

# La importancia de los mutualismos para la conservación de la biodiversidad en ecosistemas insulares

The importance of mutualisms for biodiversity conservation in insular ecosystems

ANNA TRAVESET

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB)  
Ctra. de Valldemossa, Km. 7'5 - 07071-Palma de Mallorca, España, e-mail: ieaatv@ps.uib.es

## RESUMEN

Las relaciones mutualistas entre especies han recibido relativamente poca atención en el campo de la biología de la conservación. Es especialmente en ecosistemas insulares donde se ha encontrado que estas interacciones, en particular las existentes entre plantas y animales, pueden ser muy importantes para el mantenimiento de la biodiversidad. Las islas, con valores relativamente altos de diversidad biológica, son especialmente vulnerables a modificaciones de cualquier tipo en el hábitat, y la pérdida de una especie puede causar una dramática reducción -o incluso la extinción- de otra(s) que dependa(n) de ella. En este trabajo se presentan una serie de ejemplos de islas donde los mutualismos planta-animal son supuestamente importantes para la estructura de las comunidades vegetales y para la biodiversidad en general. Se enumeran las principales amenazas actuales a los animales mutualistas (polinizadores y dispersores, en particular) y los factores a considerar para poder predecir el riesgo de extinción de una planta desposeída de dichos mutualistas. Finalmente, se recogen diversos casos documentados de ruptura de mutualismos y sus consecuencias. Cualquier programa de conservación en el futuro será incompleto si no incorpora el estudio y la facilitación de las interacciones mutualistas entre especies, tanto evolutivas como de tipo ecológico.

**Palabras clave:** mutualismos planta-animal, polinización, dispersión de semillas, ruptura de mutualismos, biodiversidad en islas.

## ABSTRACT

The mutualistic interactions among species have received relatively little attention in the field of conservation biology. It is especially in insular ecosystems where it has been found that this type of interactions, particularly plant-animal interactions, can be very important for the maintenance of biodiversity. Islands, with relatively high values of biodiversity, are especially vulnerable to habitat modifications of any kind, and the loss of a species can cause a dramatic reduction -or even the extinction- of other species which depend on the former. In this paper I present some examples of islands where plant-animal mutualisms are presumably important for the plant community structure and for biodiversity in general. The current major threats to animal mutualists (pollinators and seed dispersers, in particular) are enumerated as well as the factors that need to be considered when predicting the extinction risk of a plant devoid of these mutualists. Finally, some documented cases of plant-animal mutualism disruption and its consequences are given. Conservation programs are certainly incomplete if they do not incorporate the study of both evolutionary and ecological mutualistic interactions among species.

**Key words:** plant-animal mutualisms, pollination, seed dispersal, mutualism disruption, biodiversity in islands.

## INTRODUCCION

Los mutualismos son un tipo de interacción ecológica al que se empezó a dar importancia a mediados de los años setenta, bastante más tarde que a las interacciones de competencia y a las de depredador-presa, como

procesos estructuradores de comunidades. La cantidad de información acumulada desde entonces ha sido muy grande, sobretodo en la última década y en el campo de la relación planta-animal (ver revisión en Bronstein 1994). Sabemos que la mayoría de las angiospermas de las zonas templadas

son polinizadas por insectos y casi todas las tropicales, especialmente las de las tierras bajas, lo son por insectos, aves o murciélagos (Bawa 1990). Igualmente, la dispersión de semillas por animales es importante tanto en los ecosistemas templados como en los tropicales, aunque sobretodo en los últimos y especialmente en el bosque tropical lluvioso, donde la zoocoría se da en un 90% de las especies arborícolas y en casi el 100% de las arbustivas (Howe & Westley 1988). Por tanto, es de esperar que estos mutualismos jueguen un papel sobre las poblaciones y comunidades de varios ecosistemas más importante de lo que se ha creído hasta ahora. Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de datos acumulados al respecto, tenemos todavía muy poca información sobre las consecuencias de las rupturas de estos mutualismos para el mantenimiento de la diversidad (Kearns et al. 1998). Es sobretodo en los ecosistemas insulares (p.ej., Temple 1977, Cox et al. 1991, Fujita & Tuttle 1991, Bond 1994, Given 1995) o en los fragmentos de bosque -que actúan como islas- (p.ej., Spears 1987, Jennersten 1988, Aizen & Feisinger 1994a,b, Didham et al. 1996) donde se ha visto que el efecto de dicha ruptura puede ser perjudicial para las plantas, reduciendo su éxito reproductivo y pudiendo incluso conducir a la extinción de sus poblaciones (Bond 1994).

En el presente trabajo me voy a centrar precisamente en las islas como generadoras

de biodiversidad y como refugio de interacciones peculiares que han evolucionado hace mucho tiempo. Además, expondré varios ejemplos de ruptura de mutualismos que han tenido lugar en ecosistemas insulares y sus consecuencias, y trataré las diversas amenazas que sufren los animales mutualistas (en particular, polinizadores y dispersores de semillas) y las respuestas de las plantas a posibles pérdidas de estos mutualistas. Finalmente, destacaré la importancia de conservar este tipo de interacciones ecológicas y evolutivas.

#### *Las islas como generadoras de diversidad*

Existen en el planeta cerca de medio millón de islas, aunque representan solamente un 5% de la tierra emergida. Sin embargo, las islas contienen valores relativamente altos de diversidad biológica, sobretodo debido a la gran cantidad de especies endémicas que han evolucionado en ellas como respuesta a las condiciones peculiares de estos ecosistemas (Tabla 1).

Algunas islas donde los mutualismos han mostrado ser de gran importancia para la estructura de las comunidades vegetales y para la biodiversidad, en general, son las siguientes:

- *Krakatoa*. Ésta es una isla tropical que ha permitido el estudio de los procesos de colonización después de una erupción volcánica que tuvo lugar en 1883. Entre 1886

TABLA I

Algunas características generales de las islas que las hacen sistemas particulares, y en los que se originan interacciones particulares (e.g. Vitousek et al. 1995, Barrett 1996)

Some general characteristics of islands which make them particular systems, and where particular interactions originate (e.g. Vitousek et al. 1995, Barrett 1996)

- 
- a) tienen una flora y una fauna disarmónicas, es decir, con una composición y proporción de las diferentes familias que difiere de las de la región "fuente", casi siempre el continente más cercano. (En muchas islas faltan por completo los vertebrados depredadores, por ejemplo).
  - b) la fauna de polinizadores es más pobre que en el continente (algunos grupos incluso están ausentes). Esto se ha documentado de Hawai, Galápagos, Nueva Zelanda.
  - c) cuanto más pequeña es la isla, más pobre es la fauna.
  - d) la diversidad de especies de polinizadores es menor cuanto mayor es la distancia isla-continente.
  - e) los insectos tienden a ser más generalistas en las islas, visitando un amplio rango de taxones.
  - f) en las islas oceánicas, hay una gran desproporción de insectos de tamaño pequeño -lo cual probablemente refleja su mayor capacidad de migración-.
-

y 1992 ha sido colonizada por un gran número de plantas las cuales han llegado y se han expandido a través de la dispersión realizada por pájaros y murciélagos. Un estudio realizado por Whittaker & Jones (1994) revela que un total de 124 especies (un 30% de la flora total de las angiospermas presentes en Krakatoa) han colonizado y se han expandido por la isla mediante endozoocoría. Además de dispersar semillas de estas plantas, tanto aves como murciélagos actúan como polinizadores de diversas especies en la isla.

- *Islas del Pacífico Sur*. Según Cox et al. (1991, 1992), el papel de los vertebrados frugívoros y polinizadores en la estructura de los ecosistemas es más notable en las islas del Pacífico Sur que en cualquier otro lugar del mundo. Sus estudios indican que los polinizadores y los dispersores de semillas pueden ser cruciales para la preservación de la biodiversidad, especialmente en las islas oceánicas. Unos 31 géneros pertenecientes a 14 familias de angiospermas son polinizadas por Megachiroptera. El género *Pteropus* visita las flores de al menos 26 especies diferentes y consume frutos de unas 64 especies de Poli, Micro y Melanesia (Marshall 1985). Estos mamíferos juegan un papel muy importante manteniendo la diversidad del bosque. Pueden volar unos 5-10 km entre parches de bosque en busca de frutos, lo cual es importante para los patrones de flujo génico y dispersión a larga distancia. Algunas especies de árboles y de lianas parecen depender solamente de una o dos especies de estos frugívoros. En las islas del Pacífico Sur, el 30-50% de las plantas son endémicas. Al depender de un número limitado de polinizadores y dispersores, su vulnerabilidad a una posible extinción es muy grande. En la isla de Samoa, en particular, el 30% de los árboles dependen, al menos en parte, de murciélagos para su polinización o dispersión (Cox et al. 1991, 1992).

Los murciélagos han disminuido mucho sus poblaciones en las islas del Pacífico Sur debido principalmente a la pérdida de hábitat o al exceso de caza, aunque el efecto se ha acelerado con los tifones y la introducción de depredadores. En la isla de Guam, algunas especies de murciélagos han

desaparecido (Fujita & Tuttle 1991) y resultados preliminares muestran ya un reducido éxito reproductivo en algunas especies de plantas (Cox et al. 1991).

- *Nueva Zelanda*. En este archipiélago, un 70% de las plantas leñosas produce frutos carnosos, la mayoría de los cuales tiene las características típicas de los dispersados por aves. A su vez, un 70% de las aves forestales nativas son frugívoras (Clout & Hay 1989). Actualmente, los principales dispersores de semillas son las palomas (*Hemiphaga novaeseelandiae*), el tui (*Prothemadera*), el pájaro campana (*Anthornis*), los "silvereys" (*Zosterops*) y otros introducidos por el hombre como son el mirlo (*Turdus merula*) y el tordo (*Turdus philomelos*). Solamente las palomas son capaces de dispersar los frutos grandes (de más de 1 cm de diámetro), incluyendo los de al menos 11 especies de árboles nativos (Clout & Hay 1989). Desgraciadamente, las poblaciones de estas palomas han decrecido mucho después de la llegada del hombre y de los depredadores introducidos por éste. En las islas Chatham, por ejemplo, estas palomas son rarísimas actualmente, y en la isla Raoul se han extinguido recientemente (Clout & Hay 1989). Otras aves que pueden haber sido importantes dispersoras de semillas y que ahora están extinguidas son el huia (*Heteralocha acutirostris*), un tordo llamado piopio (*Turnagra capensis*), o los moas (11 especies de 6 géneros en las familias Dinornithidae y Anomalopterygidae). Otros son poco comunes como el kiwi (*Apteryx spp.*), el kokako (*Callaeas cinerea*) o el weka (*Gallirallus australis*) (Clout & Hay 1989). Esta pérdida de dispersores potenciales ha tenido lugar por toda Polinesia, aunque no se conocen todavía cuales han sido las consecuencias sobre los patrones de regeneración del bosque.

- *Hawaii*. En estas islas se encuentran unas 850 especies de plantas endémicas. Aproximadamente el 70% de ellas, incluidas herbáceas y leñosas (c. 30% vs. 70%, respectivamente) son polinizadas por insectos mientras que otro 18% (todas leñosas) lo son por aves (Sakai et al. 1995). Por otra parte, casi la mitad (47%) de la flora que examinan estos autores (n=1565 espe-

cies) posee frutos carnosos, sugiriendo dispersión por animales. Este tipo de dispersión se da en un 52% de las plantas leñosas y en un 29% de las herbáceas (Sakai et al. 1995).

- *Galápagos*. En estas islas oceánicas, que contienen unas 550 especies de angiospermas, 250 de las cuales son endémicas, hay una total ausencia de mamíferos (exceptuando una especie de ratón) y tanto las iguanas del género *Conolophus* como las tortugas gigantes dispersan los semillas de las cactáceas (Racine & Downhower 1974, Christian et al. 1984). Dichas cactáceas juegan un papel muy importante en la comunidad, sobretodo las de los géneros *Cereus* y *Opuntia*, siendo las más abundantes después de las compuestas.

- *Aldabra*. La tortuga gigante de esta isla situada al Noroeste de Madagascar, *Geochelone gigantea*, dispersa las semillas de una treintena de plantas (Hnatiuk 1978). Según este autor, la tortuga habría derivado de un grupo de Madagascar (extinguida de esta isla hace unos 1100 años) por migración marina, siendo la responsable de la introducción de gran parte de la flora en Aldabra al tener un tiempo largo de retención de comida en su tracto digestivo.

- *Chiloé*. En los bosques lluviosos de este archipiélago al sur de Chile, los picaflores (Trochilidae) polinizan el 18% de las especies leñosas (Smith-Ramírez 1993). Además, estos bosques están entre los bosques templados del mundo con mayor incidencia de especies vegetales productoras de frutos carnosos (67% de las especies, 57% de los géneros, Armesto & Rozzi 1989; Willson et al. 1995).

#### *Interacciones mutualistas arcaicas*

La importancia de las interacciones mutualistas no radica solamente en el papel que puedan jugar en la estructura de comunidades y en el mantenimiento de la biodiversidad, sino también en el tiempo y en las condiciones en que han estado evolucionando dichas interacciones, las cuales pueden llegar a ser muy arcaicas. En las islas, sobretodo debido a sus características intrínsecas, es donde encontramos las

interacciones más antiguas (los ecosistemas insulares han servido a menudo de refugio para muchas especies, las cuales se han extinguido en el continente) y más peculiares, y por tanto, merecen especial consideración en el área de la conservación de la biodiversidad. Algunas de estas particulares interacciones planta-animal originadas en islas son las siguientes:

#### *Nectarivoría y polinización por reptiles*

El consumo de néctar por reptiles es un fenómeno bastante raro que hasta ahora se ha documentado únicamente en islas: Nueva Zelanda (Whitaker 1987a,b), Seychelles (Evans & Evans 1980), Bonaire en las Antillas Menores (Dearing & Schall 1992), Madeira (Elvers 1977) y Baleares (Sáez & Traveset 1995; Pérez-Mellado & Casas 1997; Traveset & Sáez 1997). Los geckos del género *Hoplodactylus* de Nueva Zelanda comen néctar de una amplia variedad de especies, recolectando amplia variedad de polen, sobretodo en el hocico y en la garganta, el cual pueden transportar durante varias horas y a bastantes metros de distancia. Aunque en todos estos trabajos se menciona el papel de los reptiles como potenciales polinizadores, los únicos que demuestran empíricamente que estos animales son responsables de la producción de semillas son el de Pérez-Mellado & Casas (1997) y el de Traveset & Sáez (1997). En un estudio realizado en la isla de Cabrera, al sur de Mallorca, hemos encontrado que *Euphorbia dendroides* (observaciones preliminares sugieren que algo parecido sucede con *E. characeas*) es polinizada mayoritariamente por *Podarcis lilfordi* en las áreas donde esta lagartija es abundante. Las flores también son visitadas por insectos (principalmente moscas, abejas y avispas), aunque éstos son todavía poco abundantes al ser la época de floración a finales de invierno- principios de primavera, cuando las temperaturas son aún bastante bajas. Donde la lagartija es abundante, su frecuencia de visita a las flores es más de 3 veces superior a la de insectos, está sobre los arbustos unas 3 veces más tiempo y visita unas 8 veces más ciatios por minuto

que los insectos. Esto se traduce en un cuajado de frutos y de semillas también superior en el área donde las lagartijas son abundantes (Traveset & Sáez 1997).

### *Saurocoria*

La mayor parte de estudios sobre frugivoría y dispersión de semillas por parte de saurios proviene también de islas, por ejemplo: Nueva Zelanda (Whitaker 1987a,b), Madeira (Sadek 1981), Canarias (Valido & Nogales 1994), Galápagos (Racine & Downhower 1974), Bahamas (Iverson 1985), Golfo de California (Sylber 1988), Chiloé (Willson et al. 1996). En Baleares, las dos lagartijas endémicas, con unas 40 subespecies presentes en las diferentes islas e islotes, consumen los frutos de al menos 25 especies (Pérez-Mellado & Traveset en prensa). Una de las interacciones más interesantes que encontramos en estas islas es la que se produce entre estos lacértidos y el arbusto *Cneorum tricoccon* (Cneoraceae), un mutualismo aparentemente muy antiguo (Traveset 1995a,b).

*Cneorum tricoccon* pertenece a un grupo de plantas de la flora Mediterránea que evolucionó durante el Terciario temprano bajo unas condiciones climáticas tropicales (Raven 1973; Axelrod 1975; Herrera 1985), y por tanto actualmente representa una especie relictual. Existe la posibilidad de que la planta fuera dispersada en un pasado por algunas especies de la avifauna africana presente en Europa durante el Terciario -especies en las familias Coliidae, Musophagidae o Trogonidae-, aunque si así hubiese sido, se desconoce por qué razón los pájaros actualmente no podrían consumir sus frutos. La hipótesis más conservativa es que la planta ha sido siempre dispersada por reptiles y que, por tanto, la relación mutualista planta-lagartija es una interacción muy antigua y relictual. El fósil más antiguo de *Podarcis* encontrado en Baleares es del Mioceno Superior (Alcover et al. 1981) aunque es posible que estos reptiles estuvieran en estas islas desde mucho antes (en la Península Ibérica y en Europa, los fósiles más antiguos de lacértidos corresponden al Eoceno; J.

Barbadillo, com. pers.). Un caso paralelo, y que apoya la hipótesis de una interacción arcaica es el que se da entre los lacértidos del género *Gallotia*, endémicos de Canarias, y el de otra especie perteneciente a las Cneoraceae, *Neochamaelea pulverulenta*. Esta planta tampoco es dispersada por aves, y los lagartos son sus principales diseminadores (Valido & Nogales 1994).

La distribución actual de *C. tricoccon* en Mallorca seguramente es diferente a la que tenía en un pasado. Las lagartijas, según el registro fósil, no se encontraban por encima de los 500 m s.n.m. aproximadamente. Han sido seguramente los carnívoros introducidos (*Martes martes* y *Genetta genetta*) que consumen los frutos de esta planta quienes la han dispersado a mayores altitudes. Actualmente, no es raro ver esta especie por encima de los 500 m (en la Sierra de Tramuntana), a menudo alcanzando tamaños superiores a un metro en lugares sombríos y húmedos. En Mallorca y Menorca, las lagartijas están extinguidas (supuestamente debido a la introducción de mustélidos), y martas y ginetas son ahora los principales dispersores de *Cneorum* en estas islas (ver tabla 1 en Traveset 1995b).

En Ibiza se han encontrado fósiles de estas semillas que corresponden al Pliopleistoceno (Traveset 1995b). Éstas son del mismo tamaño y estructura de las producidas hoy, lo que indica que las presiones de selección que actúan sobre características de los frutos han sido probablemente muy débiles durante mucho tiempo. Este cambio evolutivo tan lento en esos caracteres podría ser explicado, al menos parcialmente, por una constancia en el sistema de dispersión, suponiendo que las lagartijas han sido los principales dispersores de *Cneorum* durante este largo periodo de tiempo (Traveset 1995b).

### *Polinización por lemures*

Este mutualismo ha sido estudiado por Kress et al. (1994) en un árbol endémico de Madagascar, *Ravenala madagascariensis*. Según estos autores, el lemur de collar *Varecia variegata* es el único polinizador

eficaz de esa planta, la cual produce grandes cantidades de néctar. Las flores están protegidas por unas brácteas que requieren fuerza para ser abiertas y los pistilos son lo suficientemente resistentes como para ser manejados por estos primates. En otros lugares donde el árbol ha sido introducido (islas Mauricio y Reunión), los polinizadores son murciélagos del género *Pteropus*. Kress et al. (1994) han hipotetizado que los caracteres asociados a la polinización por lemures se originaron durante el Cretáceo en el taxón ancestral de la familia. Los lemures se diversificaron en el este de África a principios-mediados del Terciario, más o menos cuando se originó la familia Strelitziaceae, de la cual el género más primitivo es *Ravenala*. El mutualismo *Ravenala*-lemur ha persistido en una región aislada geográficamente y que hoy se mantiene muy empobrecida en vertebrados voladores que van a las flores. Los otros dos géneros de la familia han radiado en áreas con abundantes aves nectarívoras (*Strelitzia* en el continente africano) o abundantes murciélagos (*Phenakospermum* en Sudamérica) (Kress et al. 1994).

#### *Polinización por murciélagos de hábitos terrestres*

Una interacción que ha sido recientemente descrita en Nueva Zelanda es la existente entre un murciélago endémico, *Mystacina robusta*, y una planta endémica, parásita y bastante rara, *Dactylanthus taylorii* (Balanophoraceae) (Webb & Kelly 1993). Los murciélagos viajan largas distancias para consumir la gran cantidad de néctar que producen las flores. Parece tratarse de un mutualismo obligado que ha evolucionado durante millones de años desde la separación de Nueva Zelanda de Gondwana (Webb & Kelly 1993). El murciélago come a menudo a nivel del suelo, hábito que ha podido evolucionar en un ambiente libre de depredadores mamíferos. Ambas especies mutualistas están actualmente amenazadas de extinción, y las flores de *Dactylanthus* atraen a mamíferos introducidos como son los opossums australianos o las ratas de Polinesia, los cuales destruyen las flores y

evitan la producción de semillas (Webb & Kelly 1993).

#### *Ejemplos de ruptura de mutualismos*

La completa extinción de animales mutualistas en ecosistemas insulares ha ocurrido en varias ocasiones. En todos esos casos, las consecuencias deben haber sido importantes para las plantas, aunque existe poca información al respecto, y la práctica extinción de las plantas no ha sido nunca documentada.

- La desaparición del dodo, *Raphus cucullatus*, en la isla Mauricio no causó la desaparición del árbol del tambalocoque, *Calvaria major*; sin embargo, sus poblaciones sí parecen haber disminuido enormemente a raíz de la extinción de este ave, aparentemente su más eficaz dispersor (Temple 1977; pero ver Witmer & Cheke 1991).

- Los moas de Nueva Zelanda desaparecieron repentinamente con la llegada de los Polinesios a la isla, hace unos 1000 años (Cooper et al. 1993). Estos eran pájaros herbívoros, ramoneadores, que incluían frutos y semillas en sus dietas (Burrows et al. 1981). Se está especulando mucho sobre qué efecto tuvieron estas aves (las cuales no habrían tenido ningún tipo de competencia con mamíferos o reptiles y su único depredador habría sido el águila gigante, también extinguida de Nueva Zelanda) sobre la vegetación; según algunos autores (Batcheler 1989), podrían haber actuado como importantes factores de selección sobre algunos caracteres de las plantas como la fenología, morfología, química de las hojas, etc.

- En la isla Chatham, al este de Nueva Zelanda, existe un árbol (*Sophora microphylla*) que parece haber perdido sus polinizadores (Given 1995), el pájaro campana y el tui -actualmente extinguidos o muy amenazados-, debido a la fragmentación del hábitat que ha tenido lugar después del establecimiento de los europeos en la isla durante el siglo XIX. Otro ejemplo de ruptura de mutualismo en esta isla, y que se ha traducido en una falta de plantas jóvenes, es el existente entre una especie

de palmera, *Rophalostylis*, y su principal dispersor, la paloma *Hemiphaga novaeseelandiae*, ave en peligro de extinción en la isla (Given 1995).

- Las aves nectarívoras endémicas de la familia Drepanididae y Corvidae de las Hawai eran las únicas polinizadoras de al menos una especie de liana, *Freycinetia arborea* (Pandanaeae). Ésta se ha salvado de la extinción debido a la introducción, en 1929, de *Zosterops japonica*, un ave proveniente de Japón que actúa como su único polinizador actualmente (Cox 1983).

- *Fuchsia magellanica* es polinizada principalmente por el picaflor *Sephanoides galeritus* y por *Bombus dahlbomii* en la mayor parte de su distribución en Sudamérica. Sin embargo, este mutualismo planta-polinizador parecer romperse prácticamente a altas latitudes (Tierra del Fuego), donde el picaflor y el insecto son poco comunes y la frecuencia de robo de néctar por parte de un fringílido es relativamente alta (Traveset et al. 1998).

- A parte del caso de *C. tricoccon* en Baleares, mencionado más arriba, otro ejemplo de ruptura de un mutualismo parece suceder en una herbácea, *Paeonia cambessedessi*, endémica de Mallorca y Menorca. Esta planta produce unos frutos (folículos) muy conspicuos por su tamaño y color. Sin embargo, no se ha observado nunca ningún animal consumiendo sus semillas (Traveset, en prep.). Estas permanecen debajo de la planta, o incluso dentro de los folículos secos, durante mucho tiempo sin ser dispersados. La distribución actual de esta especie es muy limitada y es absolutamente "contagiosa", encontrándose únicamente en despeñaderos orientados al norte. La presencia de pulpa jugosa alrededor de la semilla sugiere la existencia de una interacción planta-dispersor en un pasado. Es posible, aunque totalmente especulativo, que la planta fuera dispersada en un pasado por aves frugívoras tropicales, actualmente extinguidas, pero abundantes durante el Terciario (Cracraft 1973). Las peoniáceas son una familia primitiva (emparentada con las Magnoliales y probablemente originadas a partir de ellas; Heywood 1985). Desafortunadamente, no existe información alguna sobre el sistema

de dispersión de las otras 35 especies existentes, sea en el continente o en las islas. La presencia de arilos en algunas peonías (cf. Heywood 1985) sugiere que la mirme-cocoria podría ser importante para su dispersión, aunque ésta no se ha documentado de momento. Esta especie se reproduce no sólo por semillas sino también vegetativamente, ya que posee un bulbo rizomatoso (Traveset, en prep.)

#### *Amenazas a los polinizadores y dispersores y respuestas de las plantas a la pérdida de sus mutualistas*

Los polinizadores y los dispersores de semillas, tanto vertebrados como invertebrados, están sometidos a diversas amenazas en los diversos ecosistemas donde viven (Bond 1994, Kearns & Inouye 1997, Kearns et al. 1998). Algunas de éstas son:

- a) Alteración del hábitat (e.g. Williams 1986, Janzen 1987, Vinson et al. 1993, Traveset et al. 1998). La conversión de zonas de bosque a áreas cultivadas ha supuesto en muchos casos la total desaparición de polinizadores y dispersores en esas zonas.

- b) Envenenamiento por pesticidas (e.g. Kevan 1975, Johannsen 1977, Thomson et al. 1985). Al no ser éstos selectivos, afectan a la totalidad de polinizadores del área donde se ha aplicado el pesticida.

- c) Invasión de animales y plantas exóticas (e.g. Bond & Slingsby 1984, Aizen & Feinsinger 1994a,b, Vaughton 1996). Este efecto es mucho más grande en las islas que en el continente (Vitousek et al. 1995). La introducción de la abeja de la miel en muchas partes del mundo es un claro ejemplo de invasión y posterior desplazamiento de polinizadores nativos (Aizen & Feinsinger 1994b, Vaughton 1996, y ver revisiones en Kearns & Inouye 1997 y Kearns et al. 1998).

- d) Fragmentación (insularización) del hábitat (e.g. Linhart & Feinsinger 1980, Jennersten 1988, Lamont et al. 1993, Aizen & Feinsinger 1994a,b, Given 1995). Esta fragmentación puede afectar no solamente al éxito reproductivo de determinadas plantas si no también a los niveles de polinización cruzada (Jennersten 1988, Traveset et al. 1998).

Predecir cual será el efecto de la pérdida de los animales mutualistas de una especie de planta en particular no es tarea fácil. En principio, se puede argumentar que las plantas especialistas que dependan de unas pocas especies de polinizadores o dispersores serán más vulnerables que las generalistas. Algunos estudios sobre plantas polinizadas por picaflores apoyan, de hecho, esa predicción (Linhart & Feisinger 1980). Sin embargo, existe todavía poca evidencia de que cambios en la diversidad y abundancia de polinizadores y dispersores causen una reducción significativa en el éxito reproductivo de plantas (e.g. Spears 1987, Jennersten 1988, Aizen & Feisinger 1994a,b, Steiner & Whitehead 1996). Una disminución en los niveles de polinización puede tener un impacto pequeño sobre la dinámica de poblaciones de la planta, y el cuajado de frutos puede estar más limitado por recursos, por ejemplo, que por polen (e.g. Horvitz & Schemske 1988). Según cual sea la causa de "alteración" del hábitat, el conjunto entero de mutualistas puede desaparecer o sus poblaciones verse seriamente afectadas. En ese caso, las plantas generalistas podrían sufrir consecuencias similares a las especialistas. En otros casos (e.g., *Zosterops* en Hawaii, carnívoros en Baleares), animales introducidos pueden "reemplazar" a los autóctonos que por una razón u otra han desaparecido, ejerciendo su papel de mutualistas, aunque nunca de forma igual a los originales.

Para evaluar el riesgo de extinción de una planta desposeída de sus animales mutualistas hay que considerar al menos tres factores (Bond 1994):

(1) *la probabilidad de ruptura del mutualismo*. La polinización por una sola especie es relativamente poco frecuente; los casos más conocidos se encuentran en las orquídeas, y en los géneros *Yucca* y *Ficus*. Se necesitan estudios de campo para determinar la especificidad en la polinización y dispersión de la planta en cuestión, examinando a la vez la variación espacio-temporal en estas interacciones.

(2) *el grado de dependencia reproductiva del mutualismo (facultativo u obligado)*. Se ha de conocer el sistema reproductivo de la planta. La dependencia de los

polinizadores será total en plantas dioicas, no anemófilas y autoincompatibles, mientras que no habrá ninguna dependencia en especies apomícticas o que se autofecundan. Para ello son necesarios estudios de polinización manual y de exclusión de polinizadores en el campo. Hay que determinar también la dependencia de los dispersores para la germinación y el reclutamiento de las plantas. Para ello son necesarios experimentos de germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo de los animales (Traveset 1998) y comparar supervivencia de plántulas en diferentes microhabitats donde los dispersores depositan las semillas.

(3) *la importancia de las semillas en la demografía de la planta*. La ruptura del mutualismo puede llevar a la extinción de la planta únicamente en aquellos casos en que las poblaciones están limitadas por las semillas. Hay que distinguir la importancia ecológica de la interacción de su importancia evolutiva. El mutualismo puede ser evolutivamente relevante (por ej. el polinizador o dispersor pueden estar ejerciendo una gran presión de selección sobre un carácter de las flores o frutos) sin alterar el tamaño de las poblaciones de la planta (Heithaus et al. 1982; Addicott 1986).

Para evaluar la dependencia de las semillas, hay que conocer: a) si la planta tiene propagación vegetativa o clonal, b) la longevidad de la planta, y c) la capacidad de rebrotar después de una perturbación como puede ser un incendio o un huracán. Además, hay que determinar la importancia ecológica de la mortalidad de semillas y plántulas para la población. Las especies más limitadas por la cantidad de semillas son, supuestamente, especies poco productivas, que no tienen banco de semillas, con escasas poblaciones y que mueren tras una perturbación (Bond 1994).

Mediante los factores mencionados, las plantas pueden tener efectos compensatorios para reducir el riesgo de extinción. Estos efectos han de ser examinados en plantas que estén en peligro de extinción para determinar el riesgo que tienen de desaparecer y poder prever y evitar dicha desaparición. En algunos (o quizás muchos) casos, la autopolinización puede evo-



lucionar rápidamente como respuesta a una escasez o falta absoluta de polinizadores (e.g. Grant & Grant 1965, Motten 1986, Galen 1989, Washitani 1996). De hecho, algunos géneros se autofecundan en las islas pero no en el continente de donde provienen: *Nigella* (Ranunculaceae) en las islas del mar Egeo (Strid 1969), *Cyrtandra* (Gesneriaceae) en las islas del Pacífico, o *Lycopersicon* (Solanaceae) en las Galápagos (Ehrendorfer 1979). En la isla de Tierra del Fuego, *Fuchsia magellanica* presenta unas poblaciones con un grado de autogamia más alto que en el continente, probablemente seleccionado por la escasez de polinizadores (Traveset et al. 1998). Otro ejemplo puede ser el de *Paeonia cambessedessi* en Baleares; esta especie muestra unos niveles de autofecundación (20%) mucho más elevados que otras especies del género en la Península Ibérica (Traveset, datos no publ.). La selección puede también alterar caracteres de las flores de forma que atraigan a polinizadores alternativos, como se ha visto en *Rhaphithamnus venustus* (Verbenaceae) en la isla de Juan Fernández (Yun Sun et al. 1996). También la anemofilia puede evolucionar a partir de la polinización por animales, como se ha descrito para *Phyllis* y *Plocama* (Rubiaceae) en las Islas Canarias o para *Coprosma* (Rubiaceae) en Nueva Zelanda (Ehrendorfer 1979). Los efectos compensatorios en respuesta a una falta de dispersores son mucho más difíciles de identificar. Quizás el más probable sea el de la evolución de la capacidad de reproducirse asexualmente. No existe ningún ejemplo, que sea de mi conocimiento, que muestre que una población sin dispersores tenga este tipo de reproducción y otra con dispersores no tenga la capacidad de reproducirse de forma asexual. Otro efecto compensatorio podría ser el de la evolución de algún carácter de los frutos que los haga "atractivos" a un conjunto más amplio de dispersores. Tampoco hay casos documentados que evidencien esta posibilidad.

Los mutualismos planta-animal no se dan en las mismas proporciones en todos los ecosistemas, y por tanto, es razonable pensar que el riesgo de extinción debido a una ruptura de un mutualismo debe ser mayor

en aquellas regiones donde éstos son frecuentes. En altas latitudes, y en zonas desérticas, la dependencia de polinizadores y dispersores suele ser baja (Regal 1982). Los ambientes tropicales son seguramente los más vulnerables (Regal 1982; Bawa 1990), mientras que los subtropicales y los templados se sitúan en un nivel intermedio. Los bosques lluviosos templados de Chiloé, sin embargo, podrían ser una excepción, ya que la alta incidencia de interacciones mutualistas en ellos parece jugar un papel muy importante en la estructura de sus comunidades (Willson et al. 1995). Desafortunadamente, disponemos todavía de muy poca información para evaluar si los diferentes efectos compensatorios de las plantas se dan con la misma probabilidad en los distintos ambientes y por tanto, si el riesgo de extinción -dada una alteración del hábitat similar- es mayor en un ecosistema que en otro.

En los ecosistemas mediterráneos, en general, falta información sobre polinizadores, sistemas de reproducción y dependencia demográfica de las semillas. En las islas Baleares, por ejemplo, se conoce la biología reproductiva de unas 50 especies solamente (aproximadamente un 2% de la flora total). Los datos disponibles apuntan a un menor grado de autofecundación en las plantas endémicas, y por tanto, a una mayor dependencia de vectores de polinización (insectos y/o viento) (Traveset 1999). Una de estas especies es un arbusto, endémico de la isla de Menorca, *Daphne rodriguezii* (Thymelaeaceae) -el cual tiene muy pocas poblaciones, con escasos individuos en la mayoría de ellas- y que presenta un alto riesgo de extinción: es autoincompatible, tiene polinización estrictamente entomófila, y no se reproduce asexualmente. Además, su principal dispersor parece ser la lagartija *Podarcis lilfordi*, presente sólo en los islotes alrededor de Menorca, pero no en la isla grande.

#### *Conservación de interacciones ecológicas y evolutivas*

Si consideramos que la reproducción es vital para la supervivencia de las especies,

y que muchas plantas dependen de unos pocos polinizadores o dispersores de semillas, es razonable pensar que los mutualismos pueden jugar un papel crucial en la preservación de la biodiversidad (e.g., Cox et al. 1991; Willson et al. 1995).

En todos los programas de conservación es necesario incorporar el estudio y la facilitación de las interacciones mutualistas. Mantener y propagar colecciones vivas de plantas para una posterior reintroducción no funcionará a menos que también conservemos su fauna asociada. Un primer paso puede ser el calcular los índices de vulnerabilidad a la extinción propuesto por Bond (1994) para las especies amenazadas de una zona determinada. Una vez estudiada la dependencia que las especies en peligro de extinción tienen de los polinizadores, de los dispersores y de las semillas para su reproducción, propagación y establecimiento, se pueden buscar soluciones (polinizaciones manuales, reintroducción de los polinizadores, plantación de semillas, etc.) para evitar la desaparición de la especie en su ambiente natural. La conservación de plantas y sus animales mutualistas puede requerir poco más que la protección o el manejo apropiado del hábitat (Kearns & Inouye 1997; Kearns et al. 1998). Por ejemplo, dejar franjas sin cultivar entre campos agrícolas puede ser de gran utilidad para el establecimiento de colonias de abejas o abejorros, que de otro modo podrían desaparecer. Mantener plantas en el hábitat que provean de néctar y polen, y/o de frutos, a lo largo de la estación puede también ser importante para conservar los sistemas de polinización y dispersión, además de contribuir a que áreas deforestadas reviertan a una situación boscosa. También la aplicación de fuegos controlados puede servir, en determinados casos, para mantener comunidades de herbáceas que sirven de recurso para los polinizadores (Kearns & Inouye 1997; Kearns et al. 1998).

Como se ha dicho previamente, los ecosistemas insulares son particularmente vulnerables a las extinciones de interacciones ecológicas y/o evolutivas. Las islas grandes de la cuenca Mediterránea, en particular, han funcionado como reservorio de floras del Terciario, sirviéndoles de re-

fugio de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y de los cambios producidos por los cinturones de vegetación. Su tasa de endemismos es relativamente alta (Greuter 1995), y en ellas se han originado una gran variedad de interacciones entre especies muy peculiares. Nuestro objetivo, por tanto, debe ser no solamente preservar la diversidad genética y el potencial evolutivo, si no también conservar los sistemas y procesos que ya existen y que han venido evolucionado durante miles de años.

#### AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido financiado por la DGICYT a través del proyecto PB96-08060. Agradezco a Mary Kalin Arroyo que me invitara a participar en el Taller sobre Ecosistemas de Zonas Mediterráneas, organizado por la Red Iberoamericana de Ecosistemas Mediterráneos (CYTED), y su hospitalidad en Chile. También agradezco los comentarios de dos revisores anónimos que han ayudado a mejorar el texto.

#### LITERATURA CITADA

- ADDICOTT JF (1986) On the population consequences of mutualism. En: Diamond J & T Case (eds) *Community ecology*: 425-436. Harper and Row, New York.
- AIZEN MA & P FEINSINGER (1994a) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- AIZEN MA & P FEINSINGER (1994b) Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- ALCOVER JA, S MOYA-SOLA & J PONS-MOYA (1981) *Les quimeres del passat. Els vertebrats fòssils del Plio-Quaternary de les Balears i Pitiuses*. Editorial Moll, Palma de Mallorca. 260 pp.
- ARRESTO JJ & R ROZZI (1989) Seed dispersal syndromes in the rainforest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rainforest. *Journal of Biogeography* 16:219-226.
- AXELROD DI (1975) Evolution and biogeography of Maderan-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 280-334.
- BARRETT SCH (1996) The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 351: 725-733.
- BATCHELER CL (1989) Moa browsing and vegetation formations, with particular reference to deciduous and poisonous plants. *New Zealand Journal of Ecology* 12: 57-65.

- BAWA KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- BOND WJ (1994) Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 344: 83-90.
- BOND WJ & PSLINGSBY (1984) Collapse of an ant-plant mutualism: the argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology* 65: 1031-1037.
- BRONSTEIN JL (1994) Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* 69: 31-51.
- BURROWS CJ, B McCULLOCH & MMTROTTER (1981) The diet of moas based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago. *Records of the Canterbury Museum* 9: 309-336.
- CHRISTIAN KA, CR TRACY & WP PORTER (1984) Diet, digestion, and food preferences of Galapagos land iguanas. *Herpetologica* 40: 205-212.
- CLOUT MN & JR HAY (1989) The importance of birds as browsers, pollinators and seed dispersers in New Zealand forests. *New Zealand Journal of Ecology* 12: 27-33.
- COOPER A, IAE ATKINSON, WG LEE & TH WORTHY (1993) Evolution of the moa and their effect on the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 433-437.
- COX PA (1983) Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the icie, *Freyinetia arborea*. *Oikos* 41: 195-199.
- COX PA, T ELMQVIST, ED PIERSON & WE RAINEY (1991) Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5: 448-454.
- COX PA, T ELMQVIST, ED PIERSON & WE RAINEY (1992) Flying foxes as pollinators and seed dispersers in Pacific island ecosystems. *Biological Report* 90: 18-23.
- CRACRAFT J (1973) Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. *Journal of Zoology (London)* 169: 455-545.
- DEARING DM & JJ SCHALL (1992) Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. *Ecology* 73: 845-858
- DIDHAM RK et al. (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- EHRENDORFER F (1979) Reproductive biology of plants. En: Bramwell D (ed) *Plants and Islands*: 293-306. Academic Press, London.
- ELVERS I (1977) Flower-visiting lizards on Madeira. *Bot. Notiser* 130: 231-234.
- EVANS PGH & JB EVANS (1980) The ecology of lizards on Praslin Island, Seychelles. *Journal of Zoology (London)* 191: 171-192.
- FUJITA MS & MD TUTTLE (1991) Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology* 5: 455-463.
- GALEN C (1989) Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-890.
- GIVEN DR (1995) Biological diversity and the maintenance of mutualisms. En: Vitousek PM, LL Loope & H Adersen (eds) *Islands. Biological diversity and ecosystem function*: 149-162. Springer-Verlag, Berlin.
- GRANT V & KA GRANT (1965) Flower pollination in the Phlox family. Columbia University Press, New York. 179 pp.
- GREUTER W (1994) Extinctions in Mediterranean areas. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 344: 41-46.
- HEITHAUS ER, E STASHKO & PK ANDERSON (1982) Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63: 1294-1302.
- HERRERA CM (1985) Determinants of plant-animal coevolution. The case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- HEYWOOD VH (1985) Flowering plants of the world. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 335 pp.
- HNATIUK SH (1978) Plant dispersal by the Aldabran Giant Tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia* 36: 345-350.
- HORVITZ CC & DW SCHEMSKE (1988) A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology* 69: 200-206.
- HOWE HF & LC WESTLEY (1988) Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, New York. 273 pp.
- IVERSON JB (1985) Lizards as seed dispersers? *Journal of Herpetology* 19: 292-293.
- JANZEN DH (1987) Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it and how? *Biological Journal of the Linnean Society* 30: 343-356.
- JENNERSTEN O (1988) Pollination of *Dianthus deltooides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- JOHANSEN CA (1977) Pesticides and pollinators. *Annual Review of Entomology* 22: 177-192.
- KEARNS CA & DW INOUE (1997) Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bio-science* 47: 297-307.
- KEARNS CA, DW INOUE & NM WASER (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- KEVAN PG (1975) Pollination and environmental conservation. *Environmental Conservation* 2: 293-298.
- KRESS WJ, GE SCHATZ, M ANDRIANIFAHANANA & H SIMONS MORLAND (1994) Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by lemurs in Madagascar: evidence for an archaic coevolutionary system. *American Journal of Botany* 81: 542-551.
- LAMONT BB, PGL KLINKHAMER & ETF WITKOWSKI (1993) Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- LINHART YB & P FEINSINGER (1980) Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68: 745-760.
- MARSHALL AG (1985) Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 351-369.

- MOTTEN AF (1986) Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* 56: 21-42.
- PEREZ-MELLADO V & JL CASAS (1997) Pollination by a lizard on a Mediterranean island. *Copeia* 1997(3): 593-595.
- PEREZ-MELLADO V & A TRAVESET (en prensa) Relationships between plants and Mediterranean lizards. *Natura Croatica*.
- RACINE CH & JF DOWNHOWER (1974) Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica* 6: 175-186.
- RAVEN PH (1973) The evolution of Mediterranean floras. En: Di Castri F & HA Mooney (eds) *Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*: 213-224. Springer-Verlag, Berlin.
- REGAL PJ (1982) Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 497-524.
- SADEK RA (1981) The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 73: 313-341.
- SAKAI AK, WL WAGNER, DM FERGUSON & DR HERBST (1995) Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- SAEZ E & A TRAVESET (1995) Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herpetological Review* 26: 121-123.
- SMITH-RAMIREZ C (1993) Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 65-73.
- SPEARS EE Jr (1987) Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.
- STEINER KE & VB WHITEHEAD (1996) The consequences of specialization for pollination in a rare South African shrub, *Ixianthes retzioides* (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution* 201: 131-138.
- STRID A (1969) Evolutionary trends in the breeding system of *Nigella* (Ranunculaceae). *Botaniska Notiser* 122: 380-397.
- SYLBER CK (1988) Feeding habits of the lizards *Sauromalus varius* and *S. hispidus* in the Gulf of California. *Journal of Herpetology* 22: 413-424.
- TEMPLE SA (1977) Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197: 885-886.
- THOMSON JD, RC PLOWRIGHT & GR THALER (1985) Matacil insecticide spraying, pollinator mortality, and plant fecundity in New Brunswick forests. *Canadian Journal of Botany* 63: 2056-2061.
- TRAVERSE A (1995a) Reproductive biology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117: 221-232.
- TRAVERSE A (1995b) Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica* 16: 171-178.
- TRAVERSE A & E SAEZ (1997) Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects. Spatio-temporal variation in flower visitation patterns. *Oecologia* 111: 241-248.
- TRAVERSE A (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 151-190.
- TRAVERSE A, MF WILLSON & C SABAG (1998) Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Functional Ecology* 12: 459-464.
- TRAVERSE A (1999) El paper dels mutualismes planta-animal als ecosistemes insulars. En: Alcover, J.A. (ed) *Ecologia insular*: 9-33. Editorial Moll, Palma de Mallorca.
- TREDICI PD (1992) Natural regeneration of *Ginkgo biloba* from downward growing cotyledonary buds (basal chichi). *American Journal of Botany* 79: 522-530.
- VALIDO A & M NOGALES (1994) Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70: 403-411.
- VAUGHTON G (1996) Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Plant Systematics and Evolution* 200: 89-100.
- VINSON SB, GW FRANKIE & J BARTHELL (1993) (Oxon, UK) 1993. En: La Salle J & ID Gauld (eds) *Hymenoptera and biodiversity*: 53-82. C.A.B. International, Oxon, UK.
- VITOUSEK PM, LL LOOPE & H ADSERSEN, eds (1995) *Islands. Biological diversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. 238 pp.
- WASHITANI I (1996) Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii*. *Conservation Biology* 10: 59-64.
- WEBB CJ & D KELL (1993) The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 442-447.
- WHITAKER AH (1987a) The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany* 25: 315-328.
- WHITAKER AH (1987b) Of herbs and herps - The possible role of lizards on plant reproduction. *Forest and bird* 18: 20-22.
- WHITTAKER RJ & SH JONES (1994) The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography* 21: 245-258.
- WILLIAMS PH (1986) Environmental change and the distributions of British bumble bees (*Bombus* Latr.). *Bee World* 67: 50-61.
- WILLSON MF, C SMITH-RAMIREZ, C SABAG & JF HERNANDEZ (1995) Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chile. En: Armesto JJ, Villagrán C & MK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 251-264. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- WILLSON MF, C SABAG, J FIGUEROA, JJ ARMESTO & M CAVIEDES (1996) Seed dispersal by lizards in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 339-342.
- WITMER MC & AS CHEKE (1991) The dodo and the tamalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos* 61: 133-137.
- YUN SUN B, TF STUESSY, AM HUMAÑA, MG RIVEROS & DJ CRAWFORD (1996) Evolution of *Rhaphithamnus venustus* (Verbenaceae), a gynodioecious hummingbird-pollinated endemic of the Juan Fernández Islands, Chile. *Pacific Science* 50: 55-65.