Mallorca, mientras que en el resto de islas y en las áreas del continente está siempre por debajo de los 500 m. Las lagartijas son dispersores muy efectivos de esta planta (ver foto 2), removiendo casi el 100% de los frutos en las islas e islotes donde aún están presentes, y el hecho de no haber encontrado fósiles de estos reptiles por encima de esta altura apoya la hipótesis de que, antes de la llegada de sus nuevos dispersores, su distribución altitudinal estaba limitada por la abundancia de lagartijas (Traveset 1999b, Riera *et al.* 2002).

Foto 2

Podarcis pityusensis, principal dispersor de *Cneorum tricoccon* en las islas Pitiusas.



Introducción de una especie animal que actúa como herbívoro o depredador

Al igual que sucedía en el caso de la disrupción de mutualismos planta-polinizador, la introducción de un animal exótico en el sistema puede alterar el éxito en la dispersión de la planta de forma indirecta al afectar a las poblaciones de los dispersores nativos. Por ejemplo, en Nueva Zelanda y en otras islas cercanas como Chatham, la introducción del oposum australiano (*Trichosurus vulpecula*), que actúa como depredador de frutos, ha provocado cambios importantes en las poblaciones de algunas plantas en las que se observa un bajo reclutamiento de juveniles (Given 1995). El caso más espectacular, que muestra las consecuencias de una invasión biológica alterando un mutualismo y provocando cambios importantes en la comunidad de plantas, es el documentado en el fynbos sudafricano (Christian 2001). Se trata de la hormiga argentina, *Linepithema humile*, que ha eliminado a muchas de las hormigas nativas, importantes dispersoras del casi 30% de la flora de ese ecosistema. Además de la hormiga argentina, otras especies de hormigas exóticas se están expandiendo por el mundo (p. ej., *Solanopsis in-*

victa, *Pheidole megacephala* y *Wasmannia auropunctata*, ésta última introducida en varias islas como Hawai, Galápagos, Nueva Caledonia, etc.) (Holway et al. 2002). Los efectos devastadores que pueden provocar dichas hormigas han recibido muy poca atención todavía. En el caso de *Wasmannia*, puede estar alterando los abundantes mutualismos existentes entre varias especies de salamanquesas (geckos) y la flora nativa que depende de ellos, tanto para su polinización como para su dispersión (Whitaker com. pers.).

Otros casos que muestran el efecto indirecto de la introducción de animales exóticos sobre la flora lo encontramos en la isla de Menorca, en Canarias y en Nueva Zelanda. En el primer caso, la desaparición de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* ha supuesto la desaparición del principal (probablemente el único) dispersor de un arbusto endémico, *Daphne rodriguezii*, el cual cuenta en la actualidad con un total de 7 poblaciones. La falta de dispersión de sus semillas es probablemente la causa por la que la mayoría de esas poblaciones están en regresión y pueden llegar a desaparecer en un futuro cercano (Traveset & Riera remitido). En Canarias, los gatos cimarrones (asilvestrados), introducidos desde hace varios siglos, actúan como depredadores sobre lagartos (del género *Gallotia*) dispersores de frutos carnosos de plantas nativas (Nogales & Medina 1996). La desaparición de algunas especies de *Gallotia* en algunas islas ha representado un factor de selección para el tamaño de los frutos de *Neochamaelea pulverulenta* (Valido 1999); éste, de hecho, representa un ejemplo de cómo una disrupción de mutualismos debida a la introducción de especies exóticas puede también tener consecuencias evolutivas. En Nueva Zelanda, las ratas introducidas de Polinesia, *Rattus exulans*, depredan sobre murciélagos que, a su vez, actúan también como dispersores de plantas, con consecuencias negativas importantes tanto para los primeros como para las segundas (Ladley & Kelly 1995).

Introducción de una especie vegetal

Disponemos todavía de muy poca información sobre la influencia que las plantas exóticas pueden tener sobre la dispersión de especies nativas. No hay ningún caso documentado en los ecosistemas insulares y sólo unos pocos en los continentales. Los mecanismos de dicha influencia pueden ser varios:

1) *Competencia por los dispersores*. Sallabanks (1993) ha demostrado que *Crataegus monogyna*, invasora en el oeste de Oregon (USA) es mejor competidora por los dispersantes que su congéner nativo debido a la mayor cantidad y calidad de los frutos que produce.

2) *Alteración de los patrones de dispersión de las semillas de las plantas nativas*. En el caso de que los frugívoros (exóticos o nativos) consuman frutos

exóticos y nativos simultáneamente, las semillas de la especie nativa podrían ser diseminadas en microhábitats poco adecuados para su futura germinación (p.ej. por competencia con semillas de exóticas transportadas simultáneamente al mismo sitio de germinación, o por deposición de las semillas nativas junto a adultos de la especie exótica). No existe ningún caso documentado de momento. De igual manera, el consumo simultáneo de frutos exóticos y nativos (en el mismo *feeding boot*) y su simultánea deposición podría alterar la germinación de las semillas nativas, por ejemplo mediante efectos alelopáticos.

Algunas especies vegetales exóticas producen frutos durante una época del año en la que otros recursos son escasos y/o en hábitats en los que las especies nativas producen pocos frutos carnosos, como es el caso de algunas islas o islotes. Esto puede beneficiar a los animales como mamíferos, aves o reptiles nativos que consuman esos frutos exóticos, ya que éstos representan una nueva fuente de agua y nutrientes. En varias islas mediterráneas (I. Hyères e I. Pitiusas), los frutos de *Carpobrotus* o de *Opuntia* son probablemente importantes recursos durante el verano, época en la que escasean los alimentos y el agua, tanto para la lagartija balear como para otras especies introducidas, como las ratas y los conejos (Bourgeois 2002; Riera & Traveset, en prep.).

Los mutualismos planta-animal en un contexto multiespecífico: integración de las especies invasoras en las redes locales de polinización y dispersión

Durante las últimas décadas, se ha dedicado un importante esfuerzo al estudio de las invasiones. A pesar del importante progreso logrado, las invasiones parecen ser extraordinariamente idiosincrásicas, lo que ha dificultado la obtención de reglas generales que puedan aplicarse para describir el comportamiento de las especies introducidas o para evaluar el riesgo que conlleva la introducción de una cierta especie en un hábitat determinado (Richardson *et al.* 2000). El paradigma central durante este período ha sido el de la «resistencia ecológica» o «resistencia biótica» de las comunidades a la invasión (Elton 1958), que enfatiza las relaciones bióticas negativas entre las especies locales e invasoras y predice (1) que el riesgo de invasión decrece al aumentar la captura de recursos por la comunidad nativa (por ejemplo, al aumentar el número de especies en la comunidad) y (2) que el establecimiento de las especies invasoras se ve favorecido por la ausencia de enemigos naturales (herbívoros, depredadores y patógenos) fuera de su rango nativo (Simberloff 1986, Rejmánek 1998). Sin embargo, el análisis a escalas mucho mayores que las tradicionales parcelas (*plots*) de experimentación contradice la primera predicción: los ecosistemas más diversos tienden a albergar una mayor diversidad de especies

invasoras (Rejmánek 1996, Stohlgren *et al.* 1999, 2003). Asimismo, aunque algunas especies exóticas presentan un daño menor por herbívoros en áreas invadidas que en las naturales (Wolfe 2002), no está demostrado que dicho daño sea determinante en el éxito de invasión (Keane & Crawley 2002).

Estas discrepancias han llevado a una revisión crítica del paradigma de «resistencia ecológica» y a la propuesta de incorporar, como complemento a éste, las relaciones facilitadoras a la investigación de los fenómenos de invasión (Richardson *et al.* 2000). Para hacerlo, es imprescindible profundizar en el conocimiento del papel que juegan los mutualismos en la modulación de la resistencia biótica de las comunidades al establecimiento de especies invasoras. En particular, es importante considerar el efecto que el establecimiento de nuevos mutualismos entre la especie invasora y especies ya presentes, sean nativas o invasoras, pueden tener para la superación de dicha resistencia biótica.

Los mutualismos con polinizadores y dispersores son probablemente de particular importancia para las invasiones por plantas, ya que la producción de propágulos es determinante para su inóculo y subsiguiente expansión (Hopper y Rausch 1993, Duncan 1997). Existen numerosos casos de animales exóticos o nativos que favorecen la expansión de plantas exóticas. Por ejemplo, la paloma rosa *Nesoenas mayeri* y el periquito *Psittacula echo*, endémicos de la isla Mauricio, actúan como dispersores de varias plantas invasoras (Olesen *et al.* 2002). Las semillas de *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae), un grupo de especies sudafricanas particularmente invasoras en otras regiones de clima mediterráneo, son dispersadas por ratas (*Rattus rattus*) y conejos (*Oryctolagus cuniculus*) en el Sur de Europa (Bourgeois 2002), y por conejos (*Sylvilagus bachmanii*), liebres (*Lepus californicus*) y ciervos (*Odocoileus hemionus*) en California (D'Antonio 1990). Por último, los estorninos (*Sturnus vulgaris*) introducidos en Nueva Zelanda dispersan las semillas de varias especies de plantas, tanto exóticas (*Phytolacca octandra*, *Rubus fruticosus* y al menos tres especies de *Solanum*) como nativas (Ferguson & Drake 1999).

Los ejemplos de animales exóticos o nativos que favorecen la polinización de plantas exóticas son también abundantes ya que, aunque muchas de las especies de plantas invasoras son autocompatibles o incluso enteramente autógamas, en ciertos grupos (como las especies leñosas) abundan las especies de polinización cruzada (Richardson *et al.* 2000). Aunque hay casos documentados de limitación en la producción de semillas atribuible a la falta de polinizadores (como la higuera, *Ficus carica*, y la leguminosa del género *Melilotus* en Norteamérica), en otros muchos las plantas son polinizadas por la fauna nativa o exótica (como *Trifolium pratense* en Nueva Zelanda, que no produjo semillas hasta la llegada de abejorros exóticos) (Richardson *et al.* 2000). A menudo, las plantas exóticas poliniza-

das por un animal exótico lo son por la abeja de la miel (*Apis mellifera*), que por ejemplo ha reducido la probabilidad de limitación de polen de muchas de las plantas exóticas introducidas en muchas áreas de Norteamérica (Willson & Burley 1983).

Estos casos de *facilitación biótica* [sensu (Simberloff & Von Holle 1999)] parecen ser tan importantes como los de *resistencia biótica* (de las especies nativas a la invasión, mediante competencia, depredación y parasitismo) y pueden conducir a la aceleración del impacto de las especies invasoras sobre los ecosistemas nativos, pudiendo llegar a desembocar en el llamado «invasional meltdown» [un proceso por el cual las especies invasoras se facilitan recíprocamente, conduciendo a una auto-aceleración de las tasas de invasión y a una amplificación sinérgica de su impacto; (Simberloff & Von Holle 1999)].

Tradicionalmente, la casi totalidad de los estudios de polinización se han enfocado en una sola especie de planta y la comunidad de insectos que la polinizan o, como máximo, en gremios de plantas relacionadas y sus polinizadores. Este sesgo reflejaba el paradigma predominante, esto es, que las relaciones planta-polinizador eran relaciones altamente especializadas resultantes de la coevolución estrecha entre una o pocas especies. En la última década, varios estudios empíricos y revisiones (Jordano 1987, Herrera 1988, Waser 1996, Ollerton 1996, Elberling & Olesen 1999) han señalado, sin embargo, que las relaciones planta-polinizador son mayoritariamente de alto nivel de generalidad. El patrón general es, pues, de relaciones multiespecíficas: la mayoría de las especies establecen interacciones con varias especies y la importancia de cada una de estas interacciones es por tanto débil. La consecuencia más importante es que la investigación de las relaciones planta-polinizador debe enfocarse a nivel de comunidad, en lugar de hacerlo a nivel de pares o grupos limitados de especies (Jordano 1987, Memmott 1999). La formalización de las interacciones entre comunidades de plantas y polinizadores mediante redes de relaciones, utilizando métodos de análisis desarrollados por la ecología de redes tróficas, ofrece un marco conceptual idóneo para dichos estudios (Memmott 1999).

Aunque la cuantificación y análisis de dichas redes de relaciones, o «redes de polinización», es relativamente reciente, varios estudios publicados han avanzado protocolos de medición (Memmott 1999, Olesen et al. 2002) y métodos de análisis (Olesen et al. 2002, Olesen & Jordano 2002, Bascompte et al. 2003) y han indicado importantes propiedades de las redes de polinización. En primer lugar, el nivel de conectividad disminuye al aumentar la riqueza de especies (Olesen & Jordano 2002); por tanto, las comunidades insulares, que son típicamente pobres en especies, tienden a mostrar elevados niveles de conectividad (y, por tanto, de generalización). En segundo

lugar, tras corregir el efecto de la variación en el tamaño de la red (que varía con la riqueza de especies), las plantas de islas muestran una menor generalización que aquellas del continente, mientras que los insectos muestran un grado comparable de generalización (Olesen & Jordano 2002); por lo tanto, una vez descontado el efecto de su menor riqueza en especies, las plantas insulares muestran niveles menores de generalización que sus polinizadores. En tercer lugar, en islas oceánicas, la presencia de especies endémicas súper-generalistas facilita la inserción de las especies invasoras en la red de polinización, mientras que las frecuencias relativamente bajas de interacciones entre especies introducidas no indica que se establezcan complejos de invasión (Olesen *et al.* 2002). La baja riqueza específica de los ecosistemas insulares resulta en la presencia de especies súper-generalistas tanto de plantas como de polinizadores, que tienden a incluir a las especies invasoras en su nicho alimenticio (para los polinizadores) y reproductivo (para las plantas) y, por tanto, a facilitar el establecimiento de dichas invasoras. Por todo ello, es razonable esperar que la mayor abundancia de polinizadores súper-generalistas en los ecosistemas insulares (relacionada con la baja riqueza en especies de sus comunidades) resulte en una mayor propensión al establecimiento de especies de plantas invasoras, que a su vez pueden provocar una disminución en el establecimiento de las plantas nativas.

El estudio de redes (sean tróficas, de polinización o de dispersión) proporciona también un marco adecuado para evaluar el impacto de las especies invasoras sobre las relaciones funcionales entre especies nativas. Por desgracia, tan solo ahora está empezando a recibir atención y no hay apenas datos publicados de redes que incluyan especies nativas e invasoras. Uno de los escasos trabajos publicados analiza las redes de polinización en las islas Azores y Mauricio (Olesen *et al.* 2002). En estas islas, las especies exóticas representan (en Azores y Mauricio respectivamente) el 38 y 58% de los polinizadores, así como el 30 y 36% de las plantas observadas en las redes de polinización. La proporción de interacciones que involucran a especies exóticas es ligeramente inferior a la frecuencia de dichas especies en la red: el 43 y el 36% para los polinizadores exóticos, así como el 23 y el 33% para las plantas. Sin embargo, la elevada abundancia y generalidad de algunas especies de polinizadores exóticos hacen que estos medien una alta proporción de las visitas florales observadas en la red. Los polinizadores exóticos son responsables respectivamente del 48 y el 69% de las visitas florales a toda la comunidad de plantas y, en las islas Mauricio, un solo polinizador exótico (la abeja de la miel) copa el 63% de dichas visitas florales. Como la mayor parte de estas visitas se realizan sobre flores de especies nativas, con tan solo un 18 y un 10% de visitas a plantas exóticas, el impacto más probable de las especies invasoras sería la perturbación de los patrones de polinización de especies nativas por la visita de insectos exóticos. Por ejemplo, en las únicas plantas endémicas

incluidas en las redes estudiadas, *Gastonia mauritiana* en las Mauricio y *Azorrina vidalii* en las Azores, los polinizadores exóticos realizaron entre la mitad y tres cuartos de las visitas florales (el 76 y el 49% respectivamente).

Implicaciones para la conservación

Las interacciones mutualistas juegan un papel muy importante en los ecosistemas, manteniendo la estructura y diversidad de las comunidades naturales (Bond 1994, Given 1995, Kearns *et al.* 1998, Christian 2001). Por ello, es importante destacar su importancia tanto para la conservación de la biodiversidad, como de los bienes y servicios proporcionados por los ecosistemas. Las interacciones mutualistas son también importantes para la prevención y gestión de las invasiones biológicas, ya que el establecimiento de interacciones *de novo* entre especies nativas e invasoras (esto es, la permeabilidad de las redes mutualistas locales a la inclusión de nuevas especies) o entre especies invasoras (formando los llamados «complejos de invasión») puede facilitar dichas invasiones (Richardson *et al.* 2000).

Aunque los mutualismos planta-polinizador y planta-dispersor se han considerado tradicionalmente como relaciones especializadas, circunscritas a pares de especies ligados por fenómenos de coevolución, varios estudios recientes (Jordano 1987, Waser 1996) concluyen altos niveles de generalidad, por lo que parece más correcto y operativo considerarlos como redes de interrelaciones que involucran a muchas especies. El estudio de estos mutualismos a escala de todo el ecosistema es tan novedoso como necesario, particularmente en ecosistemas insulares, dado que el escenario actual de perturbaciones es alarmante: conjuntos enteros de polinizadores y dispersores (insectos, aves, murciélagos e incluso reptiles en muchas islas; Corbet 2000, Nabhan 1997, Olesen & Valido 2002), están desapareciendo. La pérdida de mutualismos resulta a menudo en descensos en las tasas de reclutamiento de las plantas que dependen de ellos, ligados a menudo a descensos poblacionales y extinciones locales o incluso totales. En algunos casos, los polinizadores o dispersores nativos son reemplazados por especies exóticas, pero la eficiencia de estas últimas es a menudo inferior. Por desgracia, la falta de estudios a nivel de ecosistema nos impide obtener estimas globales del impacto de dicha pérdida de mutualismos, así como del grado de resiliencia que poseen las redes de mutualismos contra este tipo de perturbaciones (mediada por ejemplo por el reemplazo de una especie mutualista por otra funcionalmente equivalente).

La conservación, con un enfoque funcional, de las redes de mutualismos tiene varias implicaciones prácticas. En primer lugar, los programas de restauración del paisaje deberían considerar las interacciones mutua-

listas de forma explícita. Las actuaciones de restauración de la cubierta vegetal, por ejemplo, deberían reemplazar aquellas comunidades y especies de plantas que han desaparecido de forma desproporcionada, especialmente aquellas de las que dependen grupos vulnerables o particularmente importantes de polinizadores.

En segundo lugar, debería dedicarse más esfuerzo a conservar especies clave (en el caso de plantas, aquellas de las cuales dependen muchos polinizadores o dispersores) y a mantener «compartimentos» (grupos funcionales de especies ligadas por mutualismos exclusivos o muy frecuentes) particularmente vulnerables (Corbet 2000), como alternativa al enfoque actual, centrado exclusivamente en proteger especies raras que ya no afectan probablemente al funcionamiento del ecosistema. Para ello, es necesario (1) identificar compartimentos y especies clave en las redes locales de polinización y de dispersión, (2) determinar su vulnerabilidad y (3) establecer objetivos regionales de gestión que integren el mosaico formado por las distintas redes locales (ya que algunos elementos pueden pertenecer a varias de estas redes) (Corbet 2000). Un ejemplo de compartimento vulnerable son las abejas de gran tamaño y lengua larga, particularmente importantes por su capacidad para forrajear a bajas temperaturas y volar largas distancias entre parches (típicas de los paisajes fragmentados del centro y norte de Europa), pero dependen de la presencia de plantas con flores de corola profunda, cada vez más raras debido al arado de los campos (Corbet 2000).

En tercer lugar, es importante conceder una atención especial a los polinizadores super-generalistas, particularmente aquellos favorecidos o introducidos por el hombre. Estos polinizadores tienen un efecto dual sobre las floras locales: por un lado, dada su abundancia y amplio nicho alimentario, pueden desplazar a otros animales mutualistas y tener efectos negativos sobre el reclutamiento de las plantas visitadas; por otro, pueden incrementar el reclutamiento de algunas plantas locales, particularmente cuando sustituyen a mutualistas nativos que han desaparecido por otras causas (ver ejemplos en la secciones anteriores). En el caso de la abeja de la miel, por ejemplo, la decisión de erradicarla, tolerarla o incluso promoverla activamente fuera de su rango nativa varía localmente, al variar tanto su efecto sobre otras especies como los objetivos de gestión (Paton 2000). En tanto se progresa en la identificación de principios generales que regulen el efecto de los polinizadores super-generalistas (como el propuesto por Roubik 2000: las comunidades más diversas son más resistentes a la invasión por abejas de la miel), la actuación *ad hoc* basada en la investigación de los efectos locales parece la mejor estrategia a seguir.

Las causas más importantes de alteración de mutualismos planta-animal (principalmente, la pérdida de hábitats, invasiones, fragmentación,

pesticidas y herbicidas; Kearns *et al.* 1998) son compartidas por las diferentes regiones del planeta. Sin embargo, sus consecuencias pueden variar ampliamente dependiendo del sistema en cuestión. La restauración de sistemas de polinización y dispersión prístinos es prácticamente imposible, ya que los cambios en el uso de suelo y las introducciones de especies son probablemente irreversibles (debido tanto a su dinámica natural como a la persistencia de los factores socio-económicos que los motivan). Como sugiere Roubik (2000), la clave de la cuestión está en si estos «nuevos» sistemas podrán absorber nuevas especies e interacciones a la vez que permitan mantener las interacciones nativas. El obtener este conocimiento para poder elaborar planes de gestión que permitan preservar la función de esos mutualismos por encima de su «disfunción» es, sin duda, un desafío para los investigadores y gestores de la conservación.

Agradecimientos

A José María Fernández-Palacios por la invitación a participar en este simposio. El presente trabajo se enmarca dentro de los proyectos BOS2001-0610 y del proyecto EPIDEMIE EVK2-2000-00736). Agradecemos la información aportada por Félix Medina, Manuel Nogales, Alfredo Valido, Jens Olesen, Eric Vidal, Frederic Medail, Eva Moragues, Tony Whitaker y Don Drake sobre los sistemas en que trabajan.

Referencias

- ALCOVER, J.A. 1980. Note on the origin of the present mammalian fauna from the Balearic islands & Pityusic islands. *Miscellanea Zoológica* 6: 141-149.
- BARRETT, S.C.H. 1996. The reproductive biology & genetics of island plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 725-733.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- BOND, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator & disperser disruption on plant extinction. *Phil. Trans. R. Soc. London* 344:83-90.
- BOURGEAIS, K. 2002. Analyse du rôle des vertébrés dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus spp.* (Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen. pp. 1-36. Tesis de Licenciatura, Université d'Aix-Marseille III Faculté des Sciences et Techniques de St. Jérôme.
- BROWN, A.D.H. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown, A.H.D., Clegg, M.T., Kahler, A.L. & Weir, B.S. (eds.). *Plant population genetics, breeding, & genetic resources*. pp. 145-162. Sinauer, Sunderland, MA, EEUU.
- BROWN, B. J. & MITCHELL, R.J. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set a native congener. *Oecologia* 129: 43-49.

- BURD, M. 1994. Bateman's principle & plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit & seed set. *Bot. Rev.* 60: 83-139.
- CARLQUIST, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press. Nueva York.
- CHRISTIAN, C.E. 2001. Consequences of biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413:635-639.
- CORBET, S.A. 2000. Conserving compartments in pollination webs. *Conservation Biology* 14: 1229-1231.
- COX, P.A. 1983. Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the ieie, *Freycinetia arborea*. *Oikos* 41: 195-199.
- COX, P.A., ELMQUIST, T., PIERSON, E.D. & RAINEY, W.E. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5: 448-454.
- COX, P.A. & ELMQVIST, T. 2000. Pollinator extinction in the Pacific islands. *Conservation Biology* 14: 1237-1239.
- DAILY, G.C. 1997. *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington D.C., EEUU.
- D'ANTONIO, C.M. 1990. Seed production & dispersal in the non-native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of Central California. *Journal of Applied Ecology* 27: 693-702.
- DOBSON, A.P., BRADSHAW, A.D. & BAKER, A.J.M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology & conservation biology. *Science* 277: 515-522.
- DUNCAN, R.P. 1997. The role of competition & introduction effort in the success of the passeriform birds introduced to New Zealand. *American Naturalist* 149: 903-915.
- ELBERLING, H. & OLESEN, J.M. 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography* 22: 314-323.
- ELTON, C.S. 1958. *The ecology of invasions by plants & animals*. Methuen Press, Londres.
- FERGUSON, R.N. & DRAKE, D.R. 1999. Influence of vegetation structure on spatial patterns of seed deposition by birds. *New Zealand J. Bot.* 37: 671-677.
- FUJITA, M.S. & TUTTLE, M.D. 1991. Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened animals of key ecological & economic importance. *Conservation Biology* 5:455-463.
- GIVEN, D.R. 1995. Biological diversity & the maintenance of mutualisms. En: Adersen, H., Loope, L. & Vitousek, P. (eds.). *Island biological diversity & ecosystem function*. pp. 149-162. Springer, Berlín.
- GRABAS, G.P. & LAVERTY, T.M. 1999. The effect of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.; Lythraceae) on the pollination & reproductive success of sympatric co-flowering wetland plants. *Ecoscience* 6: 230-242.
- GRAVES, S.D. & SHAPIRO, A.M. 2003. Exotics as host plants of the California butterfly fauna. *Biological Conservation* 110: 413-433.
- GROSS, C.L. 2001. The effect of introduced honeybees on native bee visitation & fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation* 102: 89-95.
- GROSS, C.L., & MACKAY, D. 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomaceae). *Biological Conservation* 86: 169-178.
- HANSEN, D.M., OLESEN, J.M. & JONES, C.G. 2002. Trees, birds & bees in Mauritius: exploitative competition between introduced honey bees & endemic nectarivorous birds? *Journal of Biogeography* 29: 721-734.
- HERRERA, C.M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of Linnean Society* 35: 95-125.

- HERRERA, C.M. 2000. Measuring the effects of pollinators & herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2.170-2.176.
- HERRERA, C.M., MEDRANO, M., REY, P.J., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M., GARCÍA, M.B., GUITIÁN, J. & MANZANEDA, A. 2002. Interaction of pollinators & herbivores on plant fitness suggest a pathway for correlated evolution of mutualism- & antagonism-related traits. *Proc. Nat. Acad. Scienc.* 99: 16.823-16.828.
- HINGSTON, A.B. & MCQUILLAN, P.B. 1998. Does the introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Apidae) threaten Australia ecosystems? *Australian Journal of Ecology* 23: 539-549.
- HOLWAY, D., LACH, L., SUÁREZ, A.V., TSUTSUI, N.D. & CASE, T.J. 2002. The cause & consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 181-233.
- HOPPER K.R. & RAUSCH, R.T. 1993. Mate finding, number released & the success of biological control introductions. *Ecological Entomology* 18: 321-331.
- INOUE K. 1993. Evolution of mutualism in plant-pollinator interactions on islands. *J. Bioscience* 18: 525-536.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination & dispersal: connectance, dependence asymmetries & coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- JORDANO, P., ZAMORA, R., MARAÑÓN, T. & ARROYO, J. 2000. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* 1: 1-10.
- KEANE, R.M. & CRAWLEY, M.J. 2002. Exotic plant invasions & the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17:164-169.
- KEARNS, C.A., INOUE, D.W. & WASER, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology & Systematics* 29: 83-112.
- LADLEY, J.J. & KELLY, D. 1995. Explosive New Zealand mistletoe. *Nature* 378: 766.
- LEVINE, J.M., VILA, M., D'ANTONIO, C.M., DUKES, J.S., GRIGULIS, K. & LAVOREL, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 775-781.
- LLOYD, D.G. 1985. Progress in the understanding the natural history of New Zealand plants. *New Zealand Journal of Botany* 23: 707-722.
- LODGE D.M. & SGRADER-FRECHETTE, K. 2003. Nonindigenous Species: Ecological Explanation, Environmental Ethics & Public Policy. *Conservation Biology* 17: 31-37.
- LONSDALE, W.M. 1999. Global patterns in plant invasions & the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1533.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, & control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- MARSHALL, A.G. 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) & their food plants: a survey. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 351-369.
- MOONEY, H.A. & HOBBS, R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- MYERS, J.H., SIMBERLOFF, D., KURIS, A.M. & CAREY, J.R. 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 316-320.
- MEEHAN, H.J., MCCONKEY, K.R. & DRAKE, D.R. 2002. Potential disruptions to seed dispersal mutualisms in Tonga, Western Polynesia. *Journal of Biogeography* 29: 695-712.
- MEMMOTT, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.

- NABHAM, G.P. & BUCHMANN, S.L. 1997. Services provided by pollinators. En: Daily, G.C. (ed.) *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems*. pp. 133-150. Island Press, Washington.
- NOGALES, M. & MEDINA, F.D. 1996. A review of the diet of feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) on the Canary Islands, with new data from the laurel forest of La Gomera. *Z. Saugtierkunde* 61: 1-6.
- OLESEN, J.M. & JORDANO, P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2.416-2.424.
- OLESEN, J.M. & VALIDO, A. 2002. Lizards as pollinators & seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 177-181.
- OLESEN, J.M., ESKILDSEN, L.I. & VENKATASAMY, S. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes & endemic super generalists. *Diversity & Distributions* 8: 181-192.
- OLESEN, J.M., RONSTED, N., TOLDERLUND, U., CORNETT, C., MOLGAARD, P., MADSEN, J., JONES, C.G. & OLSEN, C.E. 1998. Mauritian red nectar remains a mystery. *Nature* 393: 529.
- OLSON, S.L. 1989. Extinction on islands: Man as a catastrophe. En: Western, D. & Pearl M.C. (eds.). *Conservation for the Twenty-first Century*. pp. 50-53. Oxford Univ. Press, Oxford.
- OLLERTON, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84: 767-769.
- PATON, D.C. 1993. Honeybees in the Australian environment. Does *Apis mellifera* disrupt or benefit the native biota? *Bioscience* 43: 95-103.
- PATON, D.C. 1997. Honey Bees *Apis mellifera* & the disruption of plant-pollinator systems in Australia. *Victorian Naturalist* 114: 23-29.
- PATON, D.C. 2000. Disruption of bird-plant pollination systems in Southern Australia. *Conservation Biology* 14: 1.232-1.234.
- REJMÁNEK, M. 1996. Species richness & resistance to invasions. En: Orians, G., Dirzo, R. & Cushman J.H. (eds.) *Biodiversity & ecosystem processes in tropical forest*. pp. 153-172. Springer, Nueva York.
- REJMÁNEK, M. 1998. Invasive plants & invisable ecosystems. En: Sandlund, O.T., Schei, P.J. & Viken, A. (eds.) *Invasive species & biodiversity management*. pp. 79-102. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- RICHARDSON, D.M., ALLSOPP, N., D'ANTONIO, C.M., MILTON, S.J. & REJMÁNEK, M. 2000. Plant invasions- The role of mutualisms. *Biol. Rev.* 75: 65-93.
- RIERA, N., TRAVESET, A. & GARCÍA O. 2002. Breakage of mutualisms by exotic species: the case of *Cneorum tricoccon* L. in the Balearic Islands (Western Mediterranean Sea). *Journal of Biogeography* 29: 713-719.
- ROUBIK, D.W. 2000. Pollination system stability in Tropical America. *Conservation Biology* 14: 1.235-1.236.
- SALLABANKS, R. 1993. Fruiting plant attractiveness to avian seed dispersers: Native vs. invasive *Crataegus* in Western Oregon. *Madroño* 40: 108-116.
- SIMBERLOFF, D. 1986. Introduced insects: A biogeographic & systematic perspective. En: Mooney, H.A. & Drake, J.A. (eds.). *Ecology of biological invasions of North America & Hawaii*. pp. 3-26. Springer, Nueva York.
- SIMBERLOFF, D. 2000a. Global climate change & introduced species in United States forests. *Science of the Total Environment* 262: 253-261.
- SIMBERLOFF, D. 2000b. Extinction-proneness of island species: causes & management implications. *Raffles Bull. Zool.* 48: 1-9.
- SIMBERLOFF, D. & VON HOLLE, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.

- SMITH, C.W. 1985. Impact of alien plants on Hawai's native biota. en Stone, C.P. & Scott, J.M. (eds.). *Hawai's Terrestrial Ecosystems: Preservation & Management*. pp. 180-259. Cooperative National Parks Resources Studies Unit, Univ. of Hawai, Honolulu.
- SMITH, T.B., FREED, L.A., KAIMANU LEPSON, J. & CAROTHERS, J.H. 1995. Evolutionary consequences of extinctions in populations of a Hawaiian honeycreeper. *Conservation Biology* 9: 107-113.
- STEADMAN, D.W. 1995. Extinction of birds on tropical Pacific Islands. En: Steadman, D.W. (ed.). *Late Quaternary Environments & Deep History: a Tribute to Paul S. Martin*. pp 33-49. Inc. Scientific Papers, vol. 3; Hot Springs.
- STOHLGREN T.J., BINKLEY, D., CHONG, G.W., KALKHAN, M.A., SCHELL, L.D., BULL, K.A., OTSUKI, Y., NEWMAN, G., BASHKIN, M. & SON, Y. 1999. Exotic plants species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- STOHLGREN T.J., BARNETT, D.T. & KARTESZ, J.T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology & the Environment* 1: 11-14. [ver réplicas por Renne I.J. & Tracy, F.T. y por Rejmánek, M. en: The rich get richer - responses. *Front. Ecol. Envir.* 3: 122-123; y contra-réplica de los autores en: The rich get richer - The authors reply. *Front. Ecol. Envir.* 3: 124.]
- THORP R.W., WENNER, A.M. & BARTHELL, J.F. 1994. Flowers visited by honeybees & native bees on Santa Cruz Island. En: Halvorson, W.L. & Meander, G.J. (eds.). *Proceedings of the Fourth California Islands Symposium: update on the status of resources*. pp. 351-365. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara.
- TRAVERSE, A. 1999. La importancia de los mutualismos para la conservación de la biodiversidad en ecosistemas insulares. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 527-538.
- TRAVERSE, A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 117-126.
- TRAVERSE, A. & SÁEZ, E. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards & insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia* 111: 241-248.
- UNITED NATIONS ENVIRONMENT PROGRAMME. 1999. GEO-2000. Global Environment Outlook. Earthscan Public., Londres. <http://www.grida.no/geo2000/english/index.htm>
- VALIDO, A. 1999. *Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (Gen. Gallotia, Lacertidae)*. Tesis Doctoral, Universidad de la Laguna.
- VALIDO, A., DUPONT, Y.L. & HANSEN, D.M. 2002. Native birds & insects, & introduced honey bees visiting *Echium wildpretii* (Boraginaceae) in the Canary Islands. *Acta Oecologica* 23: 413-419.
- VAUGHTON, G. 1996. Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Plant. Syst. Evol.* 200: 89-100.
- VITOUSEK P.M., LOOPE, L.L. & STONE, C.P. 1987. Introduced species in Hawai: biological effects & opportunities for ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 2: 224-227.
- WALKER B. & STEFFEN, W. 1997. An overview of the implications of global change for natural & manager terrestrial ecosystems. *Cons. Ecology*. 1: <http://www.consecol.org/vol1/iss2/art2>
- WASER, N.M. 1996. Generalization in pollination systems, & why it matters. *Ecology* 77: 1.043-1.060.

- WEBB, C.J. & KELLY, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 442-447.
- WELTZIN J.F., BELOTE, R.T. & SANDERS, N.J. 2003. Biological invaders in a greenhouse world: will elevated CO₂ fuel plant invasions? *Frontiers in Ecology & the Environment* 1: 146-153.
- WHITTAKER, R.J. 1998. *Island Biogeography: Ecology, Evolution & Conservation*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- WILLIAMSON, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres.
- WILLSON, M.F. & BURLEY, N. 1983. *Mate choice in plants*. Princeton University Press, Princeton.
- WOLFE, L.M. 2002. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist* 160: 705-711.
- ZAMORA, R. 2000. Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological & evolutionary consequences. *Oikos* 88: 442-447.