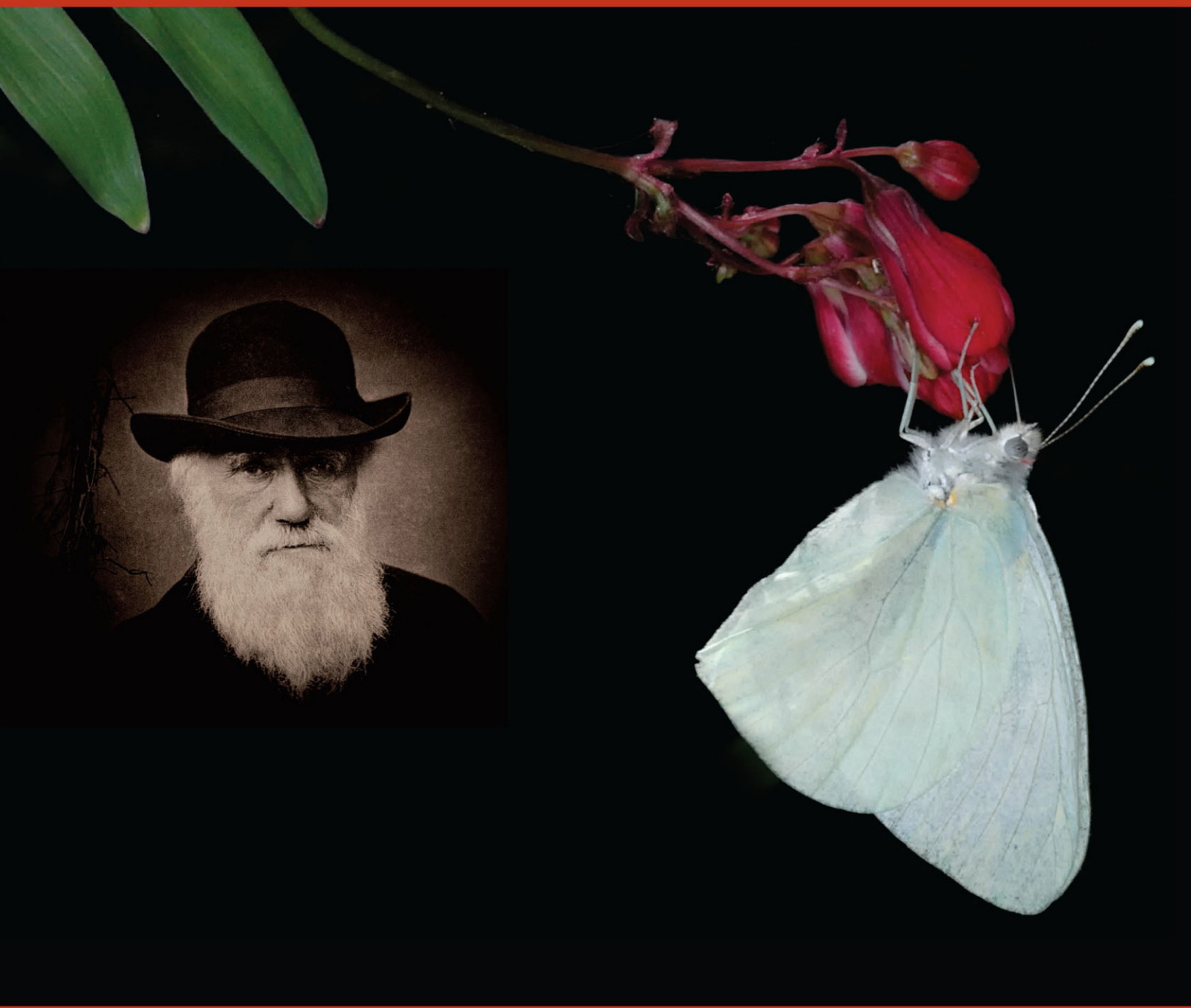
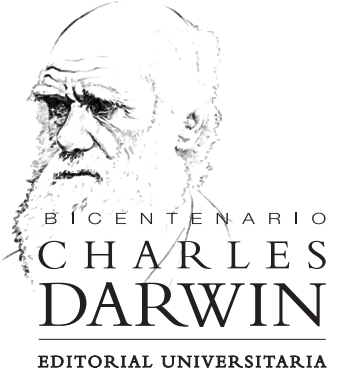
ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

RODRIGO MEDEL - MARCELO A. AIZEN - REGINO ZAMORA
(EDITORES)



EDITORIAL UNIVERSITARIA

ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL



ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

Rodrigo Medel, Marcelo A. Aizen & Regino Zamora
(Editores)

EDITORIAL UNIVERSITARIA

577
E19e Ecología y evolución de interacciones planta-animal /
Rodrigo Medel, Marcelo A. Aizen & Regino Zamora (editores) --
1ª ed.
— Santiago de Chile : Universitaria, 2009.
399 p.: 75 il. (algs. col.) ; 21,5 x 27 cm. —
(Bicentenario Charles Darwin)
Incluye glosario e índice de términos.
Bibliografía: p.343-399.

ISBN: 978-956-11-2092-1

1. Ecología. 2. Evolución. I. Medel, Rodrigo, ed.
II. Aizen, Marcelo A., ed. III. Zamora, Regino, ed.

© 2009, RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN, REGINO ZAMORA.
Inscripción Nº 184.800, Santiago de Chile.

Derechos de edición reservados para todos los países por
© Editorial Universitaria, S.A.
Avda. Bernardo O'Higgins 1050, Santiago de Chile.

editor@universitaria.cl

Ninguna parte de este libro, incluido el diseño de la portada,
puede ser reproducida, transmitida o almacenada, sea por
procedimientos mecánicos, ópticos, químicos
o electrónicos, incluidas las fotocopias,
sin permiso escrito del editor.

ISBN 978-956-11-2092-1

Se terminó de imprimir esta
PRIMERA EDICIÓN,
en los talleres de Salesianos Impresores S.A.,
General Gana 1486, Santiago de Chile,
en diciembre de 2009.

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN
Yenny Isla Rodríguez
Norma Díaz San Martín

PORTADA
Fotografía Darwin. Reproducida con autorización de John Van Wyhe ed.,
The Work of Charles Darwin Online (http:/darwin-online.org.uk/)

Fotografía interacción. *Bomarea salsilla* (Alstroemeraceae) visitada por
Mathania leucothea (Pieridae). Crédito: Rodrigo Medel.

AÑO DEL BICENTENARIO
del nacimiento de CHARLES DARWIN.

www.universitaria.cl

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

Contenido

Prólogo de John N. Thompson 6

Prefacio 8

Autores 10

Sección 1.
Aspectos conceptuales en interacciones planta-animal 13

Capítulo 1.
Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal 17
Pedro Jordano, Diego Vázquez y Jordi Bascompte.

Capítulo 2.
Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudio de casos en plantas polinizadas por esfíngidos 43
Andrea A. Cocucci, Marcela Moré y Alicia N. Sérsic.

Capítulo 3.
Diversidad de polinizadores, generalización ecológica y conservación de plantas 61
José M. Gómez y Francisco Perfectti.

Capítulo 4.
Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural 77
Rodrigo Medel y Julieta Nattero.

Capítulo 5.
Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales 95
María B. García y Johan Ehrlén.

Capítulo 6.
Variación geográfica y mosaicos de selección en las interacciones planta-animal 113
Pedro J. Rey, Julio M. Alcántara, Antonio J. Manzaneda, José L. Garrido y José M. Ramírez.

Capítulo 7.
La escala espacial de las interacciones planta-animal 133
Daniel García, Natacha P. Chacoff, José Manuel Herrera y Guillermo C. Amico.

Capítulo 8.
Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad 157
Anna Traveset, Manuel Nogales y Luis Navarro.

9. Interacciones positivas planta-planta, reglas de ensamblaje y la conservación de la diversidad 181
Alfonso Valiente-Banuet, Elena Baraza, Regino Zamora y Miguel Verdú.

Sección 2.
Interacciones en un mundo cambiante 195

Capítulo 10.
Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados 199
Ramiro Aguilar, Lorena Ashworth, Luciano Cagnolo, Mariana Jausoro, Mauricio Quesada y Leonardo Galetto.

Apéndice 1 226

Apéndice 2 228

Apéndice 3 230

Capítulo 11.
Dispersión de semillas y demografía de las plantas en un contexto de variabilidad ambiental: el rol de los frugívoros sobre el reclutamiento de *Cryptocarya alba* (Lauraceae) en el matorral de Chile central 233
Ramiro O. Bustamante.

Capítulo 12.
Especies invasoras y mutualismos planta-animal 247
Carolina Morales, Anna Traveset y Nelson Ramírez.

Capítulo 13.
La biología reproductiva en la predicción del potencial invasor de plantas superiores exóticas 263
Ileana Herrera, Nelson Ramírez y Jafet M. Nassar.

Capítulo 14.
Cambio climático y modificación de interacciones planta-animal 287
José A. Hódar, José Ramón Obeso y Regino Zamora.

Capítulo 15.
Conservación de las interacciones insecto-planta y transferencia de conocimientos en la Amazonía 301
Marlúcia Bonifácio Martins, Roberta de Melo Valente, Márcia Motta Maués, Francisco Plácido Magalhães, Sarita de Faveri y Adriana Colossio.

Capítulo 16.
Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico: el caso del mutualismo de polinización 315
Marcelo A. Aizen y Natacha P. Chacoff.

Glosario 331

Índice de términos 335

Referencias 343

Prólogo

Gran parte de la diversificación de la vida en la Tierra es el resultado del simple hecho que casi todas las especies deben interactuar con otras para sobrevivir y reproducirse. Las especies parasitan, depredan y forman relaciones mutualistas con otras especies. Gran parte de la evolución, entonces, no está circunscrita solamente a la evolución de las especies, sino a la evolución de las múltiples maneras en que las especies explotan a otras y evitan ser explotadas. Así como el proceso evolutivo ha producido millones de especies, también ha producido decenas de millones, o tal vez cientos de millones de interacciones entre las especies, conformando la compleja trama de la vida que Darwin denominó la ribera enmarañada.

Las interacciones entre plantas y animales son especialmente diversas. Los animales no sólo han evolucionado la habilidad para alimentarse directamente de los tejidos vegetales, sino que las plantas han evolucionado la habilidad de explotar a los animales. La mayor parte de las plantas del planeta dependen de animales para polinizar sus flores o dispersar sus semillas. Por consiguiente, la trama de interacciones entre plantas y animales de cualquier ecosistema involucra una combinación de relaciones mutualistas y antagonistas que varía entre las especies y ecosistemas en un mundo en constante cambio. La habilidad de los ecosistemas terrestres para sostener la diversidad de la vida, así como nuestras propias sociedades, depende en gran medida de las complejas tramas de interacción planta-animal.

Esta compleja trama de la vida, sin embargo, está en constante peligro de ser desintegrada a medida que nuestras propias sociedades humanas transforman los principales ecosistemas del planeta. Si deseamos mantener la riqueza biológica de nuestro planeta y ecosistemas saludables para el futuro, debemos desarrollar un profundo entendimiento acerca de cómo los procesos ecológicos y evolutivos continuamente moldean las interacciones entre plantas y animales. Los esfuerzos de científicos en diversas partes del mundo nos proporcionan un creciente arreglo de aproximaciones de investigación que otorgan robustas respuestas a preguntas sobre la manera en que la trama de la vida se organiza y cambia a medida que intervenimos los ecosistemas.

Los capítulos de este libro resumen gran parte de tales aproximaciones de investigación y aplicación para la comprensión de las interacciones planta-animal. La mayor parte de las contribuciones combinan aproximaciones ecológicas y evolutivas, reflejando de esta manera nuestra creciente comprensión que la evolución es un proceso en curso y que ocurre en todas las interacciones. No hay distinción entre tiempo ecológico y tiempo evolutivo. Contamos con muchos ejemplos de interacciones que han evolucionado en los últimos cien años en respuesta a cambios en las condiciones ambientales. En la medida que continuemos imponiendo cambios en los ecosistemas, es probable que veamos muchos ejemplos de evolución rápida en los años venideros. En consecuencia, si queremos lograr una verdadera comprensión de las fuerzas que organizan la trama de la vida, aun en cortas escalas de tiempo, necesitamos aproximaciones que conecten los procesos ecológicos con los evolutivos.

En este libro se capturan los principales desafíos que actualmente enfrentamos los científicos que estudiamos interacciones interespecíficas. Históricamente, muchos estudios de interacciones entre especies se han concentrado en comprender la manera en que las especies interactúan con una o unas pocas especies. El foco actual consiste en entender la manera cómo las especies varían en sus interacciones a través de los paisajes, en entender cómo aquella variación afecta la ecología y coevolución de las interacciones a través de múltiples escalas espaciales, y en entender cómo las complejas redes de especies interactuantes son moldeadas por procesos ecológicos, evolutivos y coevolutivos. Estas preguntas nos demandan diversas aproximaciones. Para enfrentar este desafío debemos expandir nuestro conocimiento mediante colaboraciones entre científicos con diferentes habilidades.

Los capítulos de este libro son escritos principalmente por científicos de países iberoamericanos, quienes están desarrollando una amplio rango de nuevas colaboraciones que conectan aproximaciones ecológicas y evolutivas. El estudio de la ecología evolutiva de interacciones planta-animal tiene una larga y distinguida historia en Latinoamérica y España. La alta diversidad biológica presente en los climas tropicales, mediterráneos y templados ha estimulado por décadas el desarrollo de nuevas hipótesis y aproximaciones para estudiar y explicar aquella notable diversidad. Este libro refleja no sólo aquel hecho histórico, sino también su continua expansión. El actual es un momento excitante para los estudios sobre interacciones planta-animal ya que la trama internacional de interacciones entre científicos continúa creciendo y produciendo nuevas aproximaciones y colaboraciones.

Colectivamente, este libro aborda los tres principales desafíos en el estudio de las interacciones interespecíficas. ¿Cómo desarrollamos nuevos marcos conceptuales y aproximaciones que nos ayuden a organizar nuestra comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos que moldean las interacciones entre las especies?, ¿de qué manera la fragmentación de los hábitats, la defaunación de los ecosistemas, la propagación de especies invasoras y el cambio global afectan la trama de la vida mediante rápidos cambios ecológicos y evolutivos?, ¿cuál es la mejor manera de usar nuestro conocimiento para conservar la trama de la vida para futuras generaciones? Estos capítulos son guías que señalan el trabajo que resta por hacer por nosotros y por las siguientes generaciones de científicos.

John N. Thompson
University of California Santa Cruz

Prefacio

Las interacciones ecológicas planta-animal representan la red que aglutina las especies presentes en los ecosistemas y son por lo tanto la estructura desde la cual se despliega la biodiversidad. Estudios recientes evidencian las consecuencias en cascada que tendría la pérdida de tales interacciones sobre el mantenimiento de la biodiversidad, en los flujos de energía y en la propia dinámica de las comunidades. El resultado de las interacciones entre plantas y animales está muy condicionado por el grado de manejo humano del paisaje. Los impactos humanos directos e indirectos condicionan el tipo, intensidad y balance global de las interacciones planta-animal, al provocar extinciones selectivas de especies, introducciones de especies exóticas y fragmentar y degradar los hábitats originales. Es fundamental por tanto el incorporar explícitamente el estudio de interacciones planta-animal en los análisis de biodiversidad, y en los estudios sobre el funcionamiento ecológico de los ecosistemas.

Este volumen se generó con la convicción que el estudio de las interacciones planta-animal se beneficiaría de la presentación reunida de estudios conceptuales y aplicaciones para un público de habla hispana. A pesar de que la gran mayoría de los sistemas naturales e interacciones planta-animal más estudiados y paradigmáticos ocurren en países de Iberoamérica, la mayor parte de los libros sobre el tema publicados en los últimos años han sido escritos para profesionales y estudiantes anglosajones. Esto ha restringido de manera importante la difusión del conocimiento adquirido durante décadas de investigación hacia los distintos estamentos de nuestros países y con ello se ha limitado el diseño creativo de nuevas soluciones y respuestas a las diversas amenazas relacionadas con la pérdida de biodiversidad. En nuestras discusiones informales en varios congresos, descubrimos paulatinamente un interés compartido por participar en la generación de un volumen dirigido a una audiencia hispano parlante donde se reuniera de una manera amplia los diversos puntos de vistas y aproximaciones conceptuales y metodológicas que cada uno de los contribuyentes ha experimentado a lo largo de sus investigaciones. Es así como auspiciados por el Programa de Cooperación Iberoamericano CYTED, el proyecto XII-6 "Las interacciones ecológicas entre plantas y animales como generadoras de biodiversidad: su papel en la dinámica y conservación de los ecosistemas" ha servido como foro donde investigadores de diferentes países iberoamericanos hemos discutido sobre el estado del conocimiento de las interacciones ecológicas planta-animal como pilares de la conservación. Este proyecto ha aglutinado a buen número de grupos que investigan en el área de las interacciones planta-animal en Iberoamérica, y que trabajan en las regiones más diversas del planeta, desde la foresta amazónica, hasta los ambientes de alto estrés, como altas montañas y desiertos. Los 18 grupos de investigación participantes en nuestra propuesta pertenecen a 7 países de la comunidad iberoamericana: Argentina, Brasil, Chile, Cuba, España, México y Venezuela. Autores de la mayoría de estos países contribuyeron con su perspectiva particular a la conformación de este volumen, el cual no debiera ser interpretado como un conjunto de escritos independientes sobre temas específicos sino como un conjunto articulado de perspectivas que es más que la suma de las contribuciones particulares. Los autores que contribuyeron a este volumen han efectuado un admirable esfuerzo por sintetizar sus visiones lo cual ha satisfecho con creces nuestras expectativas iniciales.

Las expectativas con un nuevo libro son variadas. Por una parte, es nuestra expectativa que este volumen sirva para proporcionar una síntesis de, al menos una parte, del enorme caudal de conocimientos existente en la disciplina. Mucho de aquel conocimiento debiera ser transferible directa o indirectamente hacia la gestión de la vida silvestre, cuya implementación en planes de manejo, restauración y conservación requiere necesariamente del conocimiento que tengamos de nuestros sistemas naturales. También esperamos que el libro sirva como punto de partida para estimular discusiones y seminarios

de estudiantes de pre y postgrado interesados en el tema en los países de habla hispana. Es a este grupo a quienes está dirigido principalmentre este esfuerzo colectivo. Finalmente, esperamos que este libro sirva de estímulo para las nuevas generaciones de científicos interesadas en comprender y develar la sutileza, complejidad y belleza de las interacciones planta-animal en la naturaleza.

Expresamos nuestra gratitud a Marcela Cuartas y Sergio Scott por su colaboración editorial y a Carezza Botto por numerosas discusiones y sugerencias sobre la estructura del volumen. Finalmente, agradecemos al Programa de Cooperación Iberoamericano CYTED (proyecto XII-6), al Programa Institucional de Ecología y Biodiversidad (PIEB) de la Universidad de Chile, a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile y a los proyectos Anillo PBCT 34-2006 y Núcleo Milenio P99-103F por apoyar esta iniciativa.

Santiago de Chile
Marzo 2009

Autores

Ramiro Aguilar. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: raguilar@imbiv.unc.edu.ar

Marcelo A. Aizen. Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: marcelo.aizen@gmail.com

Julio M. Alcántara. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Jaén, España. E-mail: jmalcan@ujaen.es

Guillermo C. Amico. Laboratorio Ecotono-CRUB, Universidad Nacional del Comahue, UP Universidad, (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: guilleamico@yahoo.com.ar

Lorena Ashworth. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: lash@imbiv.unc.edu.ar

Elena Baraza. Departamento de Biología, Universidad de las Islas Baleares, Palma (Illes Balears) E-07122, España. E-mail: elena.baraza@vib.es

Jordi Bascompte. Grupo de Ecología Integrativa. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Pabellón del Perú, Avda. María Luisa, s/n, E-41013 Sevilla, España. E-mail: bascompte@ebd.csic.es

Ramiro O. Bustamante. Departamento de Ciencias Ecológicas, Instituto de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: rbustama@uchile.cl

Luciano Cagnolo. Centro de Investigaciones Entomológicas, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sársfield 1611, Córdoba (5016), Argentina. E-mail: lcagnolo@efn.uncor.edu

Natacha P. Chacoff. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, CC 507, (5500) Mendoza, Argentina. E-mail: nchacoff@lab.cricyt.edu.ar

Andrea A. Cocucci. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: asersic@efn.uncor.edu

Adriana Colossio. E-mail: adrinalinha@yahoo.com.br

Johan Ehrlén. Department of Botany, Stockholm University, S - 10691 Stockholm, Sweden. E-mail: ehrlen@botan.su.se

Sarita de Faveri. Museu Paraense Emilio Goeldi caixa posta 399. Coordenação de Zoologia Campus de Pesquisa Avenida. Perimetral 1901 Terra Firme Belém Pará CEP 66040-170. E-mail: sfaveri@museu-goeldi.br

Leonardo Galetto. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: leo@imbiv.unc.edu.ar

Daniel García. Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España. E-Mail: danielgarcia@uniovi.es

María B. García. Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC. Apartado 202, 50080 Zaragoza, España. E-mail: mariab@ipe.csic.es

José L. Garrido. Departamento de Biología Evolutiva. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Sevilla, España. E-mail: jlgarrido@ebd.csic.es

José M. Gómez. Departamento de Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: jmgreyes@ugr.es

Ileana Herrera. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos, Aptdo. 21827, Caracas 1020A, Venezuela. E-mail: iherrera@ivic.ve

José Manuel Herrera. Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España. E-mail: herrerajm.uo@uniovi.es

Mariana Jausoro. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: mjausoro@imbiv.unc.edu.ar

Pedro Jordano. Grupo de Ecología Integrativa. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Pabellón del Perú, Avda. María Luisa, s/n, E-41013 Sevilla, España. E-mail: jordano@ebd.csic.es

José A. Hódar. Departamento de Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: jhodar@ugr.es

Francisco Plácido Magalhães. Universidade Federal do Pará, Campus de Altamira, Altamira. Rua José Porfírio, Nº 2515. E-mail: placidomagalhaes@yahoo.com.br

Antonio J. Manzaneda. Departamento de Biología Evolutiva. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Sevilla, España. E-mail: ajm39@duke.edu

Marlúcia Bonifácio Martins. Museu Paraense Emilio Goeldi caixa posta 399. Coordenação de Zoologia Cam-

pus de Pesquisa Avenida. Perimetral 1901 Terra Firme Belém Pará CEP 66040-170. E-mail: marlucia@museu-goeldi.br

Rodrigo Medel. Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: rmedel@uchile.cl

Roberta de Melo Valente. Universidade Federal do Pará. Museu Paraense Emilio Goeldi caixa posta 399. Coordenação de Zoologia Campus de Pesquisa Avenida. Perimetral 1901 Terra Firme Belém Pará CEP 66040-170.E-mail: roberta@museu-goeldi.br

Carolina Morales. Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400, Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: cmorales@crub.uncoma.edu.ar

Marcela Moré. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: mmore@efn.uncor.edu

Márcia Motta Maués. Embrapa Amazônia Oriental. Laboratorio de Entomología. Trav. Dr. Enéas Pinheiro s/n, Belém, PA 66095-100. E-mail: marcia@cpatu.embrapa.br

Jafet M. Nassar. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos, Aptdo. 21827, Caracas 1020A, Venezuela. E-mail: jnassar@ivic.ve

Julieta Nattero. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: jnattero@efn.uncor.edu

Luis Navarro. Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Biología, Campus As Lagoas-Marcosende, Universidad de Vigo, 36210-Vigo, España. Email: lnavarro@uvigo.es

Manuel Nogales. Grupo de Ecología y Evolución en Islas (CSIC-IPNA), C/ Astrofísico Francisco Sánchez nº 3, 38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España. Email: mnogales@ipna.csic.es

José Ramón Obeso. Departamento de Biología, Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España. E-mail: jrobeso@uniovi.es

Francisco Perfectti. Departamento de Genética. Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: fperfect@ugr.es

Mauricio Quesada. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Apartado Postal 27-3, (Xangari), Morelia, Michoacán 58089, México. E-mail: mquesada@oikos.unam.mx

José M. Ramírez. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Jaén, España. E-mail: ramirez@ebd.csic.es

Nelson Ramírez. Universidad Central de Venezuela, Instituto Biología Experimental, Centro Botánica Tropical, Aptdo. 48312, Caracas 1041A, Venezuela. E-mail: nramirez@reacciun.ve

Pedro J. Rey. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Jaén, España. E-mail: prey@ujaen.es

Alicia N. Sérsic. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: asersic@efn.uncor.edu

John N. Thompson. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Santa Cruz, California 95064, USA. E-mail: thompson@biology.ucsc.edu

Anna Traveset. Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), C/ Miguel Marqués nº 21, 07190 Esporles, Mallorca, Illes Balears, España. E-mail: atraveset@uib.es

Alfonso Valiente Banuet. Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM, Apartado postal 70-275, México 04510, D.F., México. E-mail: avalib@gmail.com

Diego Vázquez. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, CC 507, 5500 Mendoza, Argentina. E-mail: dvazquez@lab.cricyt.edu.ar

Miguel Verdú. Centro de Investigación sobre Desertificación-CIDE-(CSIC/UV/GV) Apartado oficial 46470, Valencia, España. E-mail: verdu@uv.es

Regino Zamora. Departamento de Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: rzamora@ugr.es

CAPÍTULO 8
Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad

Anna Traveset, Manuel Nogales y Luis Navarro

8.1. Islas como puntos calientes de biodiversidad a nivel mundial

Tradicionalmente, las islas han sido consideradas como valiosos laboratorios naturales, los cuales –dada su relativa sencillez en la composición de sus biotas– son ecosistemas ideales para el estudio de determinados procesos ecológicos y evolutivos. Las características de la biota de las islas están relacionadas con aspectos biogeográficos (escaso número de especies que componen la flora y la fauna, alto grado de endemicidad y presencia de elementos relícticos), poblacionales (efecto de la compensación de densidades por parte de algunas especies), ecológicas (ampliación del nicho trófico por parte de algunos organismos, reducción de la competencia interespecífica), o evolutivas (radiación adaptativa, tendencias al gigantismo/enanismo, pérdida de la capacidad locomotora y de la dispersión biológica) (revisado en Whittaker y Fernández Palacios, 2007).

A pesar de que en general las biotas insulares se caracterizan por presentar una flora y fauna depauperadas respecto a los ecosistemas continentales, tienen una particularidad: su elevado nivel de endemicidad. Esto, asociado a la reducida extensión que ocupan respecto a las zonas continentales, sitúa a las islas como ecosistemas de alta diversidad biológica, lo que las ha llevado a ser consideradas, en general, como "puntos calientes de biodiversidad" (Myers, 1990). Asimismo, el elevado grado de endemicidad y los filtros impuestos a la inmigración de especies desde el continente han derivado en una biodiversidad muy particular, con muchas peculiaridades y diferencias respecto a los ecosistemas continentales (Carlquist, 1974; Whittaker y Fernández Palacios, 2007). Entre los distintos grupos taxonómicos, las plantas superiores y los reptiles son, probablemente, los mejor estudiados en este tipo de ecosistemas. Las islas, con una superficie terrestre próxima al 3% de la Tierra, albergan más de 35.000 especies de plantas superiores, lo que supone más del 13% del total de las plantas descritas en el mundo. El porcentaje de plantas endémicas en islas suele ser muy alto (ver Tabla 3.2 en Whittaker y Fernández-Palacios, 2007), llegando a alcanzar los niveles más elevados en archipiélagos como Hawaii (aprox. el 90%), Nueva Zelandia (82%) o Nueva Caledonia (80%). En el caso de los reptiles, las islas albergan multitud de especies exclusivas de una única isla (60% de los reptiles terrestres en la isla de Mona, 60% de eslizones en islas del Pacífico tropical, Adler *et al.,* 1995), e incluso, de géneros endémicos, como es el caso de *Gallotia*, cuyos lagartos son endémicos de las islas Canarias (Izquierdo *et al.,* 2004), o las iguanas de roca, *Cyclura*, de las Antillas Mayores. Aunque menos estudiados por su complejidad taxonómica, en el caso de los insectos, un elevado grado de endemicidad también ha sido descrito para Canarias (38.5% de especies endémicas, Izquierdo *et al.,* 2004), los lepidópteros en las islas del Pacífico tropical (35% de endemicidad, Adler y Dudley 1994) o de grupos como las moscas de la fruta en Hawaii (Wagner y Funk,

1995). Análisis realizados en islas del Pacífico tropical (ver Carvajal y Adler, 2005) también arrojan valores elevados de endemicidad para grupos taxonómicos como las aves (66%) o los mamíferos (53%). A estas peculiaridades relacionadas con la diversidad de especies en islas, hay que sumar las relacionadas con la abundancia de determinadas especies, explicadas por los modelos de compensación de densidades (Wright, 1980). Así, estudios recientes explican, por ejemplo, el fenómeno de la sobre-representación de reptiles que se produce en islas como una respuesta a la escasez de competidores y depredadores que este grupo de animales tiene en los ambientes insulares (Buckley y Jetz, 2007). Como veremos más adelante, estas particularidades en la composición y abundancia de la fauna y flora de las islas van a tener implicaciones directas en el tipo e intensidad de los mutualismos entre plantas y animales.

El elevado número de especies endémicas contrasta con la gran fragilidad que presentan las islas, al ser territorios de limitada extensión y, en numerosas ocasiones, estar sometidos a una fuerte alteración ambiental como producto de la actividad humana. Además, esta fragilidad es en parte debido a que las islas presentan floras y faunas disarmónicas, es decir, con una composición y una proporción de las diferentes familias que difiere de la flora y fauna de la región "fuente", que habitualmente suele ser el continente más cercano (Carlquist, 1974; Adsersen, 1995; Grant, 1998). Es por ello que las islas se encuentran muy ligadas al fenómeno de la extinción, siendo éste el destino final de muchas especies. De hecho, el 80% de las extinciones conocidas desde tiempos históricos (aproximadamente desde el año 1.600 d.C) hasta la actualidad corresponden a especies insulares (Groombridge, 1992). Las causas de estas extinciones son diversas, pero se podrían citar, entre otros factores, una distribución geográfica restringida, poblaciones a menudo reducidas, alteraciones en relaciones mutualistas y escasa variabilidad genética. Además, esta pérdida de biodiversidad como producto de los numerosos eventos de extinción de especies en islas se ha visto magnificado por el fenómeno de la "globalización" de la economía mundial, la cual está favoreciendo enormemente el riesgo de invasiones biológicas que resultan altamente perniciosas para el mantenimiento de la peculiar biodiversidad insular, como se ha visto en Canarias (Nogales *et al.,* 2005), o en Nueva Zelanda (Kelly *et al.*, 2006), o en Galápagos (Jäger *et al.,* 2007), por citar algunos ejemplos. Las especies invasoras, además, tienen la capacidad de alterar significativamente la estructura de las redes mutualistas en la comunidad invadida (ver Morales *et al.,* este volumen) y de provocar cambios en el éxito reproductivo de las especies nativas mediante diversos mecanismos (Traveset y Richardson, 2006). Dichas disrupciones se añaden a las que provocan también los efectos de fragmentación del hábitat (Aguilar *et al.,* 2006) cada vez más comunes en nuestro planeta. Estas disrupciones mutualistas, y concretamente las que tienen lugar en islas, son tratadas más adelante en este capítulo.

Nuestro objetivo principal es sintetizar la información disponible sobre la importancia de las interacciones mutualistas planta-animal en la evolución de las características de la biota insular, especialmente en las de la flora, y mostrar los patrones emergentes de dichas interacciones en estos peculiares ecosistemas. A su vez, señalaremos las hipótesis que se han puesto a prueba o que aún quedan por contrastar en futuras investigaciones para explicar estos patrones. Nos centraremos básicamente en las islas oceánicas y para-oceánicas, dejando a un lado las estrictamente continentales por tener unas características intrínsecas diferentes a las primeras y no diferir tan marcadamente con aquellas del continente. (Ver Recuadro 8.1).

Recuadro 8.1. Tipos de islas según su origen.

a) Islas oceánicas: son aquellas que han emergido sobre placas oceánicas y que nunca han estado conectadas con el continente. Ejemplos: Hawaii, Canarias, Galápagos, Tristan da Cunha, Islandia.

b) Islas paraoceánicas (*sensu* Alcover *et al.*, 1998) (equivalentes a los denominados "fragmentos continentales", según la clasificación de Alfred Russell Wallace; Whittaker y Fernández-Palacios (2007): son aquellas que aún habiendo estado conectadas en un pasado al continente tienen características biológicas similares a las islas oceánicas, bien porque la conexión isla-continente tuvo lugar durante un pasado remoto, porque dicha conexión duró un período relativamente corto, o bien porque la transferencia de taxa fue escasa (e.g., debido a un istmo demasiado estrecho). Ejemplos: Madagascar, Nueva Caledonia, Nueva Zelandia, Jamaica, Cuba, Islas Baleares, o Córcega-Cerdeña.

c) Islas continentales: son aquellas localizadas en placas continentales. Muchas de ellas han estado conectadas al continente durante la era cuaternaria, aislándose durante la transición del Pleistoceno al Holoceno (aproximadamente hace 11.500 años). Ejemplos: Islas Británicas, Newfoundland, Tierra del Fuego, Irlanda, Chiloé.

8.2. Origen de la biodiversidad insular. Importancia de las relaciones mutualistas planta-animal en la colonización y establecimiento en islas

Una multitud de factores influencian la biodiversidad de una isla, pero entre los más importantes, el origen del istmo, su antigüedad, el tamaño, la orografía, la disponibilidad de hábitats y su grado de aislamiento presente y pasado, condicionan sobremanera la diversidad de las especies, sus interacciones e historia de cambios. Además de responder a cuestiones de azar, la disarmonía en la composición de la biota insular, especialmente la de islas oceánicas, constituye una clara evidencia de la existencia de un filtro a las especies que no disponen de sistemas de dispersión a larga distancia. Hipotéticamente, las especies capaces de colonizar islas deberían tener un sistema de dispersión a larga distancia eficiente y, además, ser capaces de establecerse a partir de un número reducido de individuos, o incluso un único individuo en muchos casos. En plantas, la anemocoría, la exo y endo-zoocoría y la talasocoría (i.e., dispersión de las semillas mediante flotación en el mar) constituyen los principales mecanismos de migración que permiten a determinadas especies colonizar islas remotas. En el caso de los animales, la migración puede ser aérea o marina, y tanto de manera activa (i.e., organismos con capacidad intrínseca de realizar vuelos largos o de desplazarse por el agua) como pasiva (i.e., transportados por huracanes o ciclones, o bien mediante flotación encima de troncos u otro tipo de estructuras flotantes). Obviamente, la distancia entre el continente y la isla, la intensidad y frecuencia de los diversos fenómenos meteorológicos, como los huracanes o ciclones, y las características intrínsecas de cada organismo, van a condicionar quién llega y quién no. Sin embargo, análisis generales realizados en islas como Hawaii, alejadas 3.650 kilómetros del continente americano, muestran que grupos taxonómicos tan dispares como murciélagos, aves terrestres, caracoles, artrópodos, hongos, musgos, helechos y angiospermas, han sido capaces de salvar, aunque con distinto grado de éxito, esta gran distancia. No obstante, en este esquema, se puede observar un patrón recurrente, sobre todo en islas oceánicas alejadas más de 200 kilómetros del continente: en la mayoría de los casos, los mamíferos terrestres de gran tamaño están ausentes en la fauna original. Esto ha condicionado enormemente el tipo de interacciones planta-animal que ha podido evolucionar en esas islas, tal y como se verá más adelante al abordar las interacciones de polinización o dispersión por reptiles.

Las aves suelen ser el principal vector de transferencia de diásporas a las islas, determinando en gran medida la composición de las comunidades vegetales que se establecen en ellas. Prueba de ello es, por ejemplo, el archipiélago Juan Fernández, donde cerca del 90% de las especies de angiospermas han llegado a través de la ornitocoria, tanto por dispersión exozoócora (46%) como endozoócora (Bernardello *et al.*, 2006). Un porcentaje menor, pero también relevante, de angiospermas (30%) se ha establecido en la isla Krakatoa después de su erupción volcánica en 1883, mediante la dispersión endozoócora realizada básicamente por murciélagos y aves (Whittaker y Jones 1994). Y aún otro dato proviene de Nueva Zelandia, donde un 70% de las plantas leñosas produce frutos carnosos (250 especies en 50 familias) y, a su vez, un 70% de las aves forestales nativas son frugívoras (Webb y Kelly, 1993). En el caso de las islas Canarias, existen aproximadamente unas 70 especies nativas de plantas que producen frutos carnosos (3.5% respecto al total de plantas superiores), mientras que 7 especies de lacértidos (50% de los reptiles) y 15 especies de aves nativas (el 21% del total de especies nidificantes) son frugívoras.

Una vez llegada a una isla, una especie ha de ser capaz de establecerse, a veces a partir de uno o pocos individuos. En este sentido, las especies con capacidad de reproducirse de forma independiente (por autofecundación o mediante clones) parten con ventaja respecto a las que necesitan más individuos y/o vectores de transferencia de sus gametos. Esto es lo que se conoce como "ley de Baker" (Baker, 1955). Es también conocida, en el caso de las plantas, la capacidad de algunas especies de, una vez establecidas, adquirir características que las hacen menos dependientes (o totalmente independientes) de animales para su regeneración (i.e., sin necesidad de ningún vector polínico), lo cual facilita enormemente su posterior propagación. Más adelante haremos referencia a algunos ejemplos de especies que, una vez instaladas en islas, han modificado su sistema de polinización (sección 5) y/o dispersión (sección 8) respecto a sus ancestros continentales.

A continuación, analizaremos las diferentes características de plantas que facilitan su establecimiento y propagación en islas al depender (aunque sólo débilmente o en absoluto) de interacciones mutualistas con animales.

8.3. Características ecológicas de la flora insular influenciadas por su interacción con animales mutualistas

Las diversas estrategias reproductivas en las angiospermas suelen estar muy relacionadas con distintas adaptaciones de flores, frutos y semillas. Así, los diseños y presentaciones florales, por ejemplo, tienen una gran influencia en la cantidad y calidad del polen dispersado durante los eventos de polinización (Barrett 1998). Sin embargo, al ser las floras y las faunas de las islas normalmente depauperadas y disarmónicas respecto a las del continente, las especies de plantas en islas oceánicas o para-oceánicas deben "reajustar" sus mecanismos de reproducción dependientes de polinizadores y dispersores para establecerse exitosamente. En comunidades insulares, por tanto, esperaríamos que aquellas especies vegetales que presentan síndromes generalistas tendrán una mayor probabilidad de éxito que las que requieren de una interacción muy especializada (ver sección 8.5 más adelante, y Jordano *et al.*, este volumen). Esto nos lleva a plantearnos interesantes preguntas sobre si las características de las floras insulares son el resultado del

filtro de selección al que han estado sometidas las plantas durante su establecimiento o si, por el contrario, dichos caracteres han evolucionado de forma autónoma una vez establecidas y bajo las condiciones ecológicas "especiales" de cada isla (Barrett, 1996).

Los escasos estudios realizados hasta la fecha sobre las características ecológicas de las floras insulares se han limitado a señalar el porcentaje de endemicidad y, en algunos casos, a aportar información sobre las formas de vida de las especies (ver revisión en Hnatiuk y Merton, 1979), sin profundizar en el análisis del sistema de reproducción que presentan ni del mecanismo de dispersión de sus diásporas, a pesar del interés que ambos tienen para explicar su éxito. Los trabajos realizados en el archipiélago Juan Fernández (Bernardello *et al.,* 2001, 2006) constituyen uno de los más completos puntos de partida en este tipo de análisis ecológico, donde se comparan los sistemas de polinización actuales con los supuestos de los progenitores colonizadores. Estos autores sugieren que la asociación existente entre algunos caracteres florales, como el color, la forma, el tamaño o la presencia de néctar y los síndromes de polinización, reflejan los mecanismos de polinización de los ancestros colonizadores, más que los mecanismos actuales. Además, dichos autores proponen que las angiospermas colonizadoras del archipiélago fueron mayoritariamente entomófilas (polinizadas por insectos) y anemófilas (polinizadas por viento). Debido a la escasez de insectos polinizadores, las especies entomófilas habrían evolucionado a sistemas anemófilos o, en algunos casos, a mecanismos ornitófilos (polinización por aves) (Bernardello *et al.,* 2001); mientras que las especies anemófilas (y las ornitófilas colonizadoras de la isla) habrían retenido su sistema de polinización. Sin embargo, la ausencia de una fuerte presión selectiva hacia la anemofilia y la relativa juventud de este archipiélago podrían explicar la débil asociación que se observa actualmente para muchos taxa entre el síndrome anemófilo y sus caracteres florales.

En general, la "escasez" de estructuras florales complejas y un tamaño reducido de las mismas son características comunes de las floras insulares (Carlquist, 1974; Barrett, 1996). Probablemente el caso más extremo lo encontramos en Nueva Zelandia, donde las flores son relativamente inconspicuas comparadas con las floras continentales próximas, con una elevada proporción de flores blancas (60%) y una frecuencia muy baja de flores azules, púrpuras y rojas (Webb y Kelly, 1993). Esto es especialmente llamativo en géneros caracterizados por sus flores fuertemente coloreadas en otros lugares, como *Gentiana* o *Myosotis*. En unos casos, las diferencias observadas en las características florales entre la flora insular y continental responden a la selección impuesta por la inmigración disarmónica (e.g., la ausencia de especies heterostilas –especies que poseen distintos morfos los cuales varían en la longitud del estigma y los estambres– en la flora de Nueva Zelandia), mientras que en otros responden a la pérdida de estructuras especializadas en la flora insular, la cual a su vez refleja la adaptación local de la flora a la fauna polinizadora generalista y promiscua de las islas, tal y como ya argumentaron hace décadas Godley (1979) y Lloyd (1985). Similares características florales (posesión de flores pequeñas, con corolas abiertas, simetría actinomorfa y coloraciones poco vistosas) se observan en la flora de islas oceánicas como Juan Fernández (Bernardello *et al.,* 2001) y Galápagos (McMullen, 1999). Una de las evidencias más claras del posible re-ajuste en el tamaño de las corolas, como adaptación al nuevo grupo de visitantes florales, la encontramos en la comparación de las características florales del género *Campanula* entre el continente y las islas Izu (Japón) (Inoue *et al.,* 1996), donde el tamaño de las flores es mayor en el continente que en las islas, lo cual se ajusta muy bien al tamaño

de los visitantes florales en cada uno de los ambientes (abejorros de gran tamaño en el continente y halíctidos de pequeño tamaño en las islas). El cambio a simetrías florales radiales, que se puede apreciar en familias especialmente zigomorfas como las Scrophulariaceae u Orchidaceae en Nueva Zelandia constituye un ejemplo más de "desespecialización" floral, atribuida a una fauna de polinizadores depauperada, con escasos o nulos polinizadores especializados (Webb y Kelly, 1993). Por último, la desaparición de la hercogamia (separación espacial entre androceo y gineceo) que se produce en las poblaciones de *Rhododendron kaempferi* en las islas Izu (Japón), y que permite que esta especie sea capaz de autofecundarse en estas islas, es otro ejemplo de la evolución de caracteres florales en ambientes insulares con escasez de polinizadores como motor de cambio (Inoue, 1993).

Respecto a las características relacionadas con la dispersión, existe también escasa información sobre los mecanismos de diseminación de frutos y semillas de la flora en islas. La fracción de la flora dispersada mediante mecanismos bióticos varía bastante entre islas, aunque no se ha asociado todavía a ninguna característica intrínseca de las mismas. El porcentaje más alto lo encontramos en Nueva Zelandia, donde un 70% de las plantas leñosas producen frutos carnosos (Webb y Kelly, 1993). En este archipiélago, Lord y Marshall (2001) muestran que existe una asociación entre los frutos carnosos blancos y azules con hábitos arbustivos y crecimiento divaricado (con ramas que crecen en todas direcciones formando ángulos muy abiertos), pequeño tamaño de las diásporas y ambientes abiertos. Estos autores sugieren que para las especies arbustivas de hábitats abiertos, y en ausencia de frugívoros nativos capaces de movilizar diásporas de gran tamaño, los reptiles habrían operado como fuerza selectiva en la evolución de frutos carnosos pequeños de colores pálidos (Lord *et al.,* 2002). Sin embargo, una revisión reciente de Valido y Olesen (2007), enfocada en resaltar la importancia de los reptiles como polinizadores y dispersores de semillas en ecosistemas insulares, no confirma esta asociación de caracteres como un patrón general. También en Nueva Zelandia se ha descrito una asociación entre frutos carnosos, ornitocoría y dioecia (separación de sexos en distintos individuos de una especie): cuanto más elevada es la presencia de frutos carnosos en islas alejadas, el nivel de dioecia responde más a la selección impuesta por la facilidad de migración a larga distancia y a la capacidad de establecimiento de las especies con fruto carnoso, que a cambios en el sistema reproductivo posteriores a la colonización (Lloyd, 1985; pero ver Sakai *et al.,* 1995).

La polinización y la dispersión de semillas mediadas por reptiles parecen ser fenómenos más frecuentes en ecosistemas insulares que en el continente (Olesen y Valido, 2003). Sin embargo, hasta la fecha no se han encontrado características de las flores o frutos (color, forma, concentración de néctar, etc.) que permitan inferir la existencia de síndromes concretos de polinización o de dispersión de semillas (Valido y Olesen, 2007).

8.4. Riqueza y abundancia de mutualistas en islas

Respecto a la fauna de polinizadores, aunque la información de muchas islas oceánicas y para-oceánicas es todavía muy escasa, parece ser bastante depauperada, con una o muy pocas especies generalistas dominando la comunidad y con una gran escasez (o ausencia) de insectos polinizadores de probóscide larga. Llama la atención el hecho de que, habitualmente, los himenópteros, principales polinizadores en el continente,

son muy raros o están ausentes en islas oceánicas. Es el caso de Samoa (Bryan, 1931), Aldabra (Woodell, 1979), las islas Izu en Japón (Inoue, 1993) o Galápagos (McMullen, 1993). Además, especialmente en islas oceánicas, existe una representación desproporcionada de insectos de pequeño tamaño, lo cual probablemente refleja su mayor capacidad de migración (Barrett, 1996). Estos insectos son posiblemente muy generalistas, pudiendo visitar una gran variedad de formas y tamaños de flores. En Galápagos se han descrito únicamente dos especies de abejas polinizadoras, siendo *Xylocopa darwinii* el principal visitante floral en todo el archipiélago (McMullen, 1987, 1993; Philipp *et al.,* 2006). Los colibríes, habituales polinizadores en el continente americano, están ausentes en estas islas, aunque dos especies de pinzones (*Geospiza scandens* y *G. conirostris*) visitan las flores de al menos dos especies de *Opuntia* (Grant y Grant, 1981). La disarmonía en el ensamblaje de polinizadores lo encontramos también en: 1) Nueva Zelandia (donde los esfíngidos y las abejas con probóscides largas, importantes polinizadores en las áreas continentales, están totalmente ausentes, Lloyd, 1985), en 2) Hawaii (donde no hay abejorros y existen sólo unas pocas especies de esfíngidos, estando el grupo de polinizadores supra-representado por mariposas nocturnas de pequeño tamaño y por moscas (Howarth y Mull, 1992), y en 3) las islas Izu (donde los polinizadores de trompa larga, como abejorros o papiliónidos habituales en el continente, están también ausentes o son raros, y donde además el número de especies de polinizadores decrece con la distancia al continente, Inoue 1993). Las Islas Canarias podrían representar una excepción a este patrón tan disarmónico, ya que recientemente se ha documentado que una gran diversidad de polinizadores (un total de 37 especies, 62% de ellos endémicos) visita las flores de 11 especies de plantas (10 de ellas también endémicas) en un ecosistema sub-alpino de Tenerife (Dupont *et al.,* 2003). En estas islas oceánicas, la diversidad de himenópteros parece ser alta, ya que 18 de las 37 especies pertenecen a este orden, siendo 15 de ellas endémicas de Canarias. No obstante, las Islas Canarias distan tan solo unos 100 km del NO del continente africano. De ahí que estos insectos o sus ancestros hayan podido colonizar con relativa facilidad estas islas.

Lamentablemente, pocos son los estudios a nivel de comunidad destinados a investigar, en estos sistemas insulares, cómo es la topología de las redes de polinización, cuáles son los nodos más importantes (tanto de plantas como de polinizadores) y la vulnerabilidad de dichas redes frente a cualquier perturbación (invasiones, fragmentación, etc.) que pueda representar un riesgo para la permanencia de las especies (ver sección de redes más adelante, y capítulos 1 y 2 de este volumen). Los primeros estudios realizados en islas oceánicas, sin embargo, han mostrado que es frecuente encontrar especies nativas super-generalistas, atribuyéndose este fenómeno a la relajación de la competencia interespecífica en ellas (Olesen *et al.,* 2002).

En cuanto a los dispersores de semillas, el patrón de una fauna depauperada en islas parece ser similar al de los polinizadores. Unido a la escasez o ausencia de grandes vertebrados en islas, está el hecho de que habitualmente, la fauna de aves y murciélagos frugívoros no se asienta en una isla hasta que las especies de plantas productoras de frutos carnosos se han establecido y producen una fuente estable de alimento. En las islas Krakatoa, por ejemplo, aunque sólo 13 años después de la erupción que asoló estas islas ya se registraron seis especies de plantas endozoócoras, no fue hasta 109 años después cuando se registraron hasta 124 especies de aves y murciélagos dispersores de semillas (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).

8.5. ¿Cómo afecta la escasez de polinizadores en las islas a la evolución de los sistemas reproductivos en plantas?

El depauperado y disarmónico ensamblaje de polinizadores en islas oceánicas respecto a los del continente tiene probablemente una fuerte influencia sobre el mecanismo reproductor de las angiospermas. Como ya se ha comentado, Baker (1955) propuso que las especies de plantas con mayor probabilidad de establecerse después de un evento de migración a larga distancia serían autocompatibles y la capacidad de autofecundación espontánea sería una ventaja adicional (Carlquist, 1974; Ehrendorfer, 1979; Barrett, 1998). Los escasos datos disponibles sobre los sistemas de compatibilidad de plantas en islas muestran una mayor proporción de especies autocompatibles respecto al continente y, por tanto, apoyan esta hipótesis. Bernardello *et al.* (2001) muestran que el 85% de las angiospermas analizadas en el archipiélago Juan Fernández son autocompatibles aunque algunas combinen este mecanismo con la dicogamia (separación temporal de las funciones sexuales) o la monoecia (separación espacial de flores masculinas y femeninas en un mismo pie). En Galápagos, el 90% de las angiospermas estudiadas también ha mostrado poseer, con mayor o menor grado, autogamia espontánea. La presencia de mecanismos promotores de reproducción cruzada es muy baja en estas islas (McMullen, 1987, 1990). Estas altas frecuencias de autogamia pueden resultar del filtro impuesto al *pool* de especies continentales durante la colonización de la isla, aunque podrían también haber evolucionado con posterioridad a partir de mecanismos alógamos (o sea, que requieren polinización cruzada).

La comparación de taxa o grupos que cohabitan en islas y continentes ha mostrado, en algunos casos, la pérdida de adaptaciones florales promotoras de una reproducción cruzada en asociación a la colonización de islas. Es el caso, por ejemplo, de 14 especies del género *Nigella* que en Grecia y Turquía son alógamas, pero cuyos congéneres endémicos de las islas del Egeo son predominantemente autógamos (Strid, 1969). Patrones similares se han descrito en *Iris versicolor* en la comparación entre poblaciones de las islas Kent y Canadá (Wheelwright *et al.,* 2006) o en *Nicotiana glauca* entre dos islas del canal y California (Schueller, 2004). Este patrón de cambio en el mecanismo de reproducción hacia la autogamia es previsible en islas pequeñas con ensambles de polinizadores depauperados respecto al continente. En estas condiciones, ciclos repetidos de colonización y extinción favorecerán a los inmigrantes autógamos, independientes de polinizadores para su reproducción (Barrett, 1998). Otros estudios que han comparado especies que cohabitan en islas y en el continente han mostrado también que especies insulares poseen una mayor capacidad de autofecundación respecto a las continentales (Ehrendorfer, 1979; Barrett, 1985; Barrett y Shore, 1987; Barrett *et al.,* 1989; Inoue *et al.,* 1996). Las islas Juan Fernández no son tampoco una excepción a este patrón, encontrándose en ellas una mayor frecuencia de autocompatibilidad (85% de las angiospermas) respecto al continente más cercano (Bernardello *et al.,* 2001). Sin embargo, en este archipiélago existe un porcentaje elevado de especies que dependen de algún vector de polinización. Análisis detallados de las características florales en algunas islas han mostrado que, a pesar de la elevada frecuencia de taxa autógamos en sus floras, la abundante incidencia de mecanismos de dicogamia y hercogamia sugieren la presencia de vectores de transferencia del polen. Esto se ha constatado en las islas Juan Fernández (Anderson *et al.,* 2001) y

también en la flora de Nueva Zelandia (Lloyd y Webb, 1986; Webb y Lloyd, 1986; Webb y Kelly, 1993).

¿Cómo se puede explicar esta mezcla de estrategias y mecanismos reproductivos en las floras insulares? La respuesta a esta pregunta parece radicar en la selección de mecanismos de cruzamiento ejercida sobre las plantas una vez que éstas ya se han establecido en las islas (Barrett 1996). El escape de la homocigosidad parece ser un prerequisito esencial para que se produzca radiación y diversificación de un taxón. Así, la anemofilia, la dioecia y sus variantes, y algunos rasgos florales, como la hercogamia y la dicogamia, se consideran diferentes mecanismos para alcanzar la reproducción cruzada en plantas insulares (Barrett 1996).

Incidencia y evolución de la reproducción cruzada en islas

La escasez de polinizadores en islas, unida a la intensidad de los vientos en muchas de ellas, ha llevado a plantear la anemofilia como uno de los mecanismos de polinización principales (Carlquist, 1966; Barrett, 1998). Así, se han postulado diversas hipótesis adaptativas (recogidas en Barrett, 1998) sobre los beneficios de la polinización por el viento: 1) las especies anemófilas tienen ventaja sobre las dependientes de polinizadores bióticos durante el período de establecimiento en las islas con faunas de polinizadores depauperadas, 2) los fuertes vientos en algunas islas favorecen a las especies anemófilas, y 3) la polinización anemófila es más efectiva que la polinización animal en promover la dispersión del polen y los consiguientes beneficios asociados a la alogamia.

Sin embargo, los análisis realizados en floras de islas oceánicas muestran que la incidencia de la anemofilia es variable, y no tan elevada como se presuponía por sus ventajas. Así por ejemplo, la anemofilia es prácticamente nula en Galápagos (McMullen, 1987), se encuentra representada en un 20% de la flora de Hawaii (Ehrendorfer, 1979), y alcanza el 47% en las islas Juan Fernández (Bernardello *et al.*, 2001). La elevada incidencia de anemofilia en estas últimas es atribuida a una combinación de factores que incluyen: 1) la persistencia del sistema de polinización original de los colonizadores y 2) la adaptación de especies originalmente entomófilas a un nuevo ambiente con una fauna pobre en polinizadores (Bernardello *et al.,* 2001). En algunos casos, las flores de las especies retienen características entomófilas ancestrales, a pesar de reproducirse por anemofilia. El cambio de polinización biótica a anemófila podría ser más habitual de lo que parece, y es por ende necesario realizar estudios detallados que permitan discernir el sistema de polinización de las características florales. En este sentido, urge realizar aproximaciones comparativas entre especies emparentadas o la misma especie, tanto en el continente como en islas. Algunos ejemplos de este fenómeno incluyen el género *Rhetinodendron* (Asteraceae) de las islas Juan Fernández, las Rubiaceas *Plocama* y *Phyllis* en Canarias, y *Coprosma* en Nueva Zelandia (Ehrendorfer, 1979) y *Schiedea* (Caryophyllaceae) en Hawaii (Weller *et al.,* 1998).

Frente al problema de la variación espacio-temporal en las visitas de los polinizadores, la anemofilia puede representar una respuesta evolutiva alternativa a la autogamia, además de proporcionar una "garantía reproductiva" para muchas especies, sobre todo las autoincompatibles (Goodwillie, 1999). Dado que la transición de una polinización biótica a una anemófila es una de las tendencias más importantes en las angiospermas (Barrett 1998), es muy necesario, y de gran interés, que futuros estudios profundicen en

los procesos microevolutivos que intervienen en dicha transición. Existe una creciente evidencia en plantas insulares, aunque también en continentales, de la incidencia de ambofilia (fenómeno que presentan las especies con síndrome de polinización entomófila pero que adoptan una combinación de polinización por viento y por insectos). Algunos ejemplos insulares incluyen *Buxus balearica* (Buxaceae) (Lázaro y Traveset, 2005), *Thymelaea velutina* (Thymelaeaceae) (De la Bandera y Traveset, 2006), o las Rhamnacea *Rhamnus ludovici-salvatoris* (Traveset *et al.,* 2003), y *R. alaternus* (Gulías *et al.,* 2004). Otro mecanismo peculiar documentado en especies insulares es el de la presentación secundaria de polen, en el que se combinan la polinización entomófila con un mecanismo de autogamia facultativa, facilitada por el viento, que fuerza a los estigmas a frotarse contra los pétalos de la misma flor donde se almacena el polen propio. Este mecanismo lo encontramos representado en especies como *Wahlenbergia berteroi* (Asteraceae) en las islas Juan Fernández (Anderson *et al.*, 2000) e *Iris versicolor* (Iridaceae) en las islas Kent (Zink y Wheelwright, 1997).

Además de la anemofilia, uno de los mecanismos que implica reproducción cruzada es la dioecia. Las estimaciones que hay hasta el momento apuntan a que las especies dioicas (*sensu lato*) representan el 4% de la flora de angiospermas del mundo, la gran mayoría de las cuales son hermafroditas (Yampolsky y Yampolsky, 1922). Por esta razón, llama la atención la elevada incidencia de este mecanismo en algunas islas oceánicas como Hawaii (14.7%, Sakai *et al.,* 1995), Juan Fernández (9%, Bernardello *et al.,* 2001), Ogasawara (Bonin) (13%, Abe 2006a) o para-oceánicas como Nueva Zelandia (12-13%, Godley, 1979; Webb y Kelly, 1993). En Hawaii, la dioecia es alta en parte debido a la también elevada (10%) colonización por ancestros ya sexualmente dimórficos (dioicos, gimnodioicos, poligamodioicos o subdioicos); un 55.2% de las especies dioicas actuales se encuentran en linajes derivados de estos colonizadores dimórficos frente a un 32% que derivan de colonizadores monomórficos (Sakai *et al.,* 1995). En estas islas, sin embargo, también se ha detectado evolución autóctona del dimorfismo sexual en al menos 12 linajes, que incluyen descendientes de *Bidens* (Asteraceae) hermafroditas, algunas Alsinoideae (Caryophyllaceae), o *Hedyotis* (Rubiaceae). Conclusiones similares se han obtenido al analizar la evolución de los taxa endémicos de *Bencomia* y *Marcetella* (Rosaceae) en las Islas Canarias (Helfgott *et al.,* 2000). La hipótesis más aceptada para explicar la evolución de la dioecia en islas es la que sugiere que es un mecanismo para evitar la depresión endogámica en un ambiente de polinización depauperado (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Thomson y Barrett, 1981). En esta situación, la separación de sexos, aprovechando los fuertes vientos (i.e., polinización anemófila) como vector de transferencia del polen, puede constituir una buena alternativa evolutiva. De hecho, la correlación encontrada en varias islas entre dioecia y polinización anemófila es la que ha permitido hacer estas inferencias (Bernardello *et al.,* 2001). Sin embargo, hipótesis alternativas, y no excluyentes, relacionadas con: 1) la asignación de recursos, 2) la selección sexual y 3) factores ecológicos intrínsecos a cada isla, deben ser también consideradas (revisados en Bawa, 1980). Estudios más detallados con linajes individuales son sin duda necesarios para dilucidar los factores que han promovido la evolución de la dioecia en algunas islas pero no en otras. Se desconoce, por ejemplo, la razón de la baja frecuencia de la dioecia registrada en Galápagos (< 2%, McMullen, 1987).

La dicogamia y la hercogamia representan otros mecanismos que promueven la reproducción cruzada además de mejorar la ganancia en *fitness* masculina y/o redu-

cir la interferencia polen-estigma (Barrett y Harder, 1996). Ambos mecanismos están sobrerrepresentados en la flora de islas como Nueva Zelandia (Webb y Kelly, 1993) o Juan Fernández, donde la dicogamia está presente en el 37% de las especies analizadas (Bernardello *et al.,* 2001).

8.6. Generalización y especialización en los sistemas de polinización en islas

Obviamente, la flora y fauna inicial en cada isla condiciona el tipo e intensidad de las interacciones que se establecen entre plantas y animales. Las peculiaridades relacionadas con la diversidad y abundancia de flora y fauna, que ya hemos comentado, tienen un efecto directo en las redes de interacciones mutualistas que operan en las islas. A pesar de que la información sobre estos aspectos es todavía escasa, es posible establecer ya algunos patrones generales.

Las plantas dispersadas a islas alejadas, habitualmente llegan sin la compañía de sus mutualistas continentales. En un principio, deben enfrentarse a la extinción, a la endogamia o a aceptar otros vectores de dispersión de polen y/o semillas, en la mayoría de los casos, de tipo "generalista". Los pocos datos disponibles que permiten comparar la biología de polinización de una especie en particular o de especies congenéricas entre continente e islas muestran importantes diferencias en la diversidad de polinizadores y en la tasa de visita a las flores, las cuales suelen traducirse en diferencias en el éxito reproductivo de las plantas. Así ocurre en *Mandevilla hirsuta* (Apocynaceae) (Linhart y Feinsinger, 1980), *Centrosema virginianum* (Fabaceae) y *Opuntia stricta* (Cactaceae) (Spears, 1987), *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) (Barrett y Husband, 1990), *Campanula* (Campanulaceae) (Inoue, 1990; Inoue *et al.,* 1996), *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) y *Freycinetia reineckei* (Pandanaceae) (Cox *et al.,* 1991), *Sophora microphylla* (Fabaceae) (Given, 1995), o *Rhaphithamnus* (Verbenaceae) (Sun *et al.,* 1996), por citar algunos ejemplos.

Redes de interacción de polinización en islas

La mayoría de las interacciones, especialmente las de polinización, no son específicas, y los ejemplos paradigmáticos de especialización recíproca son, de hecho, bastante raros en la naturaleza. Aunque la idea de un alto nivel de generalización en las interacciones planta-polinizador ha existido en la literatura desde hace bastante tiempo (Waser *et al.,* 1996; Johnson y Steiner, 2000), no ha sido hasta ahora, con las nuevas herramientas prestadas de la teoría de redes, cuando se ha podido caracterizar y analizar los patrones resultantes de estudios a nivel de comunidad (ver dichos patrones en Jordano *et al.*, este volumen).

Debido principalmente a la pobreza en especies, las comunidades insulares tienden a mostrar elevados niveles de conectancia, al menos las plantas, pero no así los polinizadores, los que parecen mostrar una mayor especialización en las islas que en el continente (Olesen y Jordano, 2002). Estudios realizados en las islas Azores, Canarias y Mauricio muestran conectancias con valores que oscilan entre 20 y 30% (Olesen *et al.,* 2002). En principio, esta observación parece inconsistente con lo esperado según Barrett (1998) y expuesto anteriormente. Sin embargo, dentro de una isla puede registrarse una gran variabilidad dependiendo del hábitat estudiado. Así por ejemplo, la

laurisilva canaria muestra una alta especificidad, con valores de conectancia de sólo un 9% (Olesen *et al.*, 2002). Parte de esa baja conectancia es probablemente debida a la presencia de especies de plantas y polinizadores supergeneralistas (con nichos muy amplios) (Olesen y Jordano, 2002). Si el supergeneralismo es un fenómeno insular, esperaríamos que en las redes insulares fuera común encontrar una o unas pocas especies con un muy alto nivel de generalismo respecto a las otras especies coexistentes. Dichas especies supergeneralistas, precisamente, serían las que comúnmente incluyen a especies introducidas en su nicho alimentario (néctar y pulpa para los polinizadores y dispersores, respectivamente) y reproductivo (para las plantas) creando escenarios apropiados para futuras invasiones (Morales *et al.*, este volumen). Estudios recientes realizados en Baleares apoyan de hecho esta hipótesis (Padrón *et al.*, en preparación, Figura 8.1A), aunque son necesarios estudios en muchas otras islas para corroborar su generalidad. Los polinizadores supergeneralistas más conocidos son insectos como *Apis mellifera* y *Bombus terrestris*, ambos ampliamente distribuidos en varios continentes y en muchos casos introducidos por el hombre. Otros consisten en especies endémicas como *Bombus canariensis*, que poliniza cerca de un centenar de especies en Canarias (Hohman *et al.*, 1993), *Antophora alluaudi*, que visita al menos un 46% de la flora en una comunidad arbustiva de Tenerife (Dupont *et al.*, 2003), abejas endémicas del género *Halictus* que visitan un 60% de las angiospermas en la Isla de Flores (Azores) (Olesen *et al.*, 2002), *Xylocopa darwinii* que en Galápagos visita al menos un 77% de la flora entomófila analizada (McMullen, 1987), o el escarabajo endémico *Mausoleopsis aldabrensis* que visita el 53% de la flora en Aldabra (Woodell, 1979). En Baleares, la abeja *Dasyscolia ciliata* visita el 95% de las especies en flor de una comunidad dunar en Mallorca (Padrón *et al.*, en preparación, Figura 8.1B). No sólo los insectos, sino también especies de vertebrados polinizadores, como algunas especies de geckos del género *Phelsuma* en la isla Mauricio, son importantes polinizadores de un gran número de especies vegetales (Hansen

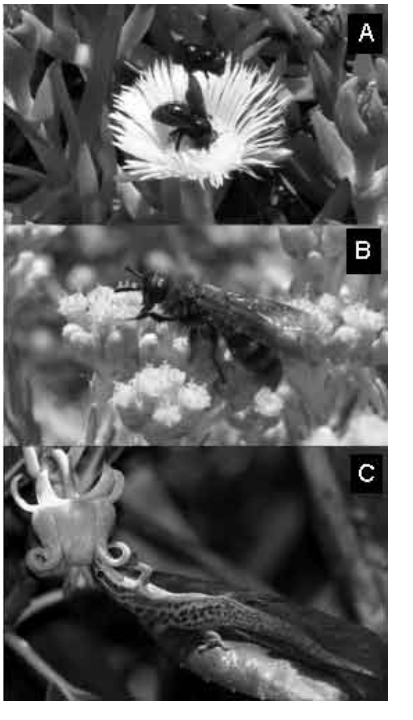


Figura 8.1. (A) Las flores de la especie sudafricana *Carpobrotus edulis*, altamente invasora en las costas mediterráneas, son normalmente polinizadas por insectos generalistas, tales como diferentes especies de coleópteros y abejas, como *Xylocopa violacea*. Fotografía: Anna Traveset. (B) *Dasyscolia ciliata* (Scoliidae) visita el 95% de las especies en flor de una comunidad dunar en Mallorca, Islas Baleares. En la foto, polinizando las flores de *Helichrysum stoechas*. Fotografía: Benigno Padrón. (C) El gecko del género *Phelsuma* es un importante polinizador de gran variedad de plantas, como esta especie del género *Roussea*, (Rousseaceae) en la isla Mauricio. Fotografía: Dennis Hansen.

et al., 2007; Figura 8.1C). Entre las plantas, algunas especies en diferentes hábitats son visitadas por un alto número de polinizadores, por ejemplo, en Canarias las especies *Euphorbia obtusifolia* (Euphorbiaceae) y *Schizogyne sericea* (Asteraceae) son visitadas por un 53% y un 48%, respectivamente, de los polinizadores en una comunidad de matorral en Teno (Padrón *et al.*, en preparación) mientras que *Aeonium holochrysum* (Crassulaceae) es visitada por un 80% de los polinizadores en otra comunidad semidesértica costera (Olesen *et al.,* 2002).

Sistemas de polinización inusuales que han evolucionado en islas

La flora de las islas ha generado algunos sistemas de polinización inusuales y especializados. Uno de los casos más llamativos es el de la polinización a nivel del suelo de la especie dioica *Dactylanthus taylorii* (Balanophoraceae), endémica de Nueva Zelandia, por el murciélago *Mystacina robusta*, también endémico. La evolución de este sistema de polinización por murciélagos en el suelo ha sido sólo posible en un ambiente exento de mamíferos depredadores (Ecroyd, 1993). En Nueva Caledonia, otra isla para-oceánica, Kawakita y Kato (2004) describen también curiosas interacciones de polinización altamente especializadas en las que el polinizador, además, consume una fracción de las semillas, pero con un balance neto positivo para la planta. En estas islas, la polinización por polillas es predominante, lo cual es atribuido por los autores a la ausencia de abejas de trompa larga.

Otro de los sistemas de polinización peculiar frecuente en islas es la ya mencionada saurofilia (polinización por reptiles). Olesen y Valido (2003) mencionan que de 37 especies de lagartos polinizadores descritos, 35 son exclusivos de islas. Además, frente a la habitual escasez de aves polinizadoras en islas oceánicas (exceptuando Juan Fernández y Hawaii), es interesante la presencia de flores con síndrome de polinización por aves en algunas islas oceánicas. Valido *et al.* (2003) muestran que la mayoría de las especies de las Islas Canarias con síndrome ornitófilo descienden de ancestros continentales que ya presentaban características similares. Curiosamente, en estas islas, seis especies de paseriformes generalistas de los géneros *Sylvia*, *Phylloscopus*, *Serinus* y *Parus*, son quienes actualmente visitan las flores en busca de néctar.

8.7. Sistemas de dispersión de semillas en islas

La dispersión de semillas es un proceso ecológico crucial en el ciclo de vida de las plantas, permitiendo que los ejemplares jóvenes puedan colonizar lugares distantes de sus progenitores, al mismo tiempo que aumentan su probabilidad de supervivencia y de establecerse como plantas adultas reproductoras (Ridley, 1930; Van der Pijl, 1982). Aunque los invertebrados, como las hormigas, juegan un papel importante como dispersoras en algunos ecosistemas terrestres, en este proceso ecológico participan básicamente tres clases de vertebrados: reptiles, aves y mamíferos (Stiles, 2000), siendo poco frecuente que los tres grupos intervengan simultáneamente en un mismo sistema de dispersión (Nogales *et al.,* 2005). Si bien es cierto que en los sistemas de dispersión continentales participan principalmente aves y mamíferos, en un gran número de islas oceánicas son reptiles y aves los que juegan un papel primordial (Valido y Olesen, 2007). Este hecho está relacionado con varios factores: 1) que la saurocoria es un fenómeno que ocurre

frecuentemente en islas (al menos 174 especies de reptiles frugívoros han sido registrados en islas, Olesen y Valido, 2003; Valido y Olesen, 2007), y 2) que algunos agentes que dispersan semillas de forma activa en los continentes se encuentran a menudo ausentes en las islas (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007 y referencias ahí citadas).

Un factor ecológico adicional que modula los sistemas de dispersión de semillas consiste en la "ampliación del nicho trófico" de numerosos vertebrados que habitan en islas (Grant, 1965; MacArthur y Wilson, 1967; MacArthur *et al.,* 1972). Este fenómeno va apareado a la reducción de competencia interespecífica debido precisamente al bajo número de especies en islas. Estas circunstancias favorecen el que animales que no suelen interactuar, desde el punto de vista trófico, con especies vegetales lo hagan en condiciones de insularidad. Unos de los ejemplos más llamativos es el de la dieta parcialmente herbívora de los cuervos (*Corvus corax*) en ecosistema insulares. Dicha especie es básicamente carnívora en medios continentales (Nogales y Hernández, 1994), mientras que en Canarias tiene una dieta vegetal que incluye frutos y semillas de al menos 13 especies de plantas, tanto autóctonas como endémicas, las cuales son dispersadas legítimamente (Nogales *et al.,* 1999). Estos sistemas de dispersión, donde un ave de gran tamaño interviene, presentan dos peculiaridades básicas: 1) el agente dispersante mueve grandes cantidades de semillas, y 2) las semillas son dispersadas a larga distancia debido a su gran capacidad de desplazamiento. Al analizar el escenario ecológico de estas interacciones en Canarias, donde los hábitats se encuentran fuertemente estructurados en función de la altitud, el 76.5% de las 102.580 semillas potencialmente fértiles contabilizadas (2672 egagrópilas analizadas), fueron dispersadas en hábitats potencialmente adecuados para las 13 especies de plantas (Figura 8.2).

Un caso que ilustra las implicaciones ecológicas que presentan los vertebrados con dietas generalistas en condiciones de insularidad es el de la gaviota patiamarilla (*Larus michahellis*) y su interacción con los frutos de *Rubia fruticosa* (Rubiaceae), arbusto endémico de las islas macaronésicas de Madeira, Salvajes y Canarias. En Canarias, las semillas contenidas en los numerosos frutos translúcidos que produce esta planta son dispersadas por varios agentes que mueven las semillas a corta distancia, como lagartos (*Gallotia* spp.) y aves (e.g., *Sylvia* spp.). No obstante, las gaviotas consumen grandes cantidades de frutos y semillas que son regurgitadas o defecadas a larga distancia y en condiciones

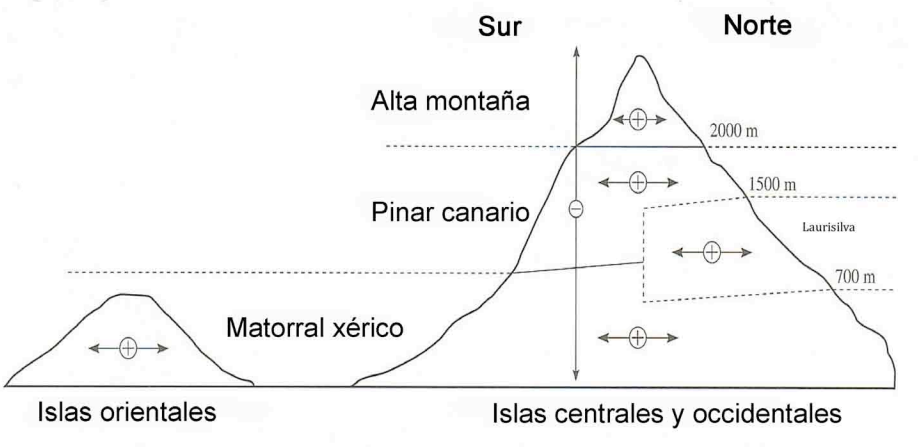


Figura 8.2. Distribución altitudinal de los principales hábitats de las Islas Canarias e implicaciones ecológicas de la dispersión de semillas llevada a cabo por el cuervo (*Corvus corax*). (+) dispersión horizontal: las semillas son dispersadas en los mismos hábitats donde se encuentran, (-) dispersión vertical: las semillas son desplazadas hacia otros hábitats diferentes a donde viven. Tomado de Nogales *et al.*, (1999).

adecuadas tanto de viabilidad como de germinación (Nogales *et al.,* 2001, 2005). La gran capacidad de vuelo que presentan estas aves marinas, así como la elevada cantidad de semillas que pueden desplazar, confieren a este dispersor un especial interés desde el punto de vista biogeográfico. Así, si se considera que esta ave presenta una velocidad de crucero que oscila entre 31 y 40 km/h y un tiempo de retención promedio digestivo de las semillas entre 9.5h (si son regurgitadas) y 16.9h (si son defecadas), las gaviotas podrían recorrer teóricamente una distancia entre 295 y 677 km antes de expulsar las semillas. Esta distancia se encuentra dentro del rango de distribución de la planta en los archipiélagos macaronésicos, tanto si la colonización tuvo lugar desde Canarias o bien desde el continente africano. Además, si se consideran los valores máximos observados tanto en la velocidad de vuelo (40 km/h) como en el tiempo máximo de retención digestiva de las semillas (72h), esta distancia en línea recta llegaría a los 2.880 km de distancia. En definitiva, estos resultados apoyan la idea que estas aves marinas de dieta generalista, con elevada capacidad de desplazamiento y de transporte digestivo, han podido jugar un papel importante en la colonización de islas oceánicas por algunas plantas cuyos orígenes genéticos estaban emplazados en lugares muy alejados.

Como ocurre en el caso de los polinizadores, la "compensación de densidades" está en el origen de algunas interacciones de dispersión peculiares, como es el caso, por ejemplo, de los reptiles. Una elevada densidad poblacional, conjuntamente con otras peculiaridades biológicas de islas, como las escasas densidades registradas de insectos (Olesen y Valido, 2003), condiciona que gran parte de su dieta sea bastante generalista, y consista tanto en material animal como vegetal. Esta tendencia hacia la dieta omnívora, a veces altamente vegetariana (Valido *et al.,* 2003; Valido y Olesen, 2007), condiciona que algunos animales vertebrados tiendan a desarrollar cavidades digestivas importantes y, por lo tanto, evolucionen hacia un aumento significativo de la talla, pudiendo así ingerir frutos relativamente grandes. De hecho, un gran número de reptiles insulares presentan dietas altamente frugívoras y llevan a cabo un importante papel como agentes dispersantes (Tabla 8.1, Valido y Nogales, 1994; Valido *et al.*, 2003; Valido y Olesen, 2007).

Tabla 8.1. Componente frugívoro de la dieta anual del Lagarto Tizón (*Gallotia galloti*) en el matorral costero de Teno (Isla de Tenerife, Canarias), estudiado en 1120 excrementos. (*): especies no autóctonas. Tomado de Valido et al. (2003).

Especie de planta	Frecuencia de aparición máxima mensual (%)	% total de semillas
*Atriplex semibaccata**	1.0	1.0
Lycium intricatum	5.0	9.7
Neochamaelea pulverulenta	12.0	0.5
*Opuntia dillenii**	27.0	4.7
Plocama pendula	40.0	28.3
Rubia fruticosa	94.0	49.8
Whitania aristata	12.0	5.6

La tendencia evolutiva hacia tamaños corporales grandes posee unas interesantes connotaciones ecológicas que se ilustran con el siguiente ejemplo. En Canarias, desde la llegada de la población humana aborigen, hace unos 2000 años, ha tenido lugar un proceso de extinción paulatina de los grandes saurios, el cual se ha visto acentuado con la introducción de animales depredadores, tales como gatos y perros, llevada a cabo a partir de la conquista por los europeos, hace unos 500 años. Así, especies como *Gallotia goliath* en Tenerife, *G. gomerana* en La Gomera, o las tallas máximas de *G. stehlini* en Gran Canaria ya se han extinguido o están virtualmente extintas. La desaparición de estos saurios de talla grande ha provocado que una especie de arbusto, endémico de esas tres islas, y que depende exclusivamente de lagartos para su dispersión, sea actualmente un anacronismo, y tenga un éxito de dispersión probablemente mucho menor que el que tuvo en el pasado. Los lagartos actuales, de menor talla que los del pasado, y con claras restricciones biométricas de la cavidad bucal, diseminan básicamente semillas pequeñas, las cuales presentan una menor adecuación biológica o *fitness* (germinación, vigor de las plántulas, etc.) (Valido, 1999). En La Gomera, la dispersión actual de las semillas de *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae), un relicto de la flora Terciaria Paleártica, es prácticamente nula, lo cual puede conducir a su extinción en un cierto espacio de tiempo. Las semillas de su pariente más cercano, *Cneorum tricoccon*, otro arbusto similar, endémico del Mediterráneo Occidental y con poblaciones importantes en las islas Baleares, también son dispersadas por lagartijas del género *Podarcis* (Traveset, 1995ab). Esta especie representa también un anacronismo en Baleares, especialmente en Mallorca y Menorca, islas donde estos reptiles desaparecieron (Riera *et al.,* 2002). Actualmente, la dispersión de esta planta, sobre todo en Mallorca, es efectuada por carnívoros introducidos por el hombre en épocas recientes, especialmente por martas (Traveset, 1999, 2002). En Menorca, la dispersión de semillas de esta especie es prácticamente nula, y su extinción en pocos años parece más que probable. De hecho, la extinción de algunas poblaciones de *C. tricoccon* ya ha sido constatada (Traveset *et al.,* 2005). En esta isla balear y en un islote adyacente, Colom, existe al menos otro anacronismo, *Daphne rodriguezii* (Thymelaeaceae), un arbusto endémico, también perteneciente a la flora terciaria temprana y que es dispersado exclusivamente por *Podarcis lilfordi*. La interacción planta-reptil prevalece únicamente en Colom, donde la planta es relativamente abundante. En Menorca, donde la lagartija ha desaparecido, la planta está extinguiéndose localmente en varias poblaciones debido a la falta de dispersores (Figura 8.3, Traveset y Riera, 2005).

Aunque dentro del grupo de los reptiles, los lagartos han sido mayoritariamente descritos como agentes dispersantes legítimos de numerosas plantas que habitan en islas, en ocasiones algunos geckos participan activamente en estos procesos mutualistas. Este es el caso de *Hoplodactylus maculatus* en Mana Island (Nueva Zelandia) que dispersa eficientemente las semillas de *Coprosma propincua* a corta distancia (Wotton, 2002). Además, tortugas gigantes también han sido descritas como agentes dispersantes en los archipiélagos de Aldabra (Hnatiuk, 1978) y Galápagos (Rick y Bowman, 1961).

Uno de los factores limitantes en los procesos de dispersión, tanto en ecosistemas continentales como insulares, radica en la talla de las semillas. Lógicamente, semillas pequeñas son dispersadas por un mayor número de vertebrados que semillas grandes (Howe y Westley, 1988). En el Océano Pacífico, concretamente en el archipiélago de Tonga (región occidental de la Polinesia), la ingestión de semillas grandes son llevadas

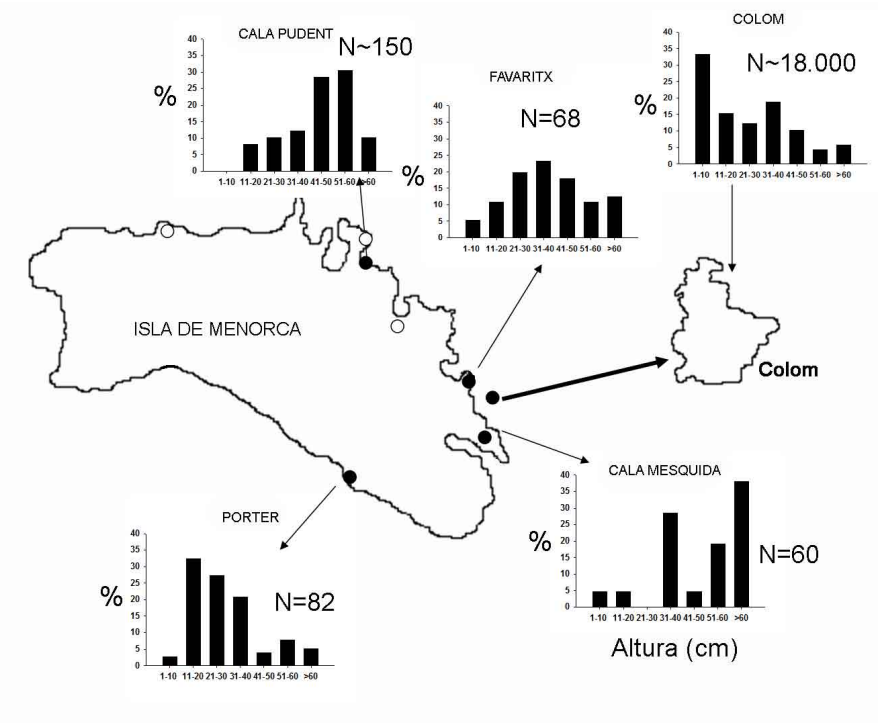


Figura 8.3. Distribución actual del endemismo balear *Daphne rodriguezii*. Debido a la falta de dispersión por parte de la lagartija, actualmente extinta en Menorca, algunas de las poblaciones han desaparecido o tienen un bajo reclutamiento de juveniles. La interacción planta-dispersor sobrevive únicamente en el pequeño islote de Colom, donde la regeneración es alta.

a cabo tanto por zorros voladores (McConkey y Drake, 2006, 2007) como por palomas de gran talla (Meehan *et al.*, 2002, 2005) y el número de semillas dispersadas depende directamente de la densidad de estos agentes dispersantes. No obstante, según estos autores, la rarefacción de estos vertebrados en algunas de estas islas hace peligrar el futuro de estas relaciones mutualistas, con los consecuentes riesgos de extinción que estas plantas podrían sufrir en el futuro. En la actualidad, en Tonga, no existen aves que puedan dispersar las semillas de frutos con un diámetro mayor a 28 mm (máximo ancho mandibular de *Ducula pacifica*) por lo que la interacción se limita a la esporádica ingestión por los zorros voladores. Probablemente la interacción más frecuente de estos grandes frutos tuvo lugar en el pasado con palomas de gran talla, desgraciadamente extintas en la actualidad (Meehan *et al.*, 2002). Algo similar ocurre en el caso de la Isla de Mona (Puerto Rico), donde las iguanas (*Cyclura cornuta*) son los únicos vertebrados capaces de movilizar las semillas de frutos con diámetros superiores a 35 mm (Navarro y Ayensa, inédito).

8.8. Dispersión secundaria por diplozoocoria: ¿un fenómeno importante en islas oceánicas?

Aunque todavía es un fenómeno escasamente conocido, la dispersión secundaria por diplozoocoría (doble endozoocoría) podría jugar un papel relevante en ciertos ecosistemas insulares subtropicales, presentándose como un sistema de dispersión adecuado para llevar a cabo colonizaciones interinsulares (Moore, 1999). Un ejemplo que ilustra bien este fenómeno es el documentado en Canarias, precisamente con los lagartos en-

démicos del género *Gallotia*. La compensación de densidades en islas conlleva que una alta densidad de estos reptiles frugívoros constituya una presa frecuentemente capturada por aves depredadoras. En estas islas, el alcaudón meridional (*Lanius meridionalis*) y el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*) son importantes aves depredadoras sobre dichos lagartos, y dispersan secundariamente las semillas que se encuentran en el interior del tubo digestivo de las presas, por lo que las semillas están sometidas a una doble digestión (Nogales *et al.,* 1998, 2002). La doble endozoocoría también acontece en ecosistemas continentales; no obstante, el hecho de que un ave frugívora sea depredada por una rapaz ha sido registrado únicamente de forma anecdótica (Hall, 1987; Dean y Milton, 1988). Los únicos sistemas estudiados en profundidad hasta la fecha están localizados en las islas e islotes orientales de Canarias, donde tres fanerógamas arbustivas, *Lycium intricatum* (Solanaceae), *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) y *Asparagus nesiotes* (Asparagaceae) son dispersadas mediante doble endozoocoría (Nogales *et al.,* 2007). Experimentos de viabilidad y germinación mostraron que mientras lagartos y alcaudones actúan como dispersores legítimos de semillas de estas plantas, la ingestión secundaria por los cernícalos reduce significativamente la viabilidad de las semillas de *L. intricatum* y *R. fruticosa* (Figura 8.4). Además, este trabajo pone de manifiesto que, contrariamente a algunos paradig-

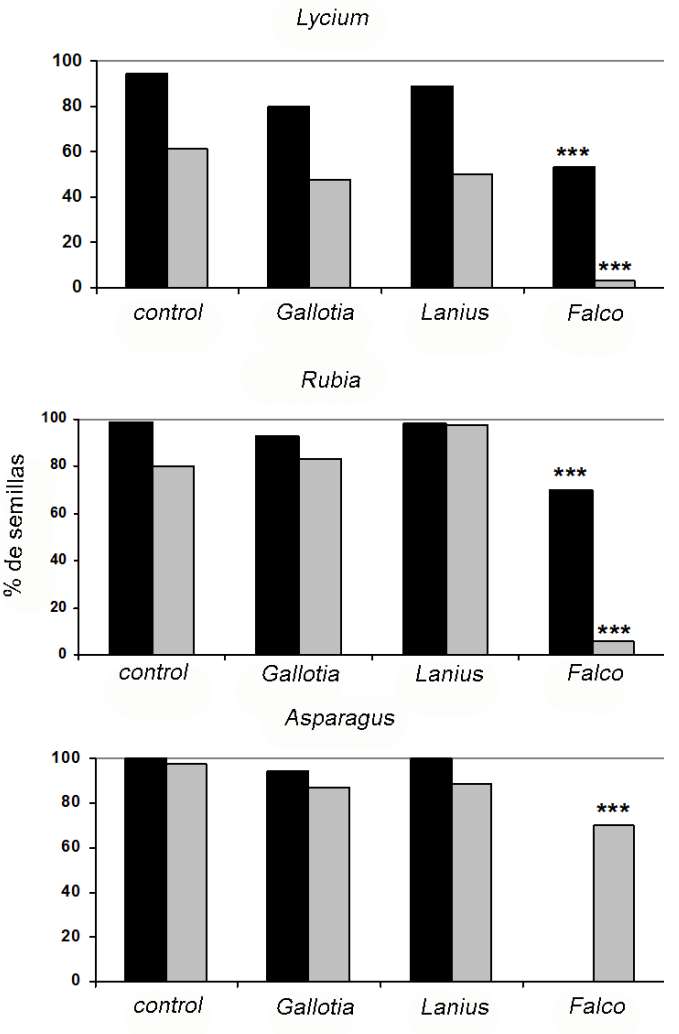


Figura 8.4. Viabilidad (barras negras) y germinación (barras grises) observada en los distintos tratamientos del sistema de dispersión secundaria de semillas del espino de mar (*Lycium intricatum*), el tasaigo (*Rubia fruticosa*) y la esparraguera (*Asparagus nesiotes*) en las islas orientales del Archipiélago canario. Tomado de Nogales *et al.* (2007).

mas de dispersión a larga distancia, estos complejos sistemas de dispersión de semillas permiten que un gran número de semillas lleguen a distintos microhábitats cada año y mediante procesos regulares en el tiempo. Además, esos datos apoyan la hipótesis que la dispersión secundaria por doble endozoocoría podría haber jugado un papel importante en procesos de dispersión a larga distancia, tanto entre áreas de volcanismo reciente de una misma isla como entre islas subtropicales próximas. Por último, de estos datos se desprende también que la dispersión a larga distancia de las semillas de estas especies, y posiblemente de otras especies con frutos carnosos, está sometida a un intenso efecto del azar, siendo su futuro ecológico contingente al dispersor secundario que realiza la depredación. Para conocer el auténtico alcance ecológico de este proceso complejo de dispersión de semillas, sin duda serían necesarios futuros estudios que aporten una información contextual más completa y en un mayor número de ecosistemas insulares.

8.9. ¿Cómo pueden influir los sistemas de polinización y dispersión de semillas en la estructura de las comunidades vegetales insulares?

En base a las hipótesis planteadas previamente por Baker (1955), Carlquist (1974) y Cox (1989), y a sus resultados en las islas Izu, Inoue (1993) plantea los pasos de un hipotético proceso de colonización y estabilización de una comunidad de interacciones planta-polinizador en una isla oceánica. Para simplificar el modelo, el autor supone que los fenotipos de plantas y polinizadores son fijos y no están expuestos a las presiones selectivas de su ambiente. Siendo así, en un primer estadío se produce la colonización de la nueva isla por especies autocompatibles y parcialmente autógamas. En un paso posterior (estadio II), la isla es colonizada por polinizadores generalistas-oportunistas con fases adultas cortas y bajo requerimiento de energía. Los sírfidos constituyen un buen ejemplo de este grupo, pudiendo establecerse en una isla con pocas especies de plantas de las que alimentarse. Seguidamente (estadio III), se establecen especies de plantas con sistemas de reproducción cruzada, pero que no requieren polinizadores especializados. A medida que la presencia de recursos florales se vuelve más constante en la comunidad, polinizadores con ciclos de vida larga y mayores requerimientos energéticos pueden entrar a formar parte de la comunidad (estadio IV). A continuación, (estadio V), ya se produce la entrada y establecimiento de especies de plantas con requerimiento de polinizadores especializados. Obviamente, este modelo está influenciado por factores como la probabilidad de inmigración de las especies de plantas y animales, el área de la isla y la disponibilidad de nichos.

Un modelo similar explicaría la incorporación y estabilización de interacciones planta- animal dispersor. En un estudio del proceso de colonización vegetal de la isla Motmot (Papua, Nueva Guinea), Harrison *et al.* (2001) muestran que en los primeros estadíos se incorporan predominantemente especies anemócoras y talasócoras. A medida que van estableciéndose estas especies comienza la incorporación de unas pocas especies zoócoras. En ese momento se comienzan a dar las condiciones para que la isla sea visitada por aves y murciélagos frugívoros, lo que a su vez va incorporando a la comunidad nuevas especies de plantas de dispersión zoócora. Sólo cuando la disponibilidad de recursos para los dispersores endozoócoros es elevada, es cuando se produce un incremento significativo en la presencia de esta comunidad de mutualistas y, de manera paralela, de las especies de plantas con síndrome de dispersión endozoócora.

8.10. Riesgos actuales de disrupciones mutualistas planta-animal en ecosistemas insulares y previsibles consecuencias.

Aparte de la pérdida de hábitats, debido sobre todo a los cambios en el uso del suelo, que tiene lugar en todo el planeta, fenómenos como las invasiones biológicas o la fragmentación están alterando de forma creciente las comunidades vegetales y animales y, en general, el funcionamiento de los ecosistemas. Dadas sus características intrínsecas (ver secciones anteriores), los ecosistemas insulares son especialmente frágiles a dichas alteraciones, las cuales pueden acabar con millones de años de evolución de una interacción ecológica además de alterar la estructura y composición de las comunidades nativas. Aquí nos centraremos en las disrupciones de polinización y de dispersión de semillas, aunque las profundas implicaciones que tienen esas alteraciones tan sólo ahora empiezan a estudiarse, tanto en continentes como en las islas. En el caso de la introducción de especies foráneas, son muchos los ejemplos documentados en islas que evidencian el impacto negativo que esas especies suelen tener sobre las comunidades (ver revisión en Traveset y Richardson, 2006). Tanto la magnitud del impacto como los mecanismos del mismo varían dependiendo del grupo funcional al que pertenezca la especie foránea y su abundancia. Por ejemplo, una planta invasora tendrá un impacto diferente del de una especie de polinizador exótico, o del de un herbívoro exótico que tenga unas preferencias determinadas por algunas especies vegetales nativas. En cualquier caso, dicha especie, especialmente si es muy agresiva, tiene la capacidad de alterar significativamente el éxito reproductivo de las nativas, a la vez que altera la estructura de la red de polinización o de dispersión de semillas. Entre los casos más estudiados del efecto de insectos introducidos encontramos *Apis mellifera* y *Bombus terrestris*, ambas especies están estrechamente asociadas al ser humano (para polinización de cultivos o producción de miel) y se han introducido en muchos países del mundo, incluyendo muchas islas como Japón, Tasmania, Canarias, etc. Estas introducciones han tenido consecuencias devastadoras sobre las abejas nativas (ver revisión en Goulson, 2003a) e incluso sobre el éxito reproductivo de plantas que dependían de ellas, al tener la capacidad de alterar la producción de semillas, el flujo genético y/o promover la hibridación de las especies de plantas nativas (ver Figura 1 en Traveset y Richardson, 2006). Ambos insectos son super-generalistas y se integran con facilidad en las redes de polinización en las comunidades que invaden (ver Morales *et al.,* este volumen). En un ambiente insular, todos estos posibles efectos nocivos se magnifican de manera exponencial con tamaños poblacionales reducidos, ausencia de especialización en las interacciones nativas, o bien, impredictibilidad en la producción de recursos (e.g., Abe, 2006b).

Los efectos negativos que la introducción de vertebrados herbívoros o depredadores han tenido sobre la fauna y flora nativa de las islas están muy bien documentados y se ha demostrado que pueden tener implicaciones en las interacciones mutualistas entre organismos nativos (e.g., Campbell y Donlan, 2005; Nogales *et al.,* 2005, 2006; Kelly *et al.,* 2006). El éxito de dispersión de una planta en una isla, por ejemplo, puede ser alterado por la introducción de cabras, ratas, loros, etc., ya sea directamente mediante el consumo directo de sus partes vegetativas o reproductivas (disminuyendo así las tasas de dispersión) como indirectamente si los consumidores foráneos afectan negativamente a las poblaciones nativas de dispersores legítimos (Traveset y Richardson, 2006). Los roedores, introducidos en muchas islas del mundo, tienen la capacidad de afectar a las

poblaciones de dispersores de plantas (Kelly *et al.,* 2006). También gatos, zarigüeyas, e incluso hormigas invasoras como *Linepithema humilis* o *Wasmannia auropunctata* han mostrado tener efectos devastadores sobre dispersores legítimos nativos, y en general, sobre las biotas de muchas islas (referencias en Traveset y Richardson, 2006).

Desde una perspectiva de redes de polinización o dispersión de la comunidad invadida, a pesar de que una especie introducida (vegetal o animal) tenga un impacto importante sobre una o más especies determinadas, puede no alterar significativamente las características de la red que describen su topología, como son su conectividad (número de interacciones que se establecen respecto a todas las posibles), grado de anidamiento, nivel de asimetría, compartimentación, etc. (Jordano *et al.*, este volumen). Sin embargo, la topología de la red puede verse alterada si la especie introducida promueve conexiones débiles (de menor dependencia) entre las especies nativas o incluso la total desconexión entre ellas (disrupción mutualista) a la vez que ella va aumentando sus conexiones dentro de la red (Aizen *et al.,* 2008). Por otro lado, la relación entre el grado de generalización de las plantas y la probabilidad de integración de especies de polinizadores o dispersores invasores ha recibido mucha menos atención, a pesar de que la frecuencia de éstos es cada vez mayor en distintos ecosistemas (e.g., *Apis mellifera*, *Bombus* spp., *Megachile rotundata*, *Linepithema humilis*).

A la vez que impactan sobre los mutualismos nativos, las plantas invasoras de muchas especies se ven "facilitadas" al integrarse en las redes mutualistas, bien siendo visitadas por polinizadores generalistas o bien siendo dispersadas por animales que incluyen en su dieta los frutos carnosos de muchas plantas. Por tanto, estos mutualistas generalistas proveen una vía de integración de plantas invasoras en sus redes al tiempo que contribuyen a la expansión de éstas (ver Morales *et al.*, este volumen, y referencias allí citadas). Este proceso de facilitación ocurre con relativa frecuencia en los ecosistemas insulares, en los que un gran número de especies animales (vertebrados e invertebrados) tiende a ampliar su nicho trófico con respecto a su espectro alimentario en zonas continentales. Este es el caso, por ejemplo, de distintas especies del género *Opuntia*, especie invasora en Baleares y Canarias, cuyas semillas son dispersadas por varias especies nativas de aves (e.g., cuervo, *Corvus corax*) y lagartos generalistas del género endémico *Gallotia* (Padrón *et al.*, en preparación). Otra planta proveniente de Sudáfrica y muy invasora en muchas islas mediterráneas, *Carpobrotus* spp., es facilitada en su fase de polinización por una gran diversidad de insectos nativos atraídos a sus abundantes y vistosas flores, ricas en polen (e.g., Moragues y Traveset, 2005). Una situación diferente ocurre en el caso de la invasora *Kalanchoe pinnata* (Crassulaceae) en las Islas Galápagos. Esta especie, con gran capacidad de crecimiento vegetativo, presenta flores complejas que en estas islas no encuentran ningún polinizador especializado. Además, las flores sufren una presión alta de robo de néctar por aves generalistas (Figura 8.5) que elimina prácticamente cualquier posibilidad de producir semillas (Navarro y Gómez, inédito).

Otra importante causa de disrupciones mutualistas, que puede verse magnificada en las islas, es el creciente fenómeno de la fragmentación del hábitat (ver Aguilar *et al.*, este volumen). Un reciente metaanálisis muestra que el sistema reproductivo de la planta, concretamente su sistema de autocompatibilidad más que el nivel de generalización de la planta sobre los polinizadores es lo que determina si su éxito reproductivo se altera significativamente por la fragmentación (Aguilar *et al.,* 2006). Esto implica que independientemente de si las plantas son polinizadas por pocas o muchas especies de poli-

Figura 8.5. En las islas Galápagos las flores de la especie invasora *Kalanchoe pinnata* (Crassulaceae) no encuentran ningún visitante floral adaptado a sus complejas flores. Al contrario, pinzones y abejas carpinteras acceden al néctar realizando perforaciones en la base del tubo floral, destruyendo así el gineceo y, por tanto, eliminando la posibilidad de reproducción sexual en esta especie.

nizadores, las especies autocompatibles serán menos vulnerables a la fragmentación del hábitat. Si las especies autocompatibles son proporcionalmente más abundantes en islas que en el continente, esto podría implicar que la fragmentación tendrá un menor efecto reproductivo en islas que en áreas continentales. Sin embargo, no hay que olvidar que otros factores intrínsecos a las islas (e.g., la menor complejidad de las redes de interacción) podrían ser muy vulnerables a la fragmentación y desaparición de, por ejemplo, especies clave ("hubs" en la semántica de la teoría de redes complejas) que podrían tener efectos negativos en cadena sobre la permanencia de especies en las redes.

8.11. Consideraciones finales

Dado el incremento en el número de estudios realizados en distintos archipiélagos del mundo, es previsible que en un período relativamente corto de tiempo puedan corroborarse o refutarse algunas, si no todas, las hipótesis revisadas o planteadas en este capítulo. En particular, la comparación de los sistemas de polinización actuales con los supuestos de los progenitores colonizadores, en diferentes islas, permitirá dilucidar si han evolucionado, y en qué dirección, distintos caracteres florales en ellas. Asimismo, es de prever que futuros trabajos en islas contribuyan al conocimiento de los factores que promueven la evolución de la dioecia en linajes particulares. Particularmente necesarios son los estudios

comparativos entre isla y continente de una especie en particular, o de especies emparentadas, para confirmar si existe un patrón común de evolución desde la polinización biótica hacia la anemofilia.

A una escala de comunidad, estudios de mutualismos planta-animal son especialmente requeridos en ecosistemas insulares, dado el alarmante escenario actual de perturbaciones: conjuntos enteros de polinizadores y dispersores (insectos, aves, murciélagos e incluso reptiles en muchas islas, e.g., Cox *et al.*, 1991; Olesen y Valido, 2003; Foster y Robinson, 2007), han desaparecido o están desapareciendo. La pérdida de mutualismos suele traducirse en una reducción en las tasas de reclutamiento de las plantas involucradas en tales interacciones, lo cual se relaciona a menudo con descensos poblacionales y extinciones locales o incluso totales (e.g., Meehan *et al.,* 2002; Biesmeijer *et al.,* 2006; Traveset y Richardson, 2006). En algunos casos, los polinizadores o dispersores nativos son reemplazados por especies exóticas, pero la eficiencia de estas últimas es a menudo inferior (Traveset y Richardson, 2006; y referencias allí citadas, Foster y Robinson, 2007). Es de esperar que estudios en marcha y futuros a este nivel de comunidad permitan obtener estimaciones globales del impacto de dicha pérdida de mutualismos sobre las características de toda la red, así como de su grado de resiliencia contra distintos tipos de perturbaciones.

De la mayoría de los archipiélagos, se desconoce aún si hay, y cuáles son, las especies super-generalistas, aquellas capaces de establecer nuevas interacciones mutualistas con especies alógenas a la vez que mantienen la estabilidad de la red frente a esas perturbaciones. Especial atención especial merecen los polinizadores super-generalistas, particularmente aquellos favorecidos o introducidos por el hombre (e.g., la abeja de la miel, o los abejorros). Estos polinizadores tienen un efecto dual sobre las floras locales. Por una parte, 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 otra parte, pueden incrementar el reclutamiento de algunas plantas locales, particularmente cuando sustituyen a mutualistas nativos que han desaparecido por otras causas. En el caso de la abeja de la miel, por ejemplo, la decisión de erradicarla, tolerarla o incluso promoverla activamente fuera de su rango nativo, varía localmente, al variar tanto su efecto sobre otras especies como los objetivos de gestión. Por lo tanto, cada sistema particular necesita ser examinado para desarrollar la estrategia de manejo más apropiada.

Desde la perspectiva de los procesos de dispersión de semillas, resultaría de interés: 1) profundizar en el conocimiento sobre el papel de los reptiles como vectores de dispersión endozoócora, haciendo énfasis en el caso de frutos y semillas de tamaños grandes, y, 2) evaluar, en un contexto más general, la importancia del fenómeno de la diplozoocoria, por endozoocoria, recientemente documentado en Canarias (Nogales *et al.,* 2005, 2007) mediante el estudio en todas sus islas, así como en otros archipiélagos tropicales y subtropicales donde los reptiles son especies abundantes.

Por último, los ecosistemas insulares constituyen escenarios ideales para el estudio de las implicaciones evolutivas de las interacciones mutualistas entre plantas y animales. Algunos fenómenos ecológicos como la ampliación del nicho trófico, la compensación de densidades, etc., posibilitan la polinización y/o la dispersión de semillas de muchas plantas que habitan en islas, mediante una serie de interacciones ecológicas altamente particulares y que únicamente acontecen en estos ecosistemas. Por ello, resulta de gran interés el estudio de las interacciones mutualistas, auténtica clave de la arquitectura ecológica que permite el funcionamiento de la peculiar biodiversidad existente en las islas oceánicas.

Agradecimientos

A todos los investigadores y estudiantes que han compartido con nosotros el estudio de los mutualismos insulares. Este trabajo ha estado parcialmente financiado por los proyectos GL2004-04884-C02-01/BOS, CGL2006-13847-CO2-02 (financiados parcialmente por el Ministerio de Educación y Ciencia, y por los fondos Feder de la Unión Europea) y MMA-Red de Parques Nacionales 80-2005 y 125-2005 concedidos a Anna Traveset, Manuel Nogales y Luis Navarro. Concepción Nieves, Nelson Ramírez y Alfredo Valido leyeron y criticaron una primera versión del manuscrito. Finalmente, nos gustaría agradecer a nuestros colegas dentro del proyecto CYTED 2003-XII-6 por las fructíferas discusiones que hemos tenido y especialmente a Regino Zamora por habernos coordinado e invitarnos a preparar este capítulo, sin el cual no hubiéramos realizado este ejercicio de síntesis sobre los procesos mutualistas en islas.