

ANNA TRAVESET, CAROLINA MORALES, MANUEL NOGALES,  
BENIGNO PADRÓN E IGNASI BARTOMEUS

## 6. Los mutualismos facilitan las invasiones y las invasoras impactan sobre los mutualismos nativos

### Introducción

Un número creciente de estudios está mostrando que las interacciones positivas (mutualismos) entre especies, concretamente las que se establecen entre muchas plantas y animales, promueven la integración de especies invasoras en las comunidades nativas, además de determinar el éxito de muchas de las invasiones vegetales y animales. Por otro lado, una vez integradas en la comunidad receptora, las especies invasoras pueden alterar dramáticamente las interacciones mutualistas en ella presentes, las cuales a su vez pueden retroalimentarse para influir sobre la dinámica de la invasión.

En este capítulo adoptaremos, pues, un doble enfoque al relacionar las invasiones biológicas con interacciones mutualistas; examinaremos el papel de los mutualismos como facilitadores de la invasión, y a su vez trataremos el impacto que las especies invasoras producen sobre las relaciones mutualistas nativas. Para ello, nos centraremos sobretodo en el nivel de comunidad, más específicamente en la red de mutualismos conformada por plantas con flores o frutos y por animales polinizadores o dispersantes de semillas, respectivamente. Actualmente, es ampliamente aceptado que para comprender la evolución y diversificación de estos mutualismos no

## Cuadro 6.1. Mutualismos entre plantas y organismos del suelo

Muchas especies de plantas, tanto nativas como introducidas, dependen de mutualismos que establecen con organismos del suelo con los que intercambian nutrientes. Dentro del estudio de las invasiones biológicas, estas interacciones han recibido relativamente muy poca atención, aunque recientes investigaciones enfatizan su importante papel en las invasiones vegetales, tanto facilitándolas como inhibiéndolas. Además, estas interacciones planta-biota del suelo tienen el potencial de modificar sustancialmente la química de dicho suelo (por ejemplo, incrementando los niveles de nitrógeno) así como las relaciones entre plantas y microorganismos nativos. Esto, a su vez, afecta a las comunidades vegetales nativas, promoviendo incluso más las invasiones (de esa misma invasora o de otras) e inhibiendo el reestablecimiento de las especies originales.

Algunas invasoras se benefician al ser introducidas en regiones del mundo donde encuentran menos enemigos en el suelo que en su rango de distribución nativo ('enemy-release hypothesis'). Así por ejemplo, *Centaurea maculosa*, nativa en Europa, tiene un crecimiento supuestamente limitado debido a los efectos inhibidores de la biota del suelo con la que interactúa; en Norte América, sin embargo, esta planta es invasora debido a que la biota con la que interactúa no inhibe su crecimiento y más bien al contrario, promueve el éxito de su invasión. Otras invasoras establecen nuevas interacciones con organismos que estimulan su expansión, o son introducidas junto con sus mutualistas ('enhanced mutualism hypothesis'); éste es el caso de muchas especies del género *Pinus* que establecen interacciones con ectomicorrizas, o el caso de *Myrica faya*, nativa de Canarias que ha invadido Hawai y cuya expansión se ve favorecida por bacterias fijadoras de nitrógeno. Por otro lado, la presencia de microorganismos nativos en el suelo que actúen como antagonistas de las plantas introducidas o la ausencia de otros que actúen como mutualistas de las mismas, puede ayudar a las comunidades receptoras a resistir las invasiones.

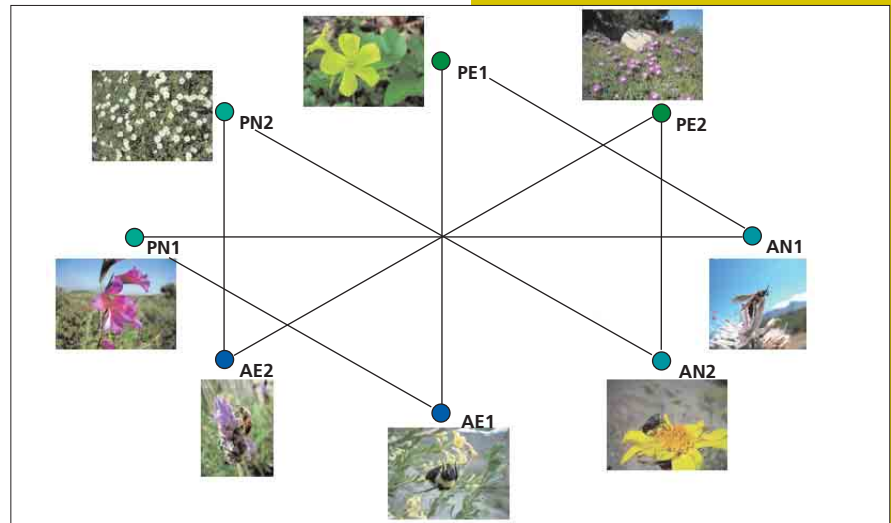
Dos de los mutualismos más importantes que establecen las plantas con organismos del suelo incluyen (1) micorrizas (hongos), tanto micorrizas arbusculares (MA), de distribución muy amplia y asociadas a una gran variedad de especies de plantas, como las más especializadas ectomicorrizas o micorrizas ericoides, y (2) fijadores de nitrógeno, como bacterias del grupo *Rhizobium* spp. o *Frankia* spp.), las cuales se encuentran en altas densidades en las zonas donde leguminosas invasoras tienen éxito. La mayoría de plantas vasculares forma asociaciones con MA, y muchas de ellas dependen de dicha asociación para su supervivencia y crecimiento, particularmente las perennes leñosas o las que aparecen tardíamente en la sucesión dentro de una comunidad. Las plantas exóticas naturalizadas son, aparentemente, peores huéspedes y dependen menos de MA que las nativas. La invasión por una planta que no dependa de MA puede disminuir las densidades de éstas en el suelo, especialmente si produce compuestos anti-patógenos, y por tanto, puede tener consecuencias negativas para muchas nativas que sí dependen de estos hongos. Por otro lado, en el caso de que las invasoras dependan de MA, la red de micelios en suelos de bosques maduros puede facilitar su establecimiento.

Los mutualismos que establecen las plantas con MA 'debajo del suelo' pueden influenciar indirectamente los mutualismos de polinización 'encima del suelo', al promover estas micorrizas un aumento en el display floral, y/o en la cantidad y calidad del néctar, lo cual afecta a la tasa de visita a las flores de los polinizadores. Dichas interacciones planta-MA, además, pueden alterar las relaciones planta-herbívoro, tal y como se ha visto en *Ammophila arenaria*, especie dominante en sistemas dunares y muy invasora en muchos sitios del mundo. Las micorrizas en este caso, una vez bien establecida su asociación con la planta, aumentan la resistencia al ataque de nemátodos parásitos de sus raíces. Esta información puede ser relevante en la restauración de playas, ya que la previa inoculación de plántulas de esta especie con micorrizas podría aumentar el crecimiento de la planta en ausencia de nemátodos a la vez que aumentaría la resistencia frente a éstos y posiblemente frente a otros hongos patógenos. Este tipo de interacciones planta-mutualista-antagonista deben, por tanto, incluirse en los estudios de comunidades vegetales, y especialmente si pretendemos determinar bajo qué condiciones es promovida la invasión vegetal.

basta con el análisis de interacciones entre pares de especies, así como para entender la dinámica de cualquier comunidad no es suficiente con examinar sus componentes por separado. El empleo de los métodos de análisis desarrollados para la ecología de redes tróficas ofrece un marco conceptual idóneo en el estudio de la dinámica de redes mutualistas, las cuales representan en definitiva la arquitectura de la biodiversidad. Otro tipo de mutualismos relacionados con las invasiones, que aunque menos estudiados no por ello son menos importantes, son las interacciones entre la biota del suelo y las plantas invasoras, las cuales son tratadas en el cuadro 6.1.

### ¿Cómo se integran las especies invasoras en las redes mutualistas de la comunidad receptora?

Una red mutualista planta-animal es el conjunto de interacciones tróficas y reproductivas entre un grupo de especies de plantas (P) y de animales (A) polinizadores o dispersantes de semillas. Como veremos a continuación, algunas de las características de las redes mutualistas pueden ser cruciales para entender cómo las especies invasoras se integran



en ellas, y a su vez, para poder predecir sus impactos potenciales sobre la biota nativa mediante dichos mutualismos.

La introducción de una especie y sus mutualistas (por ejemplo, polinizadores, dispersantes) y antagonistas (ej., predadores, parásitos, competidores) raramente ocurre de forma simultánea. Por ello, en el nuevo ambiente, bajo unas condiciones abióticas diferentes, la especie introducida generalmente interactúa con nuevos mutualistas y antagonistas. Definimos *integración* como la capacidad de una especie invasora de incorporarse a la red, es decir, de establecer al menos un enlace con una especie residente, sea ésta nativa o no. La figura 6.1 muestra una red

Figura 6.1. Red hipotética de interacciones planta-animal en una comunidad, con la presencia tanto de plantas como de animales nativos y exóticos. PE, planta exótica; PN, planta nativa; AE, animal exótico; AN, animal nativo.

Fuente: Traveset, A y Padrón, B.

hipotética de interacciones planta-animal de una comunidad en la que existen tanto plantas como animales mutualistas invasores, y en la que se observan las distintas combinaciones de enlaces posibles entre especies nativas e invasoras. Estas nuevas interacciones afectan al éxito demográfico de la especie introducida a la vez que influyen sobre las interacciones de las especies nativas, y en última instancia, sobre el éxito reproductivo de éstas.

### **¿Qué características de las especies invasoras facilitan su integración en las redes mutualistas?**

En la búsqueda de atributos de las especies que permitan predecir su éxito invasor, una de las generalizaciones más frecuentes en la literatura asocia la amplitud de nicho con el éxito invasor de las especies introducidas. Aplicado a las interacciones mutualistas de polinización y de dispersión, una predicción de esta hipótesis de “amplitud de nicho-éxito invasor” es que especies exóticas generalistas (es decir, que interactúan con varias especies mutualistas) tendrán mayores posibilidades de recibir visitas, en el caso de las plantas invasoras, o de visitar más especies, en el caso de los animales invasores, que especies especialistas y, por tanto, de

integrarse a las redes mutualistas planta-animal en las áreas de introducción. Validar esta hipótesis no es fácil, ya que requiere comparar, en sus regiones de origen, el nivel de generalización de especies exóticas invasoras con el de especies exóticas no invasoras. Por otro lado, la evaluación cuantitativa de dicha hipótesis se encuentra limitada, dado que las especies introducidas que no han tenido éxito son poco reportadas.

Comparaciones del grado de generalización de especies nativas con el de las invasoras han mostrado que las especies invasoras no interactúan con más especies que las nativas, y algunos estudios han encontrado justo lo contrario. En islas oceánicas, por ejemplo, es frecuente la presencia de especies nativas supergeneralistas (especies que interactúan con un gran número de especies), las cuales han podido evolucionar debido a las condiciones particulares de ‘relajación de la competencia interespecífica’ en hábitats aislados. Ejemplos típicos de este fenómeno lo constituyen la abeja de la miel, *Apis mellifera*, la cual se encuentra fuertemente integrada en la mayoría de redes de polinización, ya sea como especie nativa o como invasora, y varias especies de abejorros, como *Bombus terrestris* (figura 6.2). Estas especies de insectos se encuentran estrechamente asociadas con el ser humano al ser polinizadores

de cultivos en general, y/o usados para producción de miel, en el caso particular de *Apis mellifera*), por lo tanto su introducción ha sido intencional en la mayoría de los casos. Sin embargo, es difícil discernir una relación de causalidad entre su grado de generalización, su asociación con el ser humano y su extraordinaria capacidad invasora.

A parte de un alto nivel de generalización, algunas características morfológicas y/o fenológicas de las especies invasoras pueden facilitarles su integración en las redes de polinización y de dispersión. Así, por ejemplo, en el caso de las plantas invasoras, una larga duración de la floración/fructificación, o una producción masiva de flores/frutos, la cual supone el aumento de la oferta de recursos (polen y/o néctar, pulpa rica en nutrientes, etc.) pueden suponer una mayor probabilidad de interactuar con una mayor abundancia y/o riqueza de polinizadores y de dispersantes. Igualmente, un polinizador que esté activo durante buena parte del año tendrá más posibilidades de encontrar recursos, al coincidir en el tiempo con una mayor cantidad de plantas disponibles, que otro cuya actividad se limite a tan sólo unos meses de la primavera o verano. Puede darse el caso, incluso, de especies invasoras que, por sus características, sus

mutualistas se hacen dependientes casi totalmente de ellas.

### ¿Qué características de las redes mutualistas facilitan la integración de las invasoras en ellas?

La mayoría de los sistemas de polinización y dispersión tienden a ser generalistas, lo que ha llevado a predecir que la integración de especies invasoras en las comunidades naturales debería verse facilitada. Para el caso de plantas invasoras, estudios en comunidades naturales invadidas han confirmado parcialmente dicha predicción al demostrar que el grado de generalización de los polinizadores nativos se correlaciona positivamente con la probabilidad de incluir una determinada planta invasora o con el número de plantas invasoras incluidas en su dieta. De hecho, la mayoría de las plantas invasoras más exitosas son polinizadas por polinizadores generalistas (figura 6.2). Todo parece indicar, por tanto, que los polinizadores generalistas proveen una vía de

integración de plantas invasoras en las redes mutualistas. De igual forma, los dispersantes generalistas incluyen en su dieta los frutos carnosos de muchas plantas invasoras, facilitando así la colonización de nuevos espacios por ellas. Este proceso ocurre con relativa frecuencia en los ecosistemas insulares, en los que un gran número de vertebrados tienden a ampliar su nicho trófico con respecto a su espectro alimentario en zonas continentales. Por ello, a menudo incluyen en su dieta a numerosas especies vegetales (tanto partes vegetativas como flores y frutos). Este es el caso de distintas especies del género *Opuntia* en las islas Baleares y Canarias, cuyas semillas son dispersadas por varias especies nativas de aves (ej. cuervo, *Corvus corax*) y lagartos

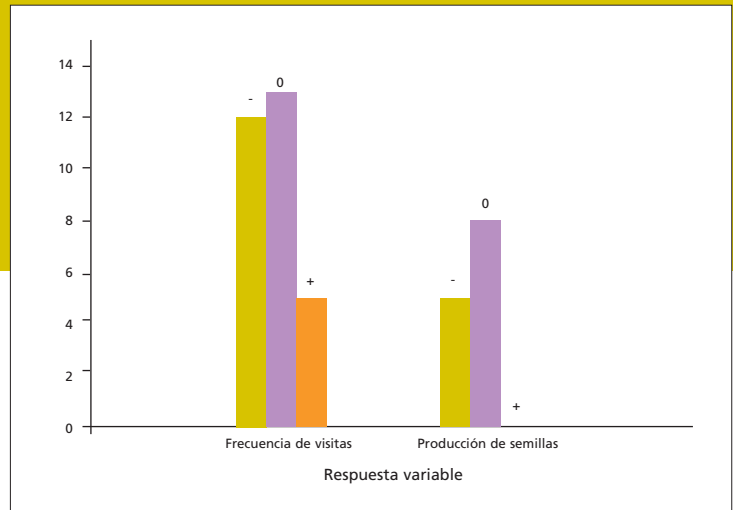


Figura 6.2. Frecuencia de efectos negativos neutros y positivos de la presencia de una especie de planta invasora en la frecuencia de visitas (n=30) y producción de semillas en una especie nativa (n=13), en base a e estudios experimentales publicados.

Fuente: Morales, C y Traveset, A; en preparación.



Las flores de la especie sudamericana *Opuntia maxima* son polinizadas por insectos generalistas, tales como pequeños coleópteros.

Fuente: Basnou, C.

generalistas del género endémico *Gallotia* (figura 6.3). Por otro lado, la relación entre el grado de generalización de las plantas y la probabilidad de integración de especies de polinizadores o dispersantes invasores ha recibido mucha menos atención, a pesar de que la frecuencia de éstos es cada vez mayor en distintos ecosistemas (por ej. *Apis mellifera*, *Bombus* spp., *Megachile rotundata*, *Linepithema humile*).

Aunque la reproducción de algunas especies vegetales altamente invasoras se encuentra limitada por disponibilidad de polen, sólo una minúscula proporción de invasoras potenciales entre las plantas introducidas parece haber fracasado en la invasión debido a la ausencia de polinizadores. Estas plantas suelen ser las extremadamente especializadas en un polinizador, como es el caso de muchas especies con flores especializadas usadas ampliamente como ornamentales (ej. *Yucca* spp.), o como en algunas orquídeas y *Ficus*. Igualmente, hasta donde sabemos, no hay casos documentados de plantas invasoras cuya fase de dispersión se vea limitada debido a un consumo insuficiente de sus frutos por animales frugívoros en la comunidad receptora, o sea, debido a que no puedan integrarse en la red de dispersión nativa.

Otra característica de las redes mutualistas que influye sobre la probabilidad de integración de una

invasora es el grado de asimetría. Esto implica que si una planta depende fuertemente de un animal para su polinización o dispersión, este animal depende débilmente de la planta, y viceversa. Por tanto, esperaríamos que cuanto más asimétrica sea la red, y por tanto menor el grado de dependencia recíproca entre mutualistas, mayor será la probabilidad de que una especie exótica pueda integrarse en la misma.

### Impacto de una especie invasora en las interacciones mutualistas de la comunidad receptora

Una vez integrada en una red mutualista, una especie invasora puede influir en su estructura, y como consecuencia, puede afectar al éxito reproductivo de las especies nativas de dicha red y, eventualmente, a su persistencia en la misma. Es posible, sin embargo, que tenga un impacto importante sobre una o más especies determinadas, sin alterar significativamente 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. La topología de la red puede verse alterada, por

ejemplo, si la invasora promueve unas conexiones más débiles (de una dependencia menor) entre las nativas o incluso la total desconexión entre ellas (disrupción mutualista) a la vez que ella se convierte en un ‘nodo’ más importante (conectado con más especies) dentro de la red. Especialmente en estados avanzados de la invasión, una invasora —precisamente debido a su alto grado de generalismo— incluso puede ‘acaparar’ interacciones que constituían el núcleo de la red antes de la invasión, sin por ello modificar la conectividad de la red. Por el contrario, una interacción preferente entre especies introducidas (ver sección de complejos de invasión más abajo) podría crear un ‘compartimento’ con un efecto bajo sobre la estructura de la red nativa original.

Respecto al impacto de una invasora sobre el éxito reproductivo de especies nativas de la red, éste puede ser negativo, positivo, o neutro. La mayoría de estudios que han investigado dicho impacto han examinado sistemas de polinización, mientras que tenemos todavía muy poca información sobre el efecto de las invasoras en los mutualismos nativos de dispersión. Sin embargo, para ambos tipos de mutualismo, existen mecanismos análogos por los que una invasora puede actuar como disruptora de los mismos.

En el caso de una planta invasora integrada en una red de polinización, su presencia puede afectar a la polinización





Las flores de la especie sudafricana *Carpobrotus edulis* altamente invasoras en zonas costeras mediterráneas son polinizadas por insectos generalistas tales como abejorros (*Bombus spp.*).

Fuente: Traveset, A.



de una nativa por medio de cambios tanto en el comportamiento como en la abundancia de los polinizadores. La mayoría de estudios realizados hasta la fecha se han focalizado en el primero de estos mecanismos. La “usurpación de polinizadores”, o competencia por los mismos, concretamente, ha sido el mecanismo normalmente estudiado, bajo la hipótesis de que en presencia de una especie invasora más atractiva, o que ofrece más recursos a los polinizadores, la especie nativa sufre una reducción en la cantidad de visitas que recibe, con la consecuente disminución en los niveles de la polinización y posterior reducción en la producción de semillas.

Alternativamente, sin embargo, la “atracción conjunta” de polinizadores por parte de especies nativas y exóticas puede dar lugar a una interacción positiva o “facilitación”. Esto se ha visto, por ejemplo, en un par de estudios en Baleares, con la especie *Carpobrotus acinaciformis* y la nativa *Anthyllis cytisoides* y con *Oxalis pes-caprae* y *Diploxaxis erucoides*.

Además de la cantidad de visitas a las flores, la presencia de una especie invasora puede llevar a una reducción en la calidad de las mismas si el polinizador realiza visitas interespecíficas entre flores nativas y exóticas, y ese polen heterospecífico interfiere con la deposición y/o germinación del polen propio de la

especie. Estos cambios pueden ocurrir independientemente de cambios en la frecuencia absoluta de visitas, aunque en algunos casos ambos fenómenos ocurren simultáneamente. Es, por tanto, necesario combinar dichos enfoques para poder evaluar la importancia relativa de ambos mecanismos, así como su interacción.

Los estudios que han evaluado experimentalmente el impacto de plantas invasoras en la polinización de plantas nativas, muestran que los efectos negativos son doblemente frecuentes que los positivos, aunque la frecuencia de los primeros y los efectos neutrales no difieren significativamente entre sí. Esto sugiere, pues, que existe una preponderancia de usurpación de polinizadores frente a una atracción conjunta. No obstante, una reducción en la frecuencia de visitas no siempre se traduce en una disminución del éxito reproductivo de la planta, en términos de producción de frutos. Muchas especies tienen mecanismos de compensación frente a la falta de polinizadores, por ejemplo, la capacidad de autofecundarse. Las especies más vulnerables a sufrir drásticas reducciones en su éxito reproductivo serán, pues, aquellas que dependan exclusivamente de polinizadores. Además, una reducción en la producción de semillas no es necesariamente el resultado de una

reducción en la frecuencia de visitas, ya que otros mecanismos, como la transferencia interespecífica de polen, pueden mediar este efecto negativo. Por último, efectos de escala pueden también influir sobre el resultado neto de la interacción. Así, lo que a una pequeña escala espacial (por ej., de m<sup>2</sup>) muestra ser una interacción competitiva, a gran escala (por ej., de varias hectáreas) puede resultar ser una interacción de facilitación si por ejemplo la invasora está atrayendo una mayor diversidad y/o abundancia de polinizadores a la zona en cuestión. De igual manera, aparte de la escala espacial, la escala temporal debe también tenerse en cuenta, no sólo desde lo empírico, si no también desde lo conceptual. Una planta invasora que usurpa individuos polinizadores de una nativa en virtud de su mayor oferta de recursos, podría indirectamente, aumentar el éxito reproductivo y las poblaciones de esos mismos polinizadores en el tiempo.

### **¿Puede una invasora reemplazar a una nativa extinguida o en retroceso, siendo así beneficiosa para algunas especies de la comunidad?**

Una especie invasora integrada en una red mutualista puede llegar a sustituir a un mutualista nativo extinguido o en retroceso si es *funcionalmente*



Figura 6.3. Los frutos de la chumbera (*Opuntia* spp) en Canarias son frecuentemente consumidos por especies nativas de aves, como esta curruca.

Fuente: Hernández, J.J.

*equivalente*. Este reemplazo se ha demostrado principalmente para polinizadores y dispersantes nativos en islas, los cuales parecen más proclives a la extinción que las plantas. En las islas Mauricio las flores de *Nesocodon mauritianus* (Campanulacea), sólo son visitadas por el paseriforme introducido bulbul de bigotes rojos (*Pycnonotus jocosus*). En Hawaii, *Zosterops japonica* ha reemplazado a los drepanínidos nativos de esas islas, mientras que *Zosterops lateralis* en Nueva Zelanda ha reemplazado a las aves polinizadoras nativas. En las islas Baleares, el arbusto *Cneorum tricoccon* es principalmente dispersado por mamíferos carnívoros tales como *Martes martes* introducidas; en este caso, sin embargo, los dispersantes originales eran lagartijas endémicas de estas islas, desaparecidas de algunas de ellas, y los patrones de forrajeo y hábitat de los carnívoros son presumiblemente muy diferentes a los de estos reptiles. Futuros estudios permitirán determinar cómo de frecuentes son estos reemplazos de nativas por exóticas en una función ecológica determinada. En algunos casos, es difícil discernir la relación causa-efecto entre el declive de la especie nativa y la invasión de la exótica, y lo que se observa como un reemplazo, puede tratarse de un desplazamiento, en el cual la especie invasora pasa a desempeñar la “función ecológica” de la especie

nativa a la cual ha previamente desplazado.

### Facilitación entre especies invasoras (complejos de invasión)

Una interacción preferencial entre mutualistas invasores, en la cual estas especies interactúan entre sí con mayor frecuencia de lo esperado por azar, puede dar lugar a una compartimentación de la red o *complejo invasor de mutualistas*. Las interacciones positivas entre especies invasoras son relativamente frecuentes, especialmente las de planta-polinizador y las de planta-dispersante de semillas. Sin embargo, no hay evidencia hasta la fecha de que esta compartimentación dentro de las redes sea la norma.

Ejemplos de dichas interacciones los encontramos en muchos ecosistemas, aunque se han descrito especialmente en ambientes insulares. La abeja de la miel es una importante polinizadora de plantas invasoras en las islas Bonin, Nueva Zelanda, Tasmania, Azores, Santa Cruz, Tenerife, etc. Varias especies de *Bombus* y *Megachile rotundata* muestran también cierta predilección por plantas exóticas en Nueva Zelanda y Australia, respectivamente. Avispas exóticas de los *Ficus* han estimulado la

expansión de *Ficus* invasores en áreas continentales de Estados Unidos, además de en Hawai y en Nueva Zelanda. Las mismas características intrínsecas de las plantas, como una floración profusa y una alta producción de néctar y/o polen, pueden promover unas interacciones más frecuentes con polinizadores invasores, normalmente insectos sociales, que con los nativos; ello es debido a la altísima demanda energética de esos insectos sociales para mantener sus colonias.

De la misma manera, plantas invasoras que producen gran cantidad de frutos pueden ser también principalmente dispersadas por animales exóticos e invasores. Por ejemplo, en las islas mediterráneas, las ratas y conejos introducidos hace miles de años son importantes dispersantes de plantas muy invasoras como las del género surafricano *Carpobrotus* (figura 6.4); en Canarias, la ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus*), introducida en Fuerteventura en la década de 1960, facilita también

la expansión de *Opuntia maxima* en los ecosistemas áridos de esta isla, además de que, junto con *O. dillenii*, es polinizada por la abeja de la miel, también introducida en Canarias. En los ecosistemas insulares, específicamente, debido a la menor riqueza relativa de especies, podríamos esperar un efecto mayor de estos complejos de invasión sobre la biodiversidad que en los continentales. Sin embargo, la evolución en islas de supergeneralistas endémicos (ver más arriba), los cuales incorporan rápidamente a las especies invasoras como mutualistas, seguramente reducen las posibilidades de tales asociaciones entre especies invasoras.

La formación de estos complejos de invasión puede dar lugar a lo que se conoce como ‘invasional meltdown’, proceso por el cual aumenta la supervivencia y el impacto ecológico recíproco de las especies invasoras que se facilitan mutuamente. Futuros estudios que exploren la frecuencia de estos complejos de invasión, y su impacto sobre las redes



Figura 6.4. El lagarto endémico de las Canarias *Gallotia* actúa como polinizador de sus flores de las chumberas *Opuntia* spp.

Fuente: Olesen, J.

Frutos de *Carpobrotus* consumidos por ciervos y conejos (izquierda). Los jabalís dispersan las semillas de plantas exóticas tales como *Opuntia* spp. (derecha).

Fuente: Vilà, M.



de polinización y de dispersión son realmente necesarios. Este aspecto de las invasiones biológicas ha empezado a ser explorado sólo recientemente por los ecólogos.

### Perspectivas

El estudio de las redes mutualistas proporciona un marco adecuado para entender el impacto de diferentes actividades antrópicas, entre las que se encuentran las invasiones biológicas, sobre la biodiversidad. La conservación, con un enfoque funcional, de dichas redes de mutualismos tiene varias implicaciones prácticas. El análisis de los mutualistas potenciales, como un criterio para evaluar el riesgo de invasión de una especie exótica, debería ser incorporado en los protocolos de las autoridades competentes. Además, los programas de restauración y de control deberían considerar las interacciones mutualistas de forma explícita.

Los resultados de estudios experimentales deben interpretarse a su vez con precaución, sobre todo a la hora de extraer conclusiones. Si bien especies de plantas invasoras pueden mostrar un aumento “instantáneo” de la diversidad local de polinizadores, es importante distinguir el efecto de este nuevo recurso atractivo y localmente abundante (que aumenta temporalmente la abundancia y diversidad de animales mutualistas en un área determinada) de la distribución espacial y temporal de recursos (que permite la persistencia de poblaciones y comunidades de dichos animales en el tiempo). El caso de los polinizadores supergeneralistas, como *Apis mellifera* y *Bombus terrestris*, presenta un especial desafío, y la decisión de promover su introducción, tolerar su presencia o erradicarlos fuera de su rango nativo debería considerar sus efectos reales o potenciales.

La restauración de sistemas de polinización y dispersión prístinos es

hoy prácticamente imposible, dada la irreversibilidad de la mayoría de las invasiones (debido tanto a su dinámica natural como a la persistencia de los factores socio-económicos que los motivan).

Sería posible, sin embargo, mitigar los efectos de una invasión si conocemos bien cuales son las características intrínsecas de la invasora, su capacidad de actuar como nodos super-generalistas en las

redes y de desplazar a otras especies nativas importantes en las redes mutualistas de la comunidad receptora, y los posibles impactos sobre la reproducción de dichas especies nativas.

## Referencias

- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIAN, C.J.; Y OLESEN, J.M. (2003). "The nestedness assembly of plant-animal mutualistic networks". *PNAS* 100: 9838-9837.
- BJERKNES A.; TOTLAND O.; HEGLAND S.J. Y NIELSEN A. (2007). "Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?" *Biol Cons* 138:1-12.
- KREMEN C.; WILLIAMS N.M.; AIZEN M.A.; HERREN B.G.; LEBUHN G. et al. (2007). "Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change". *Ecol Lett* 10: 299-314.
- LOPEZARAIZA MIKEL, M.R.; HAYES, R.B.; WHALLEY, M.R. Y MEMOTT, J. (2007). "The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach". *Ecol Lett* 10: 539-550.
- MEMMOTT, J. Y WASER, N. (2002). "Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web". *Proc Roy. Soc 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". *Ecol Lett* 9: 726-740.
- MORAGUES E. y TRAVESET A. (2005) "Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Baleric Islands". *Biol Cons* 122: 611-619.
- MORALES, C.L. y AIZEN, M.A. (2006). "Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia"; Argentina. *J Ecol* 94:171.180.
- OLESEN, J.M.; ESKILDSEN, L.I. y VENKATASAMY, S. (2002). "Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists". *Div and Distrib* 8: 181.192.
- RICHARDSON, D.M.; ALLSOPP, N.; D'ANTONIO, C.M.; MILTON, S.; y REJMANEK, M. (2000). "Plant invasions-The role of mutualisms". *Biol Rev* 75: 65-93.
- SIMBERLOFF, D. y B. VON HOLLE (1999). "Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?" *Biol Inv* 1: 21-32.
- TRAVESET, A. y RICHARDSON, D.M. (2006). "Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms". *TREE* 21: 208-216.
- VÁZQUEZ, D.P. (2005). "Exploring the relationship between niche breadth and invasion success". En Cadotte, M.W.; McMahon, S.M. y Fukami, T. (eds.). *Conceptual ecology in invasion biology*; pp. 317-332. Springer; London.
- VÁZQUEZ, D.P. y AIZEN, M.A. (2004). "Asymmetric specializations: a pervasive feature of plant-pollinator interactions". *Ecology* 85: 1251-1257.
- WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIAMS, N.M. y OLLERTON, J. (1996). "Generalization in pollination systems; and why it matters". *Ecology* 77: 1043-1060.





El rabogato (*Penisetum setaceum*) se planta en ambientes viarios y es muy costoso de eliminar cuando se expande.

Fuente: Dana, E.