

ESPÈCIES INVASORES I MUTUALISMES PLANTA-ANIMAL

Anna Traveset

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), Esporles, Mallorca

INVASIVE SPECIES AND MUTUALISTIC PLANT-ANIMAL INTERACTIONS. Mutualistic interactions between plants and animals can play a crucial role in determining the invasion success of a large number of species. In turn, invasive species can have considerable effects on the structure, organization and composition of communities due to the multiple interactions (both mutualistic and antagonistic) that they establish with native species. In this article, these mutualistic interactions (specifically, pollination and seed dispersal) are examined in the context of such biological invasions. To properly understand the dynamics of a community one must do more than examine the different components separately. Thus, analytical methods originally developed for the study of food web ecology are being used as an ideal conceptual framework for the study of mutualistic network dynamics, which actually corresponds to the architecture of biodiversity. The integration of an invasive species within a community, as well as its impact on it, is modulated by the different attributes of the invader(s), the native species, and the various plant-animal mutualistic networks present. Invasive plants, in particular, have been shown to affect natives by means of indirect interactions mediated by the mutualistic mechanisms described above. The article ends with some perspectives on management and suggests that all restoration and monitoring programs which address biological invasions explicitly consider such mutualistic interactions.

Introducció

Un dels aspectes del canvi global amb més impacte sobre la biodiversitat és la invasió d'espècies exòtiques o introduïdes. Un cop transportada a una nova regió, una espècie exòtica pot convertir-se en invasora si és demogràficament exitosa, és a dir, si adquireix grans abundàncies poblacionals a llarg termini i a gran escala.

Per a colonitzar, sobreviure, regenerar i dispersar-se, una espècie exòtica ha de superar els mateixos "filtres" biòtics i abiòtics que operen sobre les espècies que hi interactuen amb ella. Això, sumat al fet que la introducció d'una espècie no sol tenir lloc de forma simultània amb la introducció dels seus mutualistes (pol·linitzadors o dispersors) i antagonistes (predadors o paràsits), restringeix les possibilitats que una espècie exòtica pugui interactuar amb aquells mateixos mutualistes i antagonistes en el nou ambient. La forma que tenen, doncs, d'integrar-se moltes espècies exòtiques en un ecosistema 'nou per a elles', és establint interaccions amb les espècies natives.

Enfront de la idea clàssica de "resistència biòtica", la qual prediu que la preponderància d'interaccions interespecífiques negatives (per exemple: predació, competència, o parasitisme) redueix l'èxit invasor d'una espècie exòtica, les interaccions positives (entre les quals s'inclouen els mutualismes planta-animal) poden facilitar la invasió, crear noves oportunitats tròfiques i, per tant, promoure la integració d'espècies exòtiques en les comu-

nitats residents o locals. Les interaccions mutualistes, en particular, tenen una importància clau en determinar l'èxit de moltes invasions biològiques de plantes i animals.

Les espècies invasores poden tenir efectes considerables en l'estructura, organització i composició de les comunitats a causa de les múltiples interaccions mutualistes i antagonistes que estableixen amb espècies natives. Els canvis més importants han estat documentats sobretot en ecosistemes insulars com Hawaii o Nova Zelanda, però també grans canvis s'han trobat en comunitats continentals com el "fynbos" sud-africà o el bosc sec tropical de Tailàndia.

En el context de les noves relacions que s'estableixen entre plantes i animals, les espècies invasores poden alterar dramàticament les interaccions mutualistes, i aquestes, a la vegada, poden retroalimentar-se per a influir sobre la dinàmica de la invasió. Per aquest motiu, aquí relacionarem les interaccions mutualistes amb les invasions biològiques des d'una doble perspectiva que considera els efectes de les primeres sobre les segones, i viceversa. Atesa la seva importància tant en la regeneració de les comunitats de plantes natives com en la modulació de l'èxit de les espècies invasores, ens centrarem específicament en els mutualismes que estan involucrats directament en dues fases clau de la reproducció sexual de les plantes: la pol·linització i la dispersió de llavors. La majoria dels exemples presentats aquí, però, es basen en mutualismes planta-pol·linitzador, ja que aquests han



estat més extensament estudiats a escala de comunitat.

Actualment, és àmpliament acceptat que per a comprendre la dinàmica de qualsevol comunitat, no és suficient amb examinar els seus components per separat. L'ús dels mètodes d'anàlisi desenvolupats per a l'ecologia de xarxes tròfiques ofereix un marc conceptual idoni en l'estudi de la dinàmica de xarxes mutualistes, les quals representen, en definitiva, l'arquitectura de la biodiversitat.

En aquest article esbrinarem com determinats atributs de les espècies invasores, de les espècies natives, i propietats emergents de les xarxes mutualistes planta-animals, modulen tant la integració com l'impacte de les primeres en les segones. A continuació, revisarem com les espècies de plantes invasores poden afectar les natives, mitjançant interaccions indirectes modulades per aquests mutualismes.

Integració d'espècies exòtiques en les xarxes mutualistes planta-animals

Una xarxa mutualista planta-animals (XMPA) és el conjunt de les interaccions tròfiques i reproductives entre un grup d'espècies de plantes i d'animals pol·linitzadors o dispersors de llavors. Com veurem a continuació, algunes de les característiques de les xarxes mutualistes poden ser crucials per a entendre com les espècies invasores s'hi integren, i a la vegada, per a poder predir els seus impactes potencials sobre la biota nativa mitjançant aquests mutualismes.

Una XMPA es pot representar mitjançant un model conceptual gràfic de xarxa "bipartita" en la qual les interaccions mutualistes tenen lloc entre membres dels dos grups (plantes i animals), incloent interaccions entre espècies de diferent estatus (natives i exòtiques). La figura 1 representa una XMPA composta per espècies, o *nodes*, pertanyents a dos conjunts diferents –el de les plantes (nodes verds) i el dels animals (nodes grocs)– els quals estableixen interaccions mutualistes, o *enllaços*, simbolitzats per línies contínues que representen la reciprocitat o bidireccionalitat de la interacció. Les noves interaccions entre exòtiques (node vermell) i natives afecten l'èxit demogràfic de l'espècie introduïda a la vegada que influeixen sobre les interaccions entre les natives, i en darrera instància, sobre el seu èxit reproductiu. En una xarxa planta-pol·linitzador, en particular, un animal natiu estableix una interacció mutualista amb una planta nativa en visitar les seves flors a la recerca de recompensa. Des del punt de vista de la planta, l'efecte d'aquesta visita en la seva aptitud biològica (*fitness*) dependrà de la capacitat de dipositar pol·len conespecífic (de la mateixa espècie) durant aquella visita. Des del punt de vista del pol·linitzador, l'efecte de la visita dependrà de l'èxit

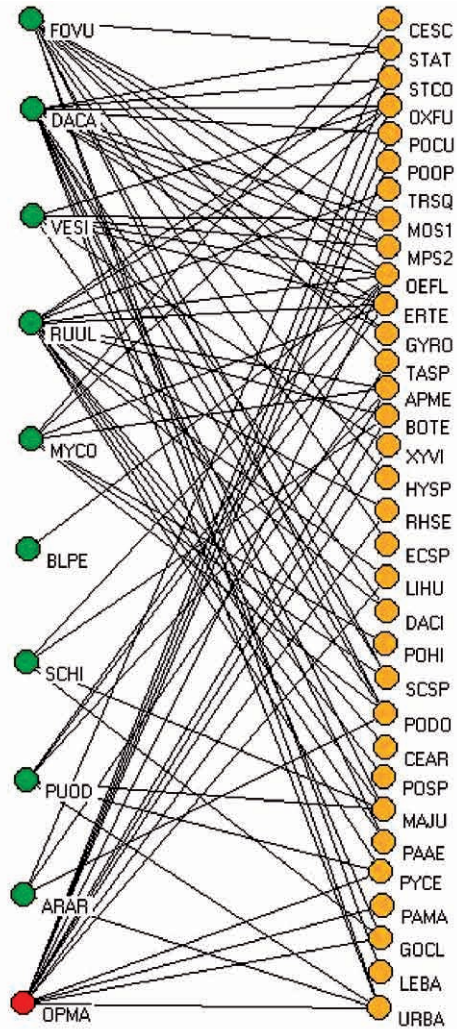


Figura 1. Exemple de xarxa mutualista planta-pol·linitzador. Els nodes verds representen les espècies de plantes, mentre que els grocs representen cadascuna de les espècies d'insectes que visiten les seves flors. Les línies entre nodes simbolitzen els enllaços entre cada grup d'espècies. El node vermell és l'espècie invasora (*Opuntia maxima*) que està ja integrada en la comunitat, i interacciona amb un bon nombre de pol·linitzadors. Xarxa d'una comunitat a l'illa de Menorca (Dades de Benigno Padrón).

en l'obtenció de recursos. La figura 1 mostra una xarxa d'interaccions planta-pol·linitzador d'una comunitat de plantes a l'illa de Menorca la qual ha estat envaïda per la figuera de moro, *Opuntia maxima*. Aquesta espècie s'ha integrat en la comunitat interactuant amb un bon nombre d'insectes nadius que visiten les seves flors.

Quins atributs promouen la integració d'espècies exòtiques a les XMPA?

A la xarxa de la figura 1 es pot observar com les espècies difereixen en el nombre de mutualistes amb els que interactuen, és a dir, en el que s'anomena el seu *grau*, represen-



tat pel nombre d'enllaços de cada node. Una primera pregunta que ens podem fer és: com afecta el grau de generalització de les espècies residents a la integració d'espècies exòtiques? Els sistemes de pol·linització i dispersió tendeixen a ser majoritàriament generalistes, el que ha fet predir que faciliten la integració d'espècies exòtiques. Estudis realitzats en comunitats naturals envaïdes han confirmat parcialment aquesta predicció per al cas dels pol·linitzadors natius, en demostrar que el seu grau es correlaciona positivament amb la probabilitat d'incloure una determinada planta invasora, o amb el nombre de plantes exòtiques incloses en la seva dieta. A la vegada, la majoria de les plantes invasores més exitoses són pol·linitzades per espècies generalistes. Tot sembla indicar, per tant, que els pol·linitzadors generalistes proveeixen una via d'integració de plantes exòtiques en les XMPA. Igualment, existeix un patró semblant que explica la integració de pol·linitzadors exòtics a partir del grau de les plantes de la comunitat resident. Per altra banda, els dispersors generalistes inclouen en la seva dieta els fruits de moltes plantes invasores. Aquest procés té lloc amb relativa freqüència en els ecosistemes insulars, en els quals un gran nombre de vertebrats tendeixen a ampliar el seu nínxol tròfic respecte al seu espectre alimentari en zones continentals. Per això, inclouen sovint en la seva dieta nombroses espècies vegetals (tant parts vegetatives com flors i fruits). Aquest és el cas, per exemple, de diferents espècies dels gèneres *Carpobrotus* i *Opuntia*, les llavors de les quals són dispersades per diverses espècies natives de mamífers (conills, rates), ocells (corbs, busquerets, etc.) o fins i tot rèptils (tortugues, llangardaixos) (fig. 2).

Des de la perspectiva de les espècies exòtiques, com influeix el seu propi grau sobre la seva integració a la xarxa? En la recerca d'atributs de les espècies que permetin predir el seu èxit invasor, una de les generalitzacions més freqüents en la literatura d'invasions biològiques associa l'amplitud de nínxol amb l'èxit invasor de les espècies introduïdes. Aplicat a les interaccions mutualistes, una predicció d'aquesta hipòtesi d'"amplitud de nínxol-èxit invasor" és que les espècies exòtiques generalistes tindran una probabilitat més gran de rebre visites, en el cas de les plantes, o d'adquirir recursos, en el cas dels animals, que espècies especialistes, i per tant, d'integrar-se en les XMPA locals. Validar aquesta hipòtesi requereix comparar, des d'una perspectiva biogeogràfica, el grau d'espècies exòtiques invasores amb el d'espècies exòtiques no invasores en la seva regió d'origen, com una mesura binària d'èxit invasor. No obstant això, l'avaluació quantitativa d'aquesta hipòtesi es troba actualment limitada, atès que les introduccions no exitoses es troben subdocumentades en la literatura.



Figura 2. Llangardaix endèmic de Canàries, del gènere *Gallotia*, pol·linitzant les flors de la figuera de moro, planta invasora important en aquestes illes (Foto: Jens M. Olesen).

Quines tendències mostren els estudis d'espècies particulars? En el cas de les plantes, si bé la reproducció d'algunes espècies altament invasores es troba limitada per disponibilitat de pol·len, sols una minúscula proporció d'invasores potencials entre les plantes introduïdes sembla haver fracassat en el procés d'invasió a causa de l'absència de pol·linitzadors. Aquest és el cas de moltes espècies de plantes amb flors especialitzades, tals com orquídiades i *Ficus*, exemples emblemàtics que representen casos extrems de mútua especialització.

Comparacions del grau de generalització d'espècies natives amb el de les invasores han mostrat que les espècies invasores no interactuen amb més espècies que les natives, i alguns estudis han trobat fins i tot el contrari. A les illes oceàniques, per exemple, és freqüent la presència d'espècies natives supergeneralistes (espècies que interactuen amb un gran nombre d'espècies), les quals han pogut evolucionar a causa de les condicions particulars de 'relaxació de la competència interespecífica' en hàbitats aïllats. Exemples típics d'aquest fenomen el constitueixen l'abella de la mel, *Apis mellifera*, la qual es troba fortament integrada en la major part de xarxes de pol·linització, ja sigui com espècie nativa o com invasora, i algunes espècies de borinots, com *Bombus* spp. o *Xylocopa* spp. (fig. 3) (vegeu secció següent). De totes maneres, a l'hora de fer comparacions, cal tenir en





Figura 3. Abelles de l'espècie *Xylocopa violacea* visitant les flors de la invasora *Carpobrotus edulis* a l'illa de Mallorca (Foto: A. Traveset).

compte que aquests estudis en l'àmbit comunitari no solen discriminar entre espècies exòtiques invasores i no invasores, la qual cosa pot dificultar la detecció d'una relació entre èxit invasor i generalització. Per tant, mentre que existeixin evidències creixents de la importància del grau de les espècies residents en la incorporació d'espècies exòtiques en les XMPA, la importància del grau de les espècies exòtiques resulta menys evident, i sembla variar entre plantes i pol·linitzadors.

La distribució del grau en les XMPA no és aleatòria. Ans al contrari, ha revelat ser fortament *asimètrica*, el que dona lloc a un patró *encaixat* o *aniuat* que, a la seva vegada, confereix una alta cohesió a la xarxa, amb poques possibilitats de compartimentació. Això implica que espècies especialistes tendeixen a interactuar exclusivament amb espècies generalistes, mentre que les espècies generalistes interactuen tant amb especialistes com amb altres generalistes. Aquest patró asimètric també implica que si una planta depèn fortament d'un animal per a la seva pol·linització o dispersió, aquest animal depèn dèbilment de la planta, i viceversa. Per tant, esperariem que quant més asimètrica sigui la xarxa, amb una menor dependència recíproca entre mutualistes, més gran serà la probabilitat que una espècie exòtica pugui integrar-s'hi.

Atès que el nombre d'enllaços que pot establir una espècie exòtica de planta s' explica

en part per la seva afinitat taxonòmica amb la flora nativa, sembla més probable que espècies exòtiques especialistes es connectin amb espècies natives generalistes que tinguin certa afinitat taxonòmica amb els seus mutualistes originals. Així, per exemple, la invasora europea *Cytisus scoparius*, de flors zigomorfs especialitzades en la pol·linització per borinots (*Bombus* spp), és visitada gairebé exclusivament per borinots nadius generalistes en extenses àrees envaïdes al sud de Sud-amèrica.

A part d'un alt nivell de generalització, algunes característiques morfològiques i/o fenològiques de les espècies invasores poden facilitar-los llur integració en les xarxes de pol·linització i de dispersió. Així, per exemple, en el cas de les plantes invasores, una llarga duració de la floració/fructificació, o una producció massiva de flors/fruits, la qual suposa l'augment de l'oferta de recursos (pol·len i/o nèctar, polpa rica en nutrients, etc.) poden implicar una probabilitat més gran d'interactuar amb més abundància i/o riquesa de pol·linitzadors i de dispersors. Igualment, un pol·linitzador que estigui actiu durant bona part de l'any tindrà més possibilitats de trobar recursos, en coincidir en el temps amb una major quantitat de plantes disponibles, que un altre amb una activitat que es limiti a solament uns mesos de la primavera o estiu. Fins i tot, pot donar-se el cas d'espècies natives mutualistes que es fan quasi totalment depenents d'espècies invasores a causa de les seves característiques.



El cas particular d'*Apis mellifera* i *Bombus* spp.

Malgrat que les espècies de pol·linitzadors exòtics no són, en general, més generalistes que les nadiues, l'abella comú (*Apis mellifera*) i algunes espècies del gènere *Bombus* (en particular *Bombus terrestris*) són una excepció que mereix una consideració especial. Per les abundàncies que atenyen i l'alt nombre d'espècies amb què interaccionen –són considerades “supergeneralistes”–, els seus efectes en les comunitats en les quals s'integren són desproporcionats en relació a la fracció de la diversitat de pol·linitzadors que representen. Aquestes espècies de pol·linitzadors es troben entre les més invasores i més generalistes en totes les comunitats que han envaït. Ensenms, són els principals pol·linitzadors d'espècies de plantes invasores, tant en hàbitats on són nadius com en altres on són també invasores. Ambdues espècies es troben estretament associades amb l'ésser humà (per a la pol·linització de cultius en general, i/o per a la producció de mel, en el cas particular de *Apis mellifera*) i, per tant, la seva introducció ha estat intencionada, independentment de les seves subsegüents introduccions accidentals. Aquesta associació dificulta discernir la relació de causalitat entre el seu grau de generalització, la seva associació amb l'ésser humà, i la seva extraordinària capacitat invasora.

Impacte de les espècies invasores sobre les XMPA

Un cop integrada en una XMPA, una espècie invasora pot influir en la seva estructura, i com a conseqüència, pot afectar l'èxit reproductiu de les espècies natives en la xarxa i, eventualment, a la seva persistència. No obstant això, és possible, que tingui un impacte important sobre una o més espècies determinades, sense alterar significativament característiques de la xarxa que descriuen la seva topologia, como són la connectivitat (nombre total d'interaccions que s'estableixen a la xarxa respecte a totes les possibles), grau d'anuiament, nivell d'asimetria, compartimentació, etc. La topologia de la xarxa pot veure's alterada, per exemple, si la invasora promou unes connexions més dèbils (d'una dependència menor) entre les natives o fins i tot la total desconexió entre elles (disrupció mutualista) a la vegada que ella es converteix en un 'node' més important (connectat amb més espècies) dins de la xarxa. Especialment en estats avançats de la invasió, una invasora –precisament a causa del seu alt grau de generalisme– pot arribar a 'usurpar' interaccions que constituïen el nucli de la xarxa abans de la invasió, sense per això modificar la connectivitat de la xarxa. Al contrari, una interacció preferent

entre espècies introduïdes (vegeu secció de complexos d'invasió més avall) podria crear un 'compartiment' amb un efecte baix sobre l'estructura de la xarxa nativa original.

Respecte a l'impacte d'una invasora sobre l'èxit reproductiu d'espècies natives de la xarxa, aquest pot ser negatiu, positiu, o neutre. La majoria d'estudis que han investigat aquest impacte han examinat sistemes de pol·linització, mentre que tenim encara molt poca informació sobre l'efecte de les invasores en els mutualismes nadius de dispersió. No obstant això, per ambdós tipus de mutualisme, existeixen mecanismes anàlegs per als que una invasora pot actuar com a disruptora.

En el cas d'una planta invasora integrada en una xarxa de pol·linització, la seva presència pot afectar la pol·linització d'una nativa mitjançant canvis tant en el comportament com en l'abundància dels pol·linitzadors. La majoria d'estudis realitzats s'han focalitzat en el primer d'aquests mecanismes. La “usurpació de pol·linitzadors”, o competència per aquests, concretament, ha estat el mecanisme normalment estudiat, sota la hipòtesi de que en presència d'una espècie invasora més atractiva, o que ofereix més recursos als pol·linitzadors, l'espècie nativa sofreix una reducció en la quantitat de visites que rep, amb la conseqüent disminució en els nivells de la pol·linització i posterior reducció en la producció de llavors. Alternativament, l'atracció conjunta de pol·linitzadors per part d'espècies natives i exòtiques pot donar lloc a una interacció positiva o “facilitació”. Això s'ha vist, per exemple, en un parell d'estudis a Balears, amb l'espècie *Carpobrotus acinaciformis* i la nativa *Anthyllis cytisoides*, i amb *Oxalis pes-caprae* i *Diplotaxis erucoides*. La presència de les abundants i vistoses flors d'aquestes invasores fa augmentar les taxes de visita d'insectes a les flors de les natives.

A més de la quantitat de visites a les flors, la presència d'una espècie invasora pot dur a una reducció en la seva qualitat si el pol·linitzador realitza visites interespecífiques entre flors natives i exòtiques, i el pol·len heterospecífic interfereix amb la deposició i/o germinació del pol·len propi de l'espècie. Aquests canvis poden ocórrer independentment de canvis en la freqüència absoluta de visites, encara que en alguns casos, ambdós fenòmens tenen lloc simultàniament. Per tant, és necessari combinar aquests distints enfocaments per a poder avaluar la importància relativa dels dos mecanismes, així com la seva interacció.

Els estudis que han avaluat experimentalment l'impacte de plantes invasores en la pol·linització de plantes natives, mostren que els efectes negatius són més freqüents que els positius. Això suggereix, doncs, que existeix una preponderància d'usurpació de pol·linitzadors enfront d'una atracció conjunta. De





Figura 4. Invasió de la vinagrella *Oxalis pes-caprae* a l'illa de Cabrera, Balears. Els bulbs d'aquesta herbàcia, nativa de Sud-àfrica i introduïda a Europa al segle XVIII, van arribar fa uns pocs anys a l'illa de forma involuntària (en transportar terra des de Mallorca per a construir un jardí botànic). En la foto petita, detall d'una flor que és pol·linitzada per l'abella de la mel, *Apis mellifera* (Fotos: A. Traveset).

totes maneres, una reducció en la freqüència de visites no sempre es tradueix en una disminució en l'èxit reproductiu de la planta, en termes de producció de fruits. Moltes espècies tenen mecanismes de compensació com a resposta a la falta de pol·linitzadors, per exemple, la capacitat d'autofecundar-se. Les espècies més vulnerables a sofrir dràstiques reduccions en el seu èxit reproductiu seran, doncs, aquelles que depenguin exclusivament de pol·linitzadors. Per altra banda, una reducció en la producció de llavors no és necessàriament el resultat d'una reducció en la freqüència de visites, ja que altres mecanismes, com la transferència interespecífica de pol·len, poden mediar aquest efecte negatiu. Per últim, efectes d'escala poden també influir sobre el resultat net de la interacció. Així, el que a una petita escala espacial (per exemple, de m²) pot mostrar ser una interacció competitiva, a gran escala (per ex., de diverses hectàries) pot resultar ser una interacció de facilitació si per exemple la invasora està atraient una diversitat i/o abundància de pol·linitzadors més gran a la zona en qüestió (fig. 4). D'igual manera, a part de l'escala espacial, l'escala temporal també ha de tenir-se en compte, no sols des de l'aspecte empíric, sinó també des de l'àm-

bit conceptual. Una planta invasora que usurpa individus pol·linitzadors d'una nativa gràcies a la seva major oferta de recursos, podria indirectament augmentar l'èxit reproductiu i les poblacions d'aquests pol·linitzadors en el temps.

Pot una invasora reemplaçar una nativa extinguida o en retrocés, i pot així ser beneficiosa per a algunes espècies de la comunitat?

Una espècie invasora integrada en una xarxa mutualista pot arribar a substituir un mutualista natiu extinguit o en retrocés si és funcionalment equivalent. Aquest reemplaçament s'ha demostrat principalment per a pol·linitzadors i dispersors nadius en ecosistemes insulars, els quals semblen ser més proclius a l'extinció que les plantes. En illes com les Maurici, Nova Zelanda, o Hawaii, hi trobem avui dia espècies que estan fent un paper important com a principals (fins i tot úniques en alguns casos) pol·linitzadores o dispersors d'una bona colla de plantes. A Hawaii, concretament, on la quantitat d'invasions ha estat enorme, s'ha trobat recentment que la regeneració dels boscos tropicals humits –en llocs



que han estat molt alterats— l'estan fent principalment ocells que han vingut de fora. Més a prop, a les illes Balears, trobem també algunes espècies de plantes, com l'olivella (*Cneorum tricoccon*), que avui dia són dispersades per mamífers carnívors que van ser introduïts a aquestes illes, com per exemple, les martes (*Martes martes*) introduïdes en temps dels romans. Els dispersors originals de l'olivella són les sargantanes endèmiques del gènere *Podarcis* (*P. lilfordi* i *P. pityusensis*), però aquestes van desaparèixer de les dues illes més grans (Mallorca i Menorca) a causa sobretot de la 'persecució' que varen sofrir en arribar una colla de depredadors introduïts per l'home (a part de les martes, musteles, genetets, gats, serps, etc.). En aquestes dues illes, l'olivella depèn actualment per a la seva dispersió de les martes i de les genetets, encara que les segones no són dispersores molt eficients ja que solen depositar els seus excrements en coves o en llocs no massa apropiats per a la germinació de les llavors.

Futurs estudis permetran determinar amb quina freqüència es donen aquests reemplaçaments d'espècies natives per exòtiques en una funció ecològica determinada. En alguns casos, però, és difícil discernir la relació causa-efecte entre el decliu de l'espècie nativa i la invasió de l'exòtica, i el que s'observa com un reemplaçament pot tractar-se de fet d'un desplaçament, en el qual l'espècie invasora passa a realitzar la "funció ecològica" de l'espècie nativa a la qual ha desplaçat prèviament.

Facilitació entre espècies invasores (complexos d'invasió)

Una interacció preferencial entre mutualistes invasors, en la qual aquestes espècies interactuen entre si amb una freqüència més alta del que s'esperaria per atzar, pot donar lloc a una compartimentació de la xarxa o *complexe inductor de mutualistes*. Les interaccions positives entre espècies invasores són relativament freqüents, especialment les de planta-pol·linitzador i les de planta-dispersor de llavors. No obstant això, no tenim evidències, de moment, que aquesta compartimentació dins les xarxes sigui la norma.

Exemples d'aquestes interaccions les trobem en molts ecosistemes, encara que s'han descrit especialment en ambients insulars. L'abella de la mel és una important pol·linitzadora de plantes invasores a illes com les Bonin, Nova Zelanda, Tasmània, Azores, Santa Cruz, Tenerife, etc. Algunes espècies de *Bombus* i *Megachile rotundata* mostren també una certa predilecció per plantes exòtiques a Nova Zelanda i Austràlia, respectivament. Avespes exòtiques dels *Ficus* han afavorit l'expansió de *Ficus* invasors en àrees continentals dels Estats Units, a més de a Hawaii i a Nova Zelanda.

Les mateixes característiques intrínseques de les plantes, com per exemple, una floració profusa i una alta producció de nèctar i/o pol·len, poden promoure unes interaccions més freqüents amb pol·linitzadors invasors -normalment insectes socials- que amb els natius; a causa de l'altíssima demanda energètica d'aquests insectes socials per a mantenir llurs colònies.

De la mateixa manera, plantes invasores que produeixin gran quantitat de fruits poden ser també principalment dispersades per animals exòtics i invasors. Per exemple, a les illes mediterrànies, les rates i conills introduïts fa milers d'anys són importants dispersors de plantes molt invasores, com les del gènere sud-africà *Carpobrotus* (fig. 5); a Canàries, un esquirol (*Atlantoxerus getulus*) introduït a Fuerteventura a la dècada dels 60, facilita també l'expansió de la figuera de moro, *Opuntia maxima*, en els ecosistemes àrids d'aquesta illa, a més que, juntament amb *O. dillenii*, és pol·linitzada per l'abella de la mel, també introduïda a Canàries. En els ecosistemes insulars, específicament, podríem esperar un efecte més gran d'aquests complexos d'invasió sobre la biodiversitat que en els continentals a causa de la menor riquesa relativa d'espècies.

La formació d'aquests complexos d'invasió pot donar lloc al que es coneix com a 'invasional meltdown', procés pel qual augmenta la supervivència i l'impacte ecològic recíproc de les espècies invasores que es faciliten mútuament. Futurs estudis que explorin la freqüència d'aquests complexos d'invasió, i el seu impacte sobre les xarxes de pol·linització i de dispersió són realment necessaris. Aquest és



Figura 5. Invasió de l'ungla de gat (o també patata fregida, o bàlsam) *Carpobrotus edulis* i *C. acinaciformis*, a l'illa de Porquerolles (França). Aquestes espècies han estat introduïdes per motius ornamentals, s'han escapat a la natura i s'han establert especialment a les zones costaneres. A la majoria d'illes mediterrànies, aquesta invasió constitueix un gran problema, els recursos i els mutualistes (especialment pol·linitzadors) competeixen per l'espai amb espècies natives (Foto: A. Traveset).



un dels aspectes de les invasions biològiques que ha començat a ser explorat sols recentment pels ecòlegs.

Perspectives

L'estudi de les xarxes mutualistes proporciona un marc adequat per a entendre l'impacte de diferents activitats antròpiques, entre les quals es troben les invasions biològiques, sobre la biodiversitat. La conservació, amb un enfocament funcional, d'aquestes xarxes mutualistes té diverses implicacions pràctiques. L'anàlisi dels mutualistes potencials, com un criteri per a avaluar el risc d'invasió d'una espècie exòtica, hauria de ser incorporat als protocols de les autoritats competents. A més, els programes de restauració i de control haurien de considerar les interaccions mutualistes de forma explícita.

Els resultats d'estudis experimentals han d'interpretar-se, també amb precaució, sobretot a l'hora d'extraure conclusions. Si bé les espècies de plantes invasores poden mostrar un augment instantani de la diversitat local de pol·linitzadors, és important distingir l'efecte d'aquest nou recurs atractiu i localment abundant (que augmenta temporalment l'abundància i diversitat d'animals mutualistes en una àrea determinada) de la distribució espacial i temporal de recursos (que permet la persistència de poblacions i comunitats d'aquests animals en el temps). El cas dels pol·linitzadors supergeneralistes, com *Apis mellifera* i *Bombus terrestris*, presenta un repte especial, i la decisió de promoure la seva introducció, tolerar la seva presència o eradicar-los fora del seu rang natiu, hauria de considerar els seus efectes reals o potencials.

La restauració de sistemes de pol·linització i de dispersió pristins és avui pràcticament impossible, atesa la irreversibilitat de la majoria de les invasions (a causa tant de la seva dinàmica natural com de la persistència dels factors socioeconòmics que les motiven). Seria possible, no obstant això, mitigar els efectes d'una invasió si coneixem bé quines són les característiques intrínseques de la invasora, la seva capacitat d'actuar com a node supergeneralista en les xarxes i de desplaçar a altres espècies natives importants en les xarxes mutualistes de la comunitat receptora, a més dels possibles impactes sobre la reproducció d'aquestes espècies.

Bibliografia

- BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIAN, C.J., i OLESEN, J.M. (2003) The nestedness assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 9838-9837.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P. i OLESEN, J.M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312: 431-433.
- BJERKNES, A., TOTLAND, O., HEGLAND, S.J. i NIELSEN, A. (2007). Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation*, 138: 1-12.
- BRONSTEIN, J.L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 214-217.
- CHRISTIAN, C.E. (2001). Consequences of biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, 413: 635-639.
- CLAVERO, M. i GARCÍA-BERTHO, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 110.
- GHAZOUL, J. (2004). Alien abduction: Disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica*, 36: 156-164.
- GOULSON, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 1-26.
- GROSHOLZ, E.D. (2005). Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 1088-1091.
- JAKOBSSON, A., PADRÓN, B. i TRAVESET, A. (2009) Competition for pollinators between invasive and native plants: effects of spatial scale of investigation. *Ecoscience*, 16.
- KELLY, D., ROBERTSON, A.W., LADLY, J.J., ANDERSON, S.H. i MCZENIE, R.J. (2006). Relative (un)importance of introduced animals as pollinators and dispersers of native plants. In: ALLEN, R.B. i LEE, W.G. (eds), *Biological Invasions in New Zealand*, pp. 227-245. Springer.
- LOPEZARAIZA-MIKEL, M.R., HAYES, R.B., WHALLEY, M.R. i MEMOTT, J. (2007) The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters*, 10: 539-550.
- MEMMOTT, J. i WASER, N. (2002) Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269: 2395-2399.
- MITCHELL, C.E., AGRAWAL, A., BEVER, J.D., GILBERT, G.S., HUFBAUER, R., et al. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9: 726-740.
- MORAGUES, E. i TRAVESET, A. (2005). Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*, 122: 611-619.
- MORALES, C.L. i AIZEN, M.A. (2006). Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests



- of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 94: 171-180.
- MORALES, C. i TRAVESET, A. (2008). Interspecific Pollen Transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27: 221-238.
- OLESEN, J.M., ESKILDSEN, L.I. i VENKATASAMY, S. (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181-192.
- PARKER, I.M., ENGEL, A., HAUBENSAK, K.A. i GOOD-ELL, K. (2002). Pollination of *Cytisus scoparius* (Fabaceae) and *Genista monspessulana* (Fabaceae), two invasive shrubs in California. *Madroño*, 49: 25-32.
- RICHARDSON, D.M., ALLSOPP, N., D'ANTONIO, C.M., MILTON, S., i REJMANEK, M. (2000). Plant invasions—The role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75: 65-93.
- SIMBERLOFF, D. i VON HOLLE, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1: 21-32.
- TRAVESET, A. i RIERA, N. (2005). Disruption of a plant-lizard seed dispersal system and its ecological consequences for a threatened endemic plant in the Balearic Islands. *Conservation Biology*, 19: 421-431.
- TRAVESET, A. i RICHARDSON, D.M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 208-216.
- VÁZQUEZ, D.P. (2005). Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. In: CADOTTE, M.W., MCMAHON, S.M. i FUKAMI T. (eds.), *Conceptual ecology in invasion biology*, pp. 317-332. Springer, London.
- VÁZQUEZ, D.P. i AIZEN, M.A. (2004). Asymmetric specializations: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85: 1251-1257.
- VITOUSEK, P.M. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21: 1-16.
- WARING, G.H., LOOPE, L.L., MEDEIROS, A.C. (1993). Study on the use of alien versus native plants by nectarivorous forest birds on Maui, Hawaii. *Auk*, 110: 917-920.
- WASER N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. i OLLERTON, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.

