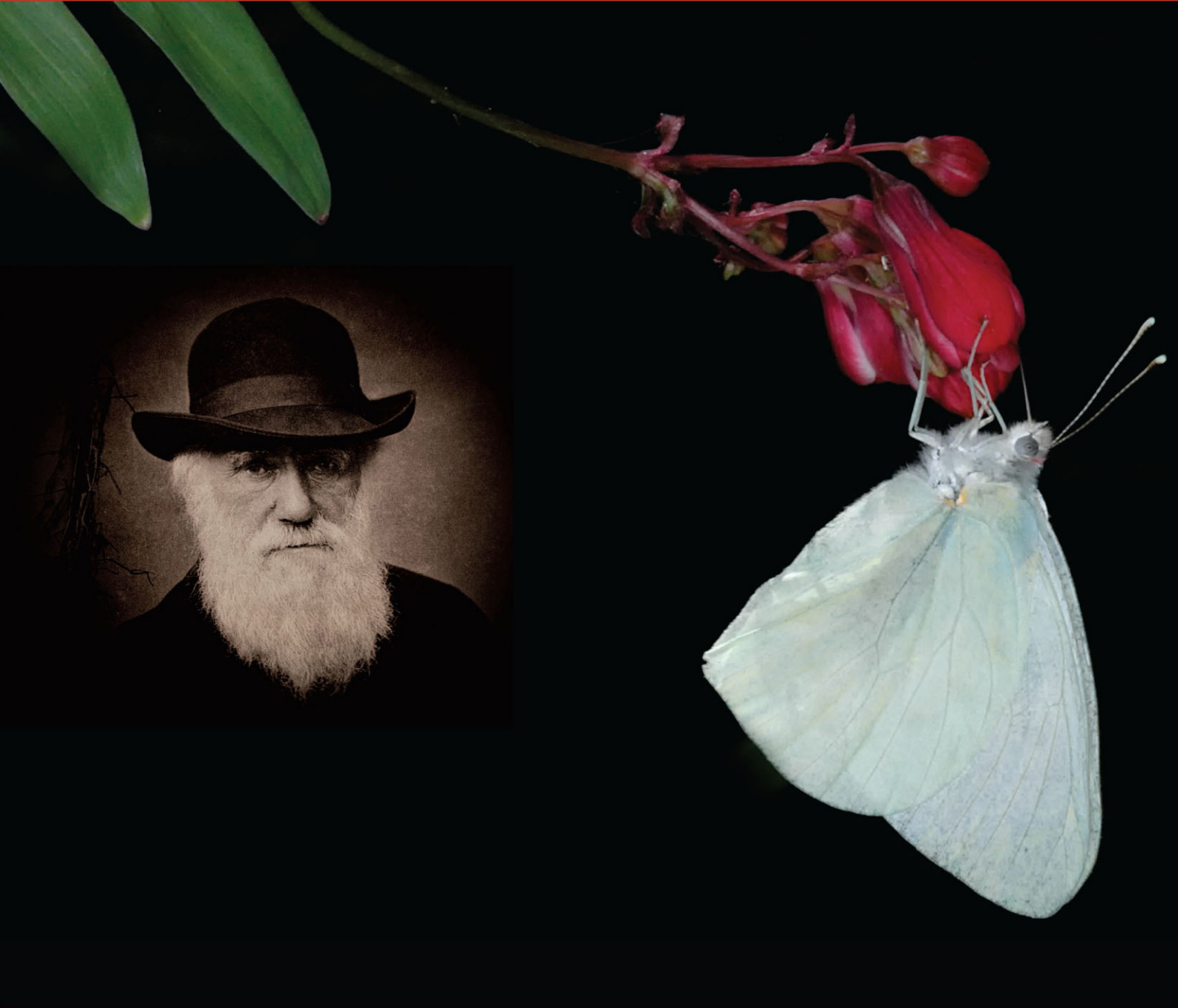


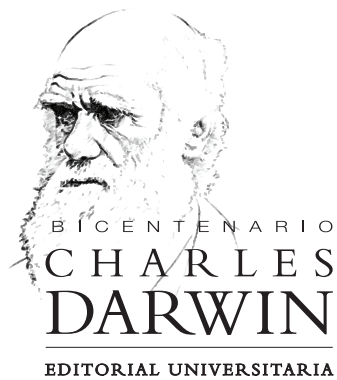
ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

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



EDITORIAL UNIVERSITARIA

ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN
DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL



ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN & REGINO ZAMORA
(Editores)



EDITORIAL UNIVERSITARIA

577

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

ISBN: 978-956-11-2092-1

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

© 2009, RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN, REGINO ZAMORA.
Inscripción N° 184.800, Santiago de Chile.

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

editor@universitaria.cl

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

ISBN 978-956-11-2092-1

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

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN
Yenny Isla Rodríguez
Norma Díaz San Martín

PORTADA

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

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

AÑO DEL BICENTENARIO
del nacimiento de CHARLES DARWIN.

www.universitaria.cl

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

Contenido

Prólogo de John N. Thompson	6	Sección 2.	
Prefacio	8	Interacciones en un mundo cambiante	195
Autores	10	Capítulo 10.	
Sección 1.		Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas	
Aspectos conceptuales en interacciones planta-animal	13	en ambientes fragmentados	199
Capítulo 1.		Ramiro Aguilar, Lorena Ashworth, Luciano Cagnolo, Mariana Jausoro, Mauricio Quesada y Leonardo Galetto.	
Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal	17	Apéndice 1	226
Pedro Jordano, Diego Vázquez y Jordi Bascompte.		Apéndice 2	228
Capítulo 2.		Apéndice 3	230
Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador:		Capítulo 11.	
estudio de casos en plantas polinizadas por esfíngidos	43	Dispersión de semillas y demografía de las plantas en	
Andrea A. Cocucci, Marcela Moré y Alicia N. Sérsic.		un contexto de variabilidad ambiental: el rol de los	
Capítulo 3.		frugívoros sobre el reclutamiento de <i>Cryptocarya alba</i>	
Diversidad de polinizadores, generalización ecológica		(Lauraceae) en el matorral de Chile central	233
y conservación de plantas		Ramiro O. Bustamante.	
José M. Gómez y Francisco Perfectti.	61	Capítulo 12.	
Capítulo 4.		Especies invasoras y mutualismos planta-animal	247
Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral:		Carolina Morales, Anna Traveset y Nelson Ramírez.	
examinando causas y blancos de selección natural	77	Capítulo 13.	
Rodrigo Medel y Julieta Nattero.		La biología reproductiva en la predicción del potencial invasor	
Capítulo 5.		de plantas superiores exóticas	263
Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las		Ileana Herrera, Nelson Ramírez y Jafet M. Nassar.	
interacciones planta-animal mediante modelos matriciales	95	Capítulo 14.	
María B. García y Johan Ehrlén.		Cambio climático y modificación de interacciones	
Capítulo 6.		planta-animal	287
Variación geográfica y mosaicos de selección en las		José A. Hódar, José Ramón Obeso y Regino Zamora.	
interacciones planta-animal	113	Capítulo 15.	
Pedro J. Rey, Julio M. Alcántara, Antonio J. Manzaneda, José L. Garrido y José M. Ramírez.		Conservación de las interacciones insecto-planta y transferencia	
Capítulo 7.		de conocimientos en la Amazonía	301
La escala espacial de las interacciones planta-animal	133	Marlúcia Bonifácio Martins, Roberta de Melo Valente, Márcia Motta Maués, Francisco Plácido Magalhães, Sarita de Faveri y Adriana Colossio.	
Daniel García, Natacha P. Chacoff, José Manuel Herrera y Guillermo C. Amico.		Capítulo 16.	
Capítulo 8.		Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico:	
Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la		el caso del mutualismo de polinización	315
evolución y mantenimiento de la biodiversidad	157	Marcelo A. Aizen y Natacha P. Chacoff.	
Anna Traveset, Manuel Nogales y Luis Navarro.		Glosario	331
9. Interacciones positivas planta-planta, reglas de		Índice de términos	335
ensamblaje y la conservación de la diversidad	181	Referencias	343
Alfonso Valiente-Banuet, Elena Baraza, Regino Zamora y Miguel Verdú.			

Prólogo

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

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

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

ciente arreglo de aproximaciones de investigación que otorgan robustas respuestas a preguntas sobre la manera en que la trama de la vida se organiza y cambia a medida que intervenimos los ecosistemas.

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

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

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

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

John N. Thompson
University of California Santa Cruz

Prefacio

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

Este volumen se generó con la convicción que el estudio de las interacciones planta-animal se beneficiaría de la presentación reunida de estudios conceptuales y aplicaciones para un público de habla hispana. A pesar de que la gran mayoría de los sistemas naturales e interacciones planta-animal más estudiados y paradigmáticos ocurren en países de Iberoamérica, la mayor parte de los libros sobre el tema publicados en los últimos años han sido escritos para profesionales y estudiantes anglosajones. Esto ha restringido de manera importante la difusión del conocimiento adquirido durante décadas de investigación hacia los distintos estamentos de nuestros países y con ello se ha limitado el diseño creativo de nuevas soluciones y respuestas a las diversas amenazas relacionadas con la pérdida de biodiversidad. En nuestras discusiones informales en varios congresos, descubrimos paulatinamente un interés compartido por participar en la generación de un volumen dirigido a una audiencia hispano parlante donde se reuniera de una manera amplia los diversos puntos de vistas y aproximaciones conceptuales y metodo-

lógicas que cada uno de los contribuyentes ha experimentado a lo largo de sus investigaciones. Es así como auspiciados por el Programa de Cooperación Iberoamericano CYTED, el proyecto XII-6 “Las interacciones ecológicas entre plantas y animales como generadoras de biodiversidad: su papel en la dinámica y conservación de los ecosistemas” ha servido como foro donde investigadores de diferentes países iberoamericanos hemos discutido sobre el estado del conocimiento de las interacciones ecológicas planta-animal como pilares de la conservación. Este proyecto ha aglutinado a buen número de grupos que investigan en el área de las interacciones planta-animal en Iberoamérica, y que trabajan en las regiones más diversas del planeta, desde la foresta amazónica, hasta los ambientes de alto estrés, como altas montañas y desiertos. Los 18 grupos de investigación participantes en nuestra propuesta pertenecen a 7 países de la comunidad iberoamericana: Argentina, Brasil, Chile, Cuba, España, México y Venezuela. Autores de la mayoría de estos países contribuyeron con su perspectiva particular a la conformación de este volumen, el cual no debiera ser interpretado como un conjunto de escritos independientes sobre temas específicos sino como un conjunto articulado de perspectivas que es más que la suma de las contribuciones particulares. Los autores que contribuyeron a este volumen han efectuado un admirable esfuerzo por sintetizar sus visiones lo cual ha satisfecho con creces nuestras expectativas iniciales.

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

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

Expresamos nuestra gratitud a Marcela Cuartas y Sergio Scott por su colaboración editorial y a Carezza Botto por numerosas discusiones y sugerencias

sobre la estructura del volumen. Finalmente, agradecemos al Programa de Cooperación Iberoamericano CYTED (proyecto XII-6), al Programa Institucional de Ecología y Biodiversidad (PIEB) de la Universidad de Chile, a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile y a los proyectos Anillo PBCT 34-2006 y Núcleo Milenio P99-103F por apoyar esta iniciativa.

Santiago de Chile
Marzo 2009

Autores

- Ramiro Aguilar. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: raguilar@imbiv.unc.edu.ar
- Marcelo A. Aizen. Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: marcelo.aizen@gmail.com
- Julio M. Alcántara. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Jaén, España. E-mail: jmalcan@ujaen.es
- Guillermo C. Amico. Laboratorio Ecotono-CRUB, Universidad Nacional del Comahue, UP Universidad, (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: guilleamico@yahoo.com.ar
- Lorena Ashworth. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: lash@imbiv.unc.edu.ar
- Elena Baraza. Departamento de Biología, Universidad de las Islas Baleares, Palma (Illes Balears) E-07122, España. E-mail: elena.baraza@uib.es
- Jordi Bascompte. Grupo de Ecología Integrativa. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Pabellón del Perú, Avda. María Luisa, s/n, E-41013 Sevilla, España. E-mail: bascompte@ebd.csic.es
- Ramiro O. Bustamante. Departamento de Ciencias Ecológicas, Instituto de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: rbustama@uchile.cl
- Luciano Cagnolo. Centro de Investigaciones Entomológicas, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sársfield 1611, Córdoba (5016), Argentina. E-mail: lcagnolo@efn.uncor.edu
- Natacha P. Chacoff. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, CC 507, (5500) Mendoza, Argentina. E-mail: nchacoff@lab.cricyt.edu.ar
- Andrea A. Cocucci. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: asersic@efn.uncor.edu
- Adriana Colossio. E-mail: adrinalinha@yahoo.com.br
- Johan Ehrlén. Department of Botany, Stockholm University, S - 10691 Stockholm, Sweden. E-mail: ehrlen@botan.su.se
- Sarita de Faveri. Museu Paraense Emilio Goeldi caixa postal 399. Coordenação de Zoologia Campus de Pesquisa Avenida. Perimetral 1901 Terra Firme Belém Pará CEP 66040-170. E-mail: sfaveri@museu-goeldi.br
- Leonardo Galetto. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: leo@imbiv.unc.edu.ar
- Daniel García. Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España. E-Mail: danielgarcia@uniovi.es
- María B. García. Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC. Apartado 202, 50080 Zaragoza, España. E-mail: marriab@ipe.csic.es
- José L. Garrido. Departamento de Biología Evolutiva. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Sevilla, España. E-mail: jlgarrido@ebd.csic.es
- José M. Gómez. Departamento de Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: jmgreyes@ugr.es
- Ileana Herrera. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos, Aptdo. 21827, Caracas 1020A, Venezuela. E-mail: iherrera@ivic.ve
- José Manuel Herrera. Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España. E-mail: herrerajm.uo@uniovi.es
- Mariana Jausoro. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: mjausoro@imbiv.unc.edu.ar
- Pedro Jordano. Grupo de Ecología Integrativa. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Pabellón del Perú, Avda. María Luisa, s/n, E-41013 Sevilla, España. E-mail: jordano@ebd.csic.es
- José A. Hódar. Departamento de Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: jhodar@ugr.es
- Francisco Plácido Magalhães. Universidade Federal do Pará, Campus de Altamira, Altamira. Rua José Porfirio, Nº 2515. E-mail: placidomagalhaes@yahoo.com.br
- Antonio J. Manzaneda. Departamento de Biología Evolutiva. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Sevilla, España. E-mail: ajm39@duke.edu
- Marlúcia Bonifácio Martins. Museu Paraense Emilio Goeldi caixa postal 399. Coordenação de Zoologia Cam-

- pus de Pesquisa Avenida. Perimetral 1901 Terra Firme Belém Pará CEP 66040-170. E-mail: marlucia@museu-goeldi.br
- Rodrigo Medel. Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: rmedel@uchile.cl
- Roberta de Melo Valente. Universidade Federal do Pará. Museu Paraense Emilio Goeldi caixa posta 399. Coordenación de Zoología Campus de Pesquisa Avenida. Perimetral 1901 Terra Firme Belém Pará CEP 66040-170. E-mail: roberta@museu-goeldi.br
- Carolina Morales. Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400, Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: cmorales@crub.uncoma.edu.ar
- Marcela Moré. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: mmore@efn.uncor.edu
- Márcia Motta Maués. Embrapa Amazônia Oriental. Laboratorio de Entomología. Trav. Dr. Enéas Pinheiro s/n, Belém, PA 66095-100. E-mail: marcia@cpatu.embrapa.br
- Jafet M. Nassar. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos, Aptdo. 21827, Caracas 1020A, Venezuela. E-mail: jnassar@ivic.ve
- Julietta Nattero. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: jnattero@efn.uncor.edu
- Luis Navarro. Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Biología, Campus As Lagoas-Marcosende, Universidad de Vigo, 36210-Vigo, España. Email: lnavarro@uvigo.es
- Manuel Nogales. Grupo de Ecología y Evolución en Islas (CSIC-IPNA), C/ Astrofísico Francisco Sánchez nº 3, 38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España. Email: mnogales@ipna.csic.es
- José Ramón Obeso. Departamento de Biología, Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España. E-mail: jrobeso@uniovi.es
- Francisco Perfectti. Departamento de Genética. Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: fperfect@ugr.es
- Mauricio Quesada. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Apartado Postal 27-3, (Xangari), Morelia, Michoacán 58089, México. E-mail: mquesada@oikos.unam.mx
- José M. Ramírez. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Jaén, España. E-mail: ramirez@ebd.csic.es
- Nelson Ramírez. Universidad Central de Venezuela, Instituto Biología Experimental, Centro Botánica Tropical, Aptdo. 48312, Caracas 1041A, Venezuela. E-mail: nramirez@reacciun.ve
- Pedro J. Rey. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Jaén, España. E-mail: prey@ujaen.es
- Alicia N. Sérsic. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000, Córdoba, Argentina. E-mail: asersic@efn.uncor.edu
- John N. Thompson. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Santa Cruz, California 95064, USA. E-mail: thompson@biology.ucsc.edu
- Anna Traveset. Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), C/ Miquel Marqués nº 21, 07190 Esporles, Mallorca, Illes Balears, España. E-mail: atraveset@uib.es
- Alfonso Valiente Banuet. Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM, Apartado postal 70-275, México 04510, D.F., México. E-mail: avalib@gmail.com
- Diego Vázquez. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, CC 507, 5500 Mendoza, Argentina. E-mail: dvazquez@lab.cricyt.edu.ar
- Miguel Verdú. Centro de Investigación sobre Desertificación-CIDE-(CSIC/UV/GV) Apartado oficial 46470, Valencia, España. E-mail: verdu@uv.es
- Regino Zamora. Departamento de Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: rzamora@ugr.es

S E C C I Ó N

1

Aspectos
conceptuales en
interacciones
planta-animal

Introducción

Uno de los temas centrales en ecología y evolución es el relacionado con la manera en que las interacciones entre las especies surgen, se despliegan y organizan a través de los paisajes, y evolucionan sobre la biosfera. En particular, las interacciones planta-animal han proporcionado desde siempre un sustrato de estudio invaluable para la comprensión de los factores que determinan e influyen cada uno de estos fenómenos. Desde los trabajos seminales de Sprengel (1793), Darwin (1862) y Müller (1883) mucho se ha avanzado en el conocimiento de la diversidad y sutileza de tales interacciones. No obstante, a pesar de los enormes avances conceptuales y metodológicos y del amplio, aunque aún insuficiente, conocimiento de algunas interacciones particulares y ecosistemas modelo, muchas de las grandes interrogantes siguen estando presentes y desafiando a los científicos naturalistas.

La Sección I de este volumen aborda tres preguntas importantes. La primera se relaciona con la organización y estructura de los conjuntos de especies interactuantes. ¿Cómo se organizan las interacciones planta-animal?, ¿existen propiedades únicas en la estructura de las relaciones planta-animal en comparación a otras redes complejas de interacción?, ¿cuán simétrica es la fuerza con que plantas y animales interactúan? y ¿de qué manera los niveles de generalización y especialización influyen en la organización de los ensambles de especies? Durante las últimas décadas se ha acumulado una gran cantidad de información relacionada con los vínculos de interacción entre las especies. Aunque la observación que conjuntos de especies usualmente no se relacionan de manera aleatoria tiene su raíz en estudios de ecología de comunidades y competencia interespecífica, el foco contemporáneo se ha desplazado a una óptica de análisis de redes complejas desde donde se observan y caracterizan las propiedades topológicas de diversas interacciones, de las cuales las constituidas por plantas y animales es un subconjunto relevante tanto desde una perspectiva teórica como aplicada. Afortunadamente mucha de aquella información está disponible en libros, artículos científicos y bases de datos en línea, lo cual ha permitido capitalizar nuevos conceptos y síntesis informativas en diversos sistemas e interacciones. Es así como un tema recurrente en los capítulos 1-9 es la integración del conocimiento ecológico y evolutivo de las interacciones planta-animal a un contexto de redes complejas de interacción. Más específicamente, el Capítulo 1 aborda explícitamente aquella perspectiva mediante una síntesis de los recientes avances conceptuales y metodológicos en el estudio de redes complejas de interacción planta - animal. De una manera relacionada, el Capítulo 2 entrega un análisis geográficamente acotado de redes mutualistas de polinización planta - esfingidos, poniendo especial énfasis en el efecto que restricciones morfológicas imponen a la estructura de las redes. Como estas restricciones son las que permiten (o deniegan) interacciones entre las especies, es de extremo interés el comprender los determinantes ecológicos que influyen en el grado de generalización y especialización que entre ellas se establece. Esta perspectiva es adoptada en el Capítulo 3 donde se analiza el concepto de generalización y los diversos escenarios ecológicos que determinan el nivel de especificidad mostrado por las especies. Estos niveles de dependencia no son necesariamente estáticos sino que dependen de un gran número de factores, los cuales recién comenzamos a entender.

Una segunda gran pregunta abordada en la Sección I se relaciona con el potencial evolutivo y coevolutivo de las interacciones planta - animal. Las interacciones que actualmente se establecen entre las especies no son el simple resultado de ajustes contingentes que ellas establecen entre sí. Además de tales efectos, las interacciones poseen organización, la cual muchas veces es consecuencia directa de las relaciones establecidas por los ancestros de las especies que existen hoy en día. De este modo, la manera en que las especies se relacionan unas con otras en el presente puede estar en gran medida determinada históricamente por las adaptaciones adquiridas por sus ancestros. Desde un punto de vista prospectivo, la historia natural de las interacciones es un aspecto crucial para comprender el valor adaptativo y el potencial evolutivo de rasgos fenotípicos claves que participan en tales interacciones. Por ende, preguntas relacionadas con la manera en que podemos capturar la selección natural y el cambio evolutivo que ocurre sobre tales fenotipos es extremadamente relevante. Es así como un segundo conjunto de preguntas relacionado con la perspectiva evolutiva a las interacciones planta - animal es abordado con distinto énfasis por los capítulos de esta Sección. ¿De qué manera ocurre la selección natural sobre los fenotipos relevantes para las interacciones?, ¿cuál es la relación entre los aspectos demográficos y evolutivos de las poblaciones?, ¿varían los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal cuando éstas son analizadas a mayor escala? El Capítulo 4 disecta los coeficientes de selección natural publicados en la literatura en un intento por caracterizar la fuerza y forma de la selección impuesta por distintos grupos de polinizadores sobre diversos componentes del fenotipo floral. El impacto selectivo impuesto por los animales sobre las plantas, sin embargo, puede ser modulado o incluso anulado por el efecto de otras especies coexistentes en las comunidades locales. Si bien cada especie interactuante puede ejercer un efecto en la reproducción y supervivencia de la especie receptora, es el resultado neto del conjunto total de interacciones experimentado a lo largo de la vida de los organismos lo que es relevante para su evolución y persistencia poblacional. El Capítulo 5 aborda esta perspectiva presentando un conjunto robusto de metodologías que permiten no sólo estimar parámetros indicadores de la expansión o compresión numérica de las poblaciones a lo largo del tiempo sino también parámetros relacionados con el potencial evolutivo de las poblaciones. Sin embargo, las poblaciones, que es donde ocurre el cambio evolutivo, no son unidades cerradas. Por el contrario, son unidades que se interconectan entre sí a través de los paisajes mediante flujos genéticos variables, generando mosaicos complejos de evolución recíproca a escala regional o geográfica. La heterogeneidad espacial ya no es vista como un ruido ambiental sino como una propiedad inherente al escenario en que ocurre la evolución y coevolución en la naturaleza. Esta aproximación se sustenta en recientes perspectivas que enfatizan la necesidad de adoptar una aproximación de mayor escala que la poblacional al estudio del cambio evolutivo (Thompson 1994, 2005). El Capítulo 6 efectúa una revisión de conceptos relacionados con esta perspectiva y al mismo tiempo propone potenciales vínculos con la teoría de redes complejas de interacción, probablemente una de las avenidas excitantes de investigación en el futuro.

La tercera pregunta importante en la Sección I se relaciona con la escala apropiada y relevante para el estudio de las interacciones planta-animal. ¿Qué información adicional obtenemos al desplazar nuestro foco de estudio desde una escala a otra?, ¿es importante el aislamiento geográfico y la historia filogenética de los grupos para la

organización de las interacciones planta-animal? De alguna manera, la mayor parte de los capítulos de esta sección abordan implícitamente estas preguntas. Sin embargo, los capítulos 7-9 introducen explícitamente una perspectiva de escala al estudio de las interacciones. Sin embargo, gran parte del avance en aquella dirección será contingente al conocimiento que tengamos de la dependencia de escala de los distintos fenómenos ecológicos. ¿Son los resultados demográficos y evolutivos de las interacciones escala-invariantes o dependen de la escala en la que se efectúan los análisis? Este tipo de información es crucial para comprender la manera en que los resultados de las interacciones se propagan a mayores escalas. Actualmente se están desarrollando una serie de conceptos y métodos dirigidos a cuantificar acoplamientos espaciales y temporales entre consumidores y recursos a distintas escalas así como los efectos pluriescalares de las propias interacciones. El Capítulo 7 analiza en detalle tales avances e ilustra mediante una serie de ejemplos los conceptos más importantes en esta perspectiva. Una de las propiedades importantes del fenómeno de escalamiento espacial es que a medida que incrementa la escala de análisis, eventualmente emergen discontinuidades importantes entre distintos dominios. En las interacciones planta-animal, tales discontinuidades se expresan en abruptos cambios en la composición y riqueza de la flora y fauna, las que presentan propiedades muy peculiares respecto a otras regiones comparables aunque con poblaciones más continuas a través de los paisajes. El fenómeno de insularidad es muy singular ya que tanto las especies como las interacciones planta-animal suelen ser muy diferentes a aquellas observadas en los ecosistemas continentales. Además de poseer altos niveles de edemismo, las biotas insulares difieren en una serie de otros atributos de las biotas continentales. Aunque esta observación ya capturó poderosamente la atención de naturalistas del siglo XIX, estudios relacionados con la manera en que los ensambles de especies planta-animal surgen y se organizan se han iniciado sólo recientemente. En particular, las interacciones mutualistas de polinización y dispersión de semillas proveen un material invaluable para el estudio comparativo entre islas y continentes. El Capítulo 8 proporciona una síntesis de gran parte de la información ecológica y evolutiva disponible en la actualidad y ejemplifica mediante casos concretos la especial sensibilidad de las interacciones mutualistas insulares a escenarios de pérdida de biodiversidad y disrupción de interacciones. Las interacciones de facilitación, sin embargo, no sólo incluyen polinización y dispersión de semillas, sino también relaciones planta-planta. Recientemente se ha descrito que gran parte de la estructuración de las comunidades locales estaría determinada por relaciones planta-planta con una larga historia de facilitación de los linajes. Estas interacciones proveerían indirectamente el material sobre el cual se construirían las interacciones planta-animal. El capítulo 9 de esta sección desarrolla los aspectos conceptuales más relevantes de esta reciente perspectiva ilustrando con una serie de ejemplos los principales efectos de la estructura filogenética de las comunidades sobre la coexistencia de especies y el potencial de esta aproximación para conservación y restauración.

Globalmente, los capítulos de esta sección abordan la mayoría de los conceptos relevantes en ecología y evolución de interacciones planta-animal. Sin duda habrá otros tópicos importantes por desarrollar en el futuro. Sin embargo, las preguntas cubiertas a continuación por los autores son de suficiente amplitud y profundidad como para representar en gran medida el conocimiento existente así como para indicar los vacíos pendientes de llenar en futuras investigaciones.

CAPÍTULO 1

Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal

PEDRO JORDANO, DIEGO VÁZQUEZ Y JORDI BASCOMPTE

1.1. Introducción

Las interacciones de mutualismo constituyen la base para el funcionamiento de muchos ecosistemas, dado que de ellas depende gran parte de la reproducción y reclutamiento exitosos de muchas especies de plantas. Además, gran número de especies animales dependen estrechamente de los recursos que las plantas proveen alrededor de sus estructuras reproductivas (flores, frutos, etc.) (Levey *et al.*, 2002, Waser y Ollerton 2006). Sería difícil imaginar cómo funcionaría un bosque tropical o un matorral mediterráneo si careciese de las interacciones mutualistas de las que depende la polinización y la dispersión de las semillas. En estos hábitats, más de un 60%, y hasta un 95%, de las especies leñosas dependen de los animales para su reproducción exitosa (Jordano 2000). Por lo tanto, estas interacciones sustentan la biodiversidad y funcionalidad de las comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre (Thompson 2006).

Cuando analizamos las interacciones de animales y plantas en una comunidad, procedemos de forma similar a cuando muestreamos especies para caracterizar la diversidad (Magurran 1988). Esto es, acumulamos observaciones que nos permiten registrar las especies animales con las que interactúa cada especie de planta y viceversa. Idealmente obtenemos una representación, enumeración, o catálogo de las interacciones que podemos observar en una comunidad determinada. A pesar, de que los estudios de interacciones a nivel comunitario no son infrecuentes (Jordano *et al.*, 2003), aún estamos lejos de comprender cómo la coevolución funciona en interacciones caracterizadas por una alta diversidad y baja especificidad, especialmente cuando nos referimos a interacciones entre especies de vida libre tales como plantas y sus polinizadores, dispersores de semillas, herbívoros, etc. (Thompson 2005). Aunque algunos trabajos pioneros ya caracterizaron algunos patrones de interacción en este tipo de ensamblajes de especies (e.g., Schemske 1983, Jordano 1987, Fonseca y John 1996), sólo en años recientes se ha iniciado un programa de investigación explícitamente enfocado a su estudio dentro una aproximación transdisciplinaria de redes complejas (Jordano, 1987; Müller *et al.*, 1999; Memmott y Waser, 2002; Jordano *et al.*, 2003; Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2003; Bascompte *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006; Vázquez y Aizen, 2004; Vázquez, 2005; Vázquez y Aizen, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2006; Bascompte y Jordano, 2007).

El enfoque de redes complejas al estudio de interacciones ecológicas megadiversas ofrece herramientas integradoras de diferentes campos del conocimiento. Parte de una suposición simple: no podremos comprender el funcionamiento de sistemas megadiversos centrándonos en el estudio de especies aisladas, ya que el comportamiento

de todo el sistema muestra propiedades más allá de la suma de sus partes. Estas son cuestiones muy relevantes no sólo en ecología de las interacciones planta-animal, sino en cuestiones mucho más generales que se refieren a la evolución, funcionamiento y estabilidad de los sistemas biológicos complejos (Solé y Bascompte 2006, Levin 2006). Los sistemas complejos se caracterizan por estar formados por múltiples partes que interactúan entre sí, frecuentemente con la complejidad adicional de hacerlo a múltiples niveles. Uno de los retos conceptuales de la ecología y evolución es comprender cómo funcionan estos sistemas y cuál es su robustez a las alteraciones.

En este capítulo pretendemos trazar una introducción al estudio de las redes de interacciones mutualistas planta-animal, presentando una visión sencilla y amplia de los enfoques metodológicos y preguntas centrales que se han abordado en años recientes. Otras revisiones generales sobre redes en ecología incluyen Newman (2003), Proulx *et al.* (2005), Bascompte y Jordano (2006), Jordano *et al.* (2006), Montoya *et al.* (2006), May (2006), Bascompte y Jordano (2007). Discutimos también las perspectivas de su estudio para comprender cómo funcionan los procesos de coevolución en estos ensamblajes de especies caracterizados por su baja especificidad y elevada diversidad de interacciones, y cómo todo ello repercute en aspectos clave de su conservación.

1.2. Representación de las interacciones

Matrices de interacción y su representación

Podemos representar un patrón complejo de interacciones por medio de una matriz (Tabla 1.1). Los vectores fila representan especies de animales (polinizadores o frugívoros); los vectores columna representan plantas (con flores o con frutos carnosos). Para cada especie animal podemos mantener un registro de las especies de plantas con las que ella interactúa: si la especie frugívora F_1 consume frutos de la planta P_1 , entonces $\alpha_{11} = 1$. Para las interacciones no registradas tendremos $\alpha_{ij} = 0$. De igual forma podemos proceder para las plantas. Estas matrices, como veremos más adelante, pueden contener información cuantitativa, es decir, sobre el número de interacciones además de su presencia o ausencia.

En la pequeña matriz de nuestro ejemplo (Tabla 1.1) encontramos $S = 11$ especies que interactúan, lo cual supone un máximo posible de $F \times P = 4 \times 7 = 28$ interacciones entre F especies de frugívoros y P especies de plantas. Sin embargo, encontramos sólo 15 censadas, $I = 15$ interacciones: el frugívoro F_1 consume la especie de fruto P_2 pero no la especie P_6 . En general, observamos sólo una fracción de las interacciones que pueden

Tabla 1.1. Ejemplo de una matriz de interacciones para una comunidad consistente en $F = 7$ especies frugívoras y $P = 4$ especies de plantas. Los elementos a_{ij} indican si existe ($\alpha_{ij} \neq 0$) o no ($\alpha_{ij} = 0$) interacción de las especies i y j .

Se registran 16 interacciones de las 28 posibles.

	P1	P2	P2	P4	P5	P6	P7
F1	1	1	1	1	1	0	1
F2	1	1	0	1	1	1	0
F3	1	1	1	0	0	0	0
F4	0	1	1	0	0	0	0

ocurrir. La Tabla 1.2 muestra una matriz de interacciones real en una comunidad de frugívoros y plantas con fruto carnoso en el suroeste de España (Nava de las Correhuelas, P. Jordano, inédito). Por tanto, una red de interacciones planta-animal, G , puede ser definida por una matriz de adyacencia R (Ecuación 1.1):

$$R = [\alpha_{ij}]^{A \times P} \quad \text{Ecuación 1.1}$$

que describe las interacciones tróficas y reproductivas entre el conjunto de A especies de animales y P especies de plantas (e.g., polinizadores o dispersores de las semillas) en un hábitat bien definido, tal y como se ilustró en la Tabla 1.1. De esta forma, los elementos de la matriz indican la presencia-ausencia de interacción en la red G (Ecuación 1.2):

$$\alpha_{ij} = \begin{cases} 1, & v_i v_j \in (G) \\ 0, & v_i v_j \notin (G) \end{cases} \quad \text{Ecuación 1.2}$$

donde, v_i y v_j son dos nodos cualquiera del conjunto de especies de animales y plantas, respectivamente y $v_i v_j \in (G)$ indica la existencia de la interacción entre las especies i y j . Es decir, los elementos α_{ij} indican si se observa la interacción de la especie de animal i con la especie de planta j , tomando un valor de 1 cuando hemos registrado al menos una interacción entre las especies i y j y 0 cuando no hemos registrado interacciones entre i y j . Por tanto, la matriz de interacciones R tiene I interacciones, con k_i o k_j interacciones/especie de animal o planta, respectivamente. Estos valores se denominan el *grado* de cada nodo y en las matrices de interacción planta-animal indican la generalización-especialización de cada especie.

Incluso en comunidades muestreadas con un buen esfuerzo y para las cuales disponemos de una buena base de datos, típicamente registramos sólo una pequeña fracción de las interacciones posibles (Tabla 1.2).

La fracción de interacciones registradas respecto al total posible es una variable característica de cada comunidad que define la conectancia, C (Ecuación 1.3):

$$C = \frac{I}{P \times A} \quad \text{Ecuación 1.3}$$

donde I es el número total de interacciones observadas.

A medida que incrementa la riqueza de especies de una comunidad ($P + A$), incrementa también el número de interacciones registradas, I , (Figura 1.1A). No obstante, la conectancia disminuye exponencialmente (Figura 1.1B) (Jordano, 1987). Muy frecuentemente la conectancia es baja, y las matrices de interacción son matrices dispersas, con una baja frecuencia de elementos no-nulos (Tabla 1.2). Este es un patrón muy general en redes ecológicas de especies que interactúan: redes tróficas, redes de mutualismos, interacciones parásito-hospedador, etc. (Cohen, 1978; Dunne *et al.*, 2002a; Pimm, 2002).

Tabla 1.2. Matriz de interacciones para Nava Correhuelas (SE España), una comunidad de plantas con fruto carnoso y frugívoros con $F = 33$ especies frugívoras (filas) y $P = 25$ especies de plantas (columnas). $I = 155$ interacciones (elementos $\alpha_{ij} \neq 0$). La fila y columna marginales indican el número de interacciones registradas para cada especie (en negrita). Nótese que para su presentación, la matriz se ha traspuesto respecto a la representada en el Tabla 1.1.

1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	16
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	14
1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	13
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	7
1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	7
1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
26	22	14	9	9	9	8	9	7	5	5	5	4	3	3	3	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	156

Muestreando interacciones

Una buena representación de las interacciones que ocurren en una comunidad proviene, al igual que una buena representación de las especies que la componen, de un muestreo robusto, suficiente y bien diseñado. La gran mayoría de las matrices de interacción de las que disponemos (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Vázquez, 2005; Bascompte *et al.*, 2006; Guimarães *et al.*, 2006) provienen de muestreos focalizados en las plantas (Vázquez *et al.*, 2005), en los cuales se registran visitas e interacciones en individuos seleccionados de acuerdo a un patrón determinado (e.g., al azar, estratificadamente, etc.) y se acumulan horas de observación registrando las interacciones. Son muestreos que podríamos denominar “fitocéntricos”, pues las interacciones se registran para las plantas, es decir, ilustran el “muestreo” que las plantas individuales dentro de una población en un área concreta están efectuando sobre el conjunto de animales “disponibles”. Otros

muestreos, menos frecuentes, son “zoocéntricos”, derivados del estudio de los animales y de sus patrones de utilización de las plantas. Por ejemplo, los estudios de composición de la dieta de vertebrados frugívoros frecuentemente proporcionan matrices de interacción obtenidas a partir de muestreos de animales (e.g., con

redes de neblina u observación directa). A menudo estos estudios son incompletos, al no incluir todas las especies de una comunidad y centrarse en subcomunidades o subredes (Jordano 1987, Forup y Memmott 2005). En cualquier caso, ambas aproximaciones requieren el muestreo reiterado de interacciones, que se van acumulando hasta obtener una representación robusta de la matriz de interacción. Por representación robusta entendemos aquí aquella que no será alterada significativamente al incrementar el esfuerzo de muestreo; es decir, si se aumenta el número de horas de observación no se añadirán – o se añadirán muy pocas – interacciones nuevas.

¿Cuán robusto es un muestreo de una matriz de interacción? La única forma de aproximarnos a este problema es análoga a la que tenemos en el caso de muestreos de diversidad de especies de una comunidad: análisis de rarefacción y curvas de esfuerzo de muestreo (Magurran 1988, Gotelli y Colwell 2001). La matriz de interacción (Tabla 1.1) debe ser vectorizada, obteniendo así todas las posibles interacciones especie - especie que podemos registrar entre plantas y animales. Una matriz de F especies de frugívoros y P especies de plantas resultará en un vector columna con $F * P$ filas, cada una combinando una especie animal y una especie de planta cuya interacción puede ser registrada. En la Figura 1.2A, por ejemplo, se han acumulado 8 muestreos, en cada uno de los cuales se pueden registrar diferentes interacciones. La tarea del investigador es acumular horas de observación, muestreo, registro, etc., suficientes como para caracterizar de forma robusta la matriz. Esto es, que la matriz observada sea una caracterización fidedigna de las interacciones que realmente se dan en la comunidad estudiada. La curva acumulada de interacciones registradas (Figura 1.2B) es análoga a la que obtenemos en muestreos de diversidad de especies. En este caso, no obstante, las interacciones de pares de especies son las nuevas especies que hemos de cuantificar (Figura 1.2A). Estas curvas acumuladas de interacciones pueden estimarse bien en función del incremento del número de individuos (registros de interacción) muestreados, bien en función del incremento en el número de muestras obtenidas (períodos de observación acumulados) (Gotelli y Colwell, 2001).

Otra alternativa, en caso de no disponer de los datos brutos de campo especificados inventario a inventario, es submuestrear la matriz de interacciones (Jordano, 1987; Blüthgen *et al.*, 2006). Se simula una intensidad de muestreo decreciente para investigar cómo el esfuerzo de muestreo afecta la estimación de los índices de especialización. Por ejemplo, de un total de $N = 5.000$ interacciones registradas en un estudio de una red, se pueden extraer aleatoriamente grupos de ellas (e.g., de 10 en 10) y estimar los parámetros que caracterizan la red. El patrón observado se puede comparar con un modelo

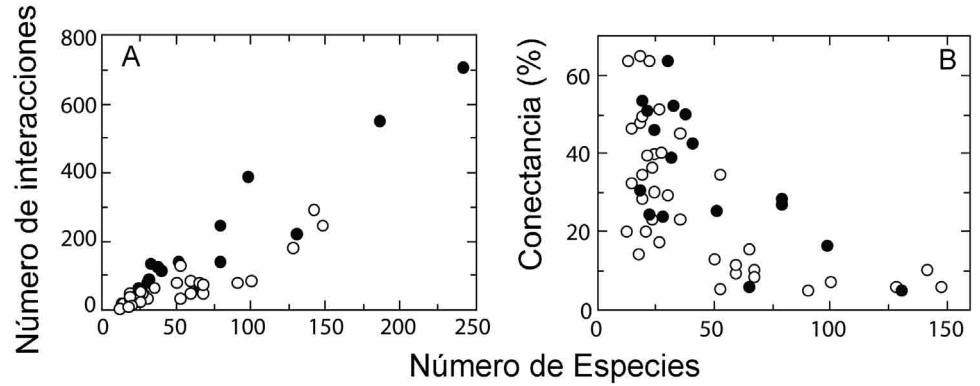


Figura 1.1 Relación entre el número de especies en una comunidad (total de especies, plantas más animales, $S = P + A$) y el número de interacciones observado (A) y la conectancia (B). La conectancia representa el porcentaje de interacciones observado respecto al total posible ($M = P * A$). Puntos negros, redes de frugivoría; puntos blancos, redes de polinización.

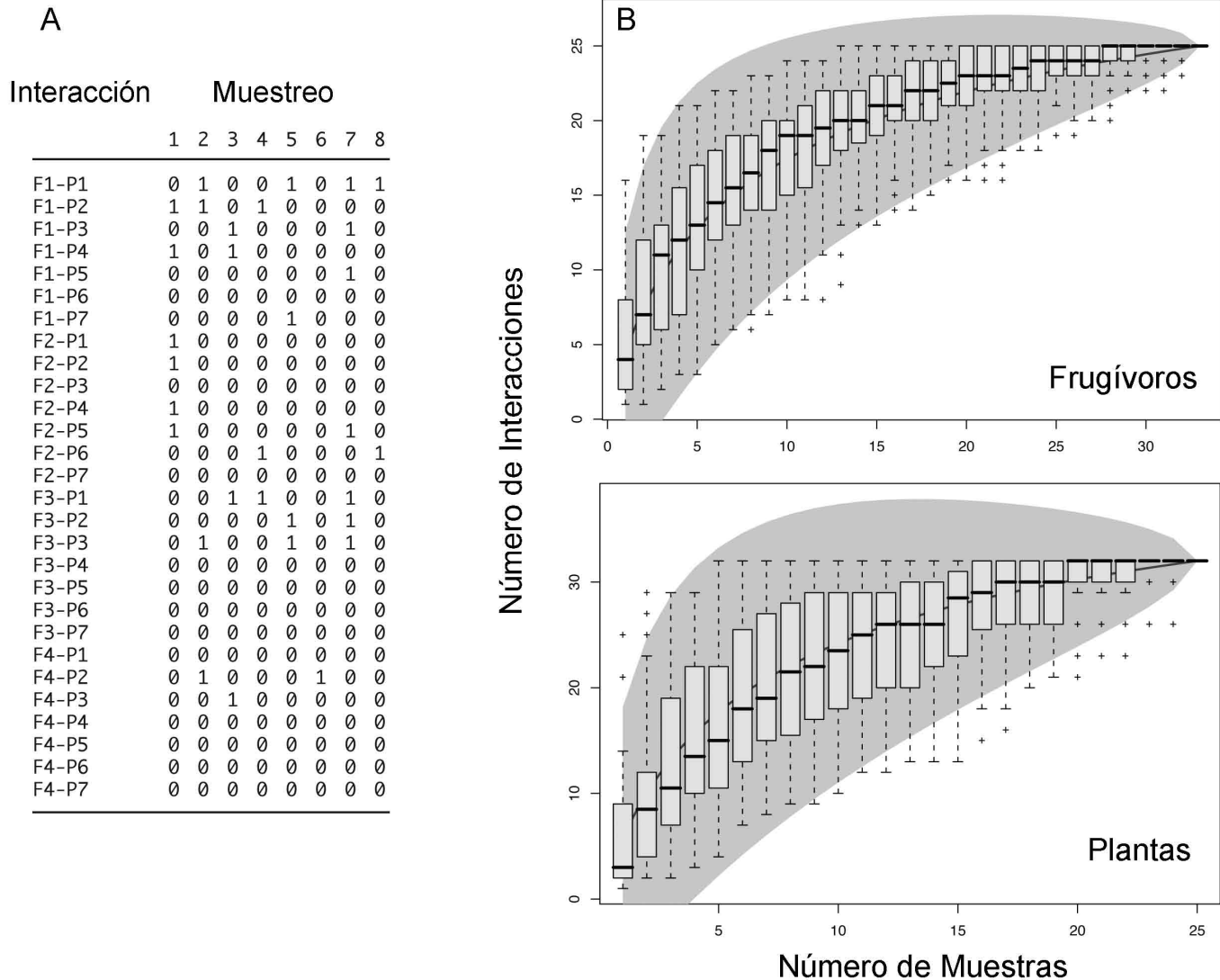


Figura 1.2. Matriz de interacciones y su representación vectorial para un análisis del esfuerzo de muestreo. Una matriz de tamaño $S = P * A$ (Tabla 1.1) da lugar a una representación vectorizada de la misma (A) que tiene $P * A$ filas. Este vector ilustra todas las interacciones que podemos registrar entre cada par de especies. En una tabla de datos podemos incluir sucesivas columnas que indiquen días de muestreo, horas de observación, muestras examinadas, etc., de forma que podemos obtener una curva acumulada de interacciones registradas en función del incremento en esfuerzo de muestreo. (B) Curvas acumuladas de interacciones registradas en función de incrementos en esfuerzo de muestreo (días de observación) para las especies de frugívoros y de plantas con fruto carnoso en Nava de las Correhuelas (Sierra de Cazorla, Jaén, sureste España). El área sombreada ilustra el intervalo de confianza para el número de interacciones registradas tras una intensidad de muestreo determinado, y los boxplots indican la media, desviación típica y rango para los conjuntos de plantas y animales.

nulo en el cual se hayan generado matrices de tamaño creciente con pares de especies que interaccionan aleatoriamente, partiendo de la base que la frecuencia de interacción sigue una distribución lognormal (Blüthgen *et al.*, 2006). Recientemente Vázquez y Aizen (2006) han utilizado submuestreos de la matriz de interacciones cuantitativa para evaluar si la relación positiva observada entre número de interacciones/especie y frecuencia de interacción es resultado de artefactos de muestreo. Ellos indican que la relación observada es robusta a variaciones en la intensidad y esfuerzo de muestreo.

Los muestreos de redes o subredes son razonablemente robustos (Jordano 1987, y referencias allí citadas) (Basilio *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006), aunque no se han llevado a cabo estudios detallados de robustez a variaciones ligeras del área muestreada o en relación a variación estacional (véase no obstante Basilio *et al.*, 2006). Es también infrecuente que los trabajos documenten los datos adecuados para valorar el esfuerzo de muestreo y su robustez para los objetivos abordados. Por otra parte, aún desconocemos cuáles, si los hay, son los sesgos intrínsecos a muestreos fitocéntricos o zoocéntricos de estas comunidades, e.g., ¿hasta qué punto estarán sesgadas las estimaciones de conectividad para uno u otro de los conjuntos de especies si realizamos un tipo de muestreo u otro?

Tipos de redes

Las matrices de interacción pueden ser representadas gráficamente como una red. Estas representaciones ayudan no sólo a visualizar la red completa, sino que proveen herramientas de búsqueda de patrones que resultan de gran utilidad. Una red es un conjunto de dos tipos de elementos: nodos o vértices y los enlaces entre ellos. Además, pueden existir otras estructuras como subredes o cliques, que son subconjuntos definidos de nodos (Figura 1.3). Existen dos tipos diferentes de redes que pueden representarse con distintos tipos de grafos: redes unipartitas o uni-modales (*one-mode networks*), ya que los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red, y redes bipartitas o bi-modales (*two-mode networks*). Ambas, a su vez, pueden ser redes no dirigidas (o simples) y redes dirigidas (Figura 1.3). Las redes no dirigidas y dirigidas sólo difieren por el hecho de que estas últimas contienen información del flujo y dirección de la interacción. Por ejemplo, la mayor parte de las redes tróficas se pueden caracterizar por la dirección de transferencia de energía (de presa a depredador). Las redes bipartitas ilustran las conexiones entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre nodos del mismo grupo (Borgatti y Everett, 1997; Newman *et al.*, 2006). Estas re-

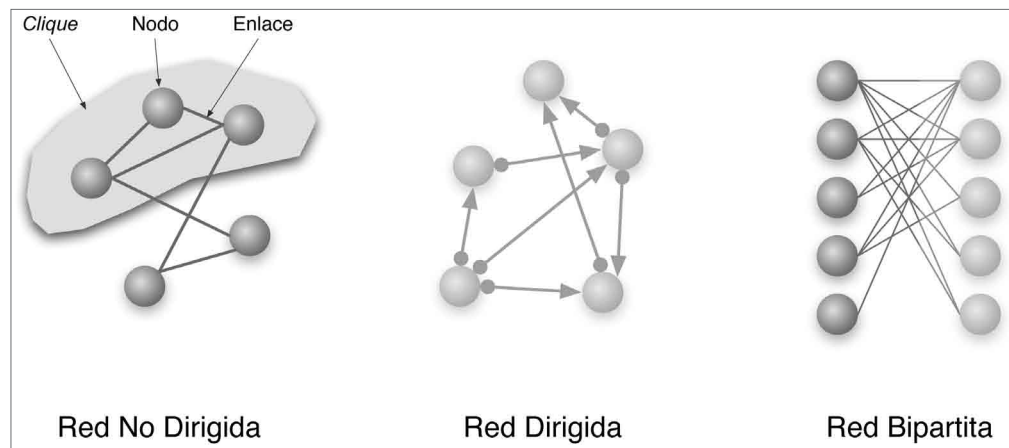


Figura 1.3. Tipos de redes. Los nodos son los elementos de la red, conectados por enlaces que pueden o no contener información acerca de la dirección de transferencia entre nodos (e.g., transferencia de energía). Las redes bipartitas están compuestas por dos grupos de nodos y los enlaces se establecen sólo entre nodos de los dos conjuntos diferentes. En cualquiera de estas redes los enlaces pueden contener información acerca de la intensidad de la transferencia, siendo entonces redes cuantitativas o ponderadas. Los grupos de nodos más conectados entre sí que con el resto de los nodos se denominan cliques o subredes.

des son la representación gráfica de una matriz de adyacencia como la que se ilustra en la Tabla 1.1. Por otra parte, cualquiera de estas redes puede ser una red cuantitativa o ponderada si, además de la información sobre presencia-ausencia de los enlaces, la red contiene información cuantitativa sobre la intensidad de los enlaces (Newman, 2004). Por ejemplo, la intensidad de tráfico aéreo entre aeropuertos, el valor de las transacciones comerciales entre países, y la cantidad de energía transferida en interacciones de una red trófica.

Desde una perspectiva matemática, las redes de interacción planta-animal son redes bipartitas, o bi-modales que consisten en dos conjuntos distintos de nodos (especies): plantas y animales. Este tipo de representación bipartita es muy adecuada, ya que ilustra el patrón de reciprocidad de interacciones inherente a procesos coevolutivos como los que pretendemos estudiar (Bascompte y Jordano, 2007), también es útil en el estudio de interacciones parásito-hospedador, planta-hormiga (Guimarães *et al.*, 2006), interacciones simbióticas de limpieza, etc. (Poulin y Valtonen, 2001; Guimarães *et al.*, 2007; Selva y Fortuna, 2007). Las redes bipartitas tienen un uso amplio en otros campos, como en sociología, donde se denominan redes de afiliación ya que representan las relaciones entre individuos que están afiliados a grupos o actividades. Obviamente podemos construir dos representaciones uni-modales de una red bipartita que ilustrarían, por ejemplo, el patrón de uso de flores por la comunidad de polinizadores y el patrón de polinizadores compartidos por las especies de flores (Olesen *et al.*, 2006).

No conocemos estudios explícitos de redes dirigidas en el caso de interacciones mutualistas, aunque los análisis de redes cuantitativas implícitamente contienen esta información (Bascompte *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006; Bascompte y Jordano, 2007). En el caso de la representación dirigida de una red bipartita, no obstante, hemos de tener en cuenta que cada interacción implica reciprocidad y por tanto bi-direccionalidad de los efectos. Es decir, para representar la dirección en estas redes precisaremos de dos vectores, como veremos más adelante.

Conectividad y grado: la especificidad de las interacciones

Llamamos topología de la red de interacciones a la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, esto es, la distribución del grado, k , o del número de interacciones por especie. Examinar la topología de la red es interesante por varias razones. En primer lugar, muchos estudios recientes de redes complejas han mostrado que la distribución de enlaces en redes reales difiere mucho de la que cabría esperar si las redes se hubiesen generado por procesos aleatorios, es decir, difieren significativamente de redes aleatorias y muestran pautas invariantes de conectividad. En segundo lugar, estas propiedades guardan relación con aspectos de su dinámica, tales como cuán sensibles son a la pérdida de nodos, o cómo se enlazan los nuevos nodos que entran a formar parte de la red.

Una red construida de acuerdo a un procedimiento aleatorio muestra un número de enlaces/nodo característico: no hay demasiados nodos poco conectados y no existen nodos hiper-conectados, de manera que la mayor parte de los nodos tienen un número característico de conexiones, esto es, la red tiene una escala característica que viene dada por el número medio de conexiones/nodo, $\langle k \rangle$. Si representamos la distribución de frecuencias de k obtenemos una curva normal, caracterizada por su media, $\langle k \rangle$.

Sin embargo, la distribución de conectividad o grado en redes complejas reales difiere de este patrón (Barabási y Albert, 1999; Amaral *et al.*, 2000; Strogatz, 2001; Albert y Barabási, 2002; Stumpf *et al.*, 2005a; Montoya *et al.*, 2006; Newman *et al.*, 2006). Encontramos una alta frecuencia de nodos con muy pocos enlaces y también nodos super-enlazados, los *hubs*, que no existen en las redes aleatorias. La distribución de frecuencias de k es libre de escala porque no hay una escala característica que las defina, como ocurre en las redes aleatorias. De igual modo, en redes de interacciones planta-animal encontramos también un patrón fuertemente leptocúrtico en la distribución de frecuencias de k (Figura 1.4), con numerosas especies que tienen pocas interacciones y muy pocas que tienen muchas. En una red bipartita podemos obtener dos distribuciones de k , la de valores k_i para los animales y la de k_j para las plantas. Estudios recientes han mostrado que las distribuciones de k para diferentes comunidades en diferentes ambientes y tanto para redes de polinización como de dispersión de semillas siguen pautas similares, caracterizadas por una distribución de frecuencias que se aproxima a una ley de potencia (*power-law*) (Ecuación 1.4) (Jordano *et al.*, 2003):

$$P(k) \propto k^{-\gamma} \tag{Ecuación 1.4}$$

Polinizadores Plantas

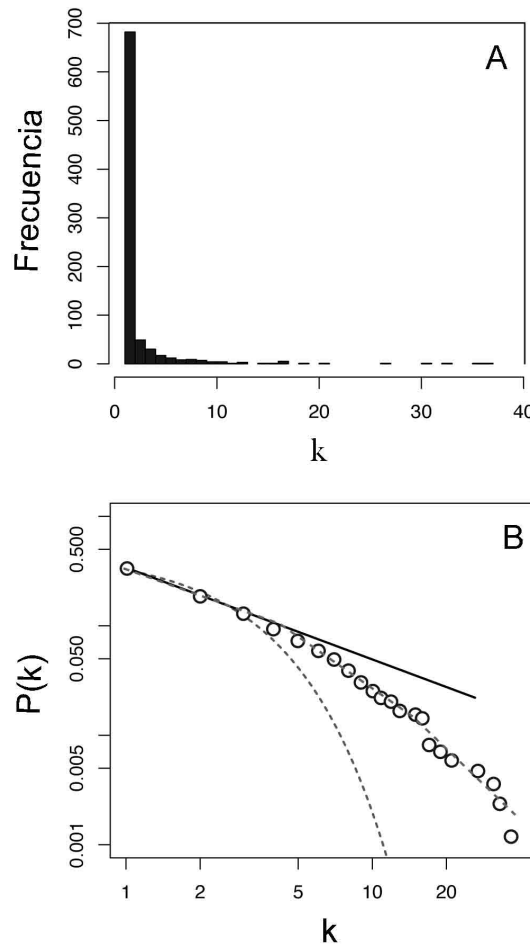


Figura 1.4. Red bipartita que ilustra las interacciones entre un conjunto de especies de plantas y sus polinizadores en Japón (Inoue *et al.*, 1990), con las especies ordenadas a lo largo de los dos ejes verticales en función del número decreciente de interacciones. (A), distribución de frecuencia del número de interacciones por especie o “grado” (k) para el conjunto de polinizadores. Nótese el sesgo de la distribución, con numerosas especies con muy pocas interacciones y muy pocas especies altamente conectadas. (B) Distribución de probabilidad ($P(k)$) de nodos (especies) con k interacciones, correspondiente al panel (A). Nótese la escala log en los ejes. Las líneas representan los ajustes a diferentes tipos de distribuciones teóricas: negro, ley de potencia (*power-law*) ($P(k) \propto k^{-\gamma}$); segmentada, ley de potencia truncada ($P(k) \propto k^{-\gamma} e^{-k/k_c}$); punteada, exponencial ($P(k) \propto k^{-k}$). El ajuste a la ley de potencia cae por encima de los puntos observados por causa del alto número de especies con $k < 5$.

la cual proporciona un ajuste lineal sobre ejes log-log. O bien, en el caso de truncaje en $P(k)$, leyes de potencia truncadas (Ecuación 1.5), que es el patrón observado más frecuentemente.

$$\text{Ecuación 1.5} \quad P(k) \propto k^{-\gamma} e^{-k/k_c}$$

En estas últimas, a partir de un valor crítico de k , k_c , la frecuencia de nodos con alto valor de k es más baja que lo que cabría esperar de una ley de potencia, generando una caída exponencial en la distribución de frecuencias acumulada (Figura 1.4). La ley de potencia truncada es una distribución de escala amplia (*broad-scale*) en la que se pueden encontrar valores altos de $P(k)$, aunque no tan extremos como en una distribución libre de escala (Amaral *et al.*, 2000; Stumpf *et al.*, 2005a). Estas distribuciones revelan que la probabilidad $P(k)$ de encontrar una especie con k interacciones decae a medida que aumenta k , pero, a diferencia de lo que ocurre en redes aleatorias, la probabilidad de encontrar especies supergeneralistas no es cero (pero sigue siendo más baja que en redes de escala libre). En cualquier caso, las redes naturales de interacciones mutualistas se componen de un gran número de especies que interactúan con muy pocas especies del otro conjunto y por unas pocas especies supergeneralistas. De esta peculiaridad se derivan otras propiedades que sólo en años recientes se han empezado develar y que nos ayudan a entender la manera en que evolucionan las interacciones de mutualismo.

Desarrollos recientes basados en la teoría de la información (Blüthgen *et al.*, 2006) permiten comparar el grado de especificidad de las interacciones tanto a nivel específico de cada especie como a nivel de la red completa de interacciones, lo cual es útil para efectuar análisis comparativos y evaluar hipótesis acerca de variaciones de la generalización-especialización en diferentes ecosistemas (Waser *et al.*, 1996; Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006). Blüthgen *et al.*, (2006) propusieron una medida de diversidad de interacciones d'_i para cada especie que es análoga a una medida de amplitud de nicho clásica. Por ejemplo, se pueden comparar las distribuciones de frecuencia de los valores de d'_i entre especies. Por otra parte, la medida H_2 simplemente indica cuál es la diversidad de interacción considerando toda la matriz que representa la red bipartita (de ahí el subíndice 2), ya que usa la proporción del total de registros observados (e.g., visitas de frugívoros a plantas con fruto) que corresponde a cada interacción (Blüthgen *et al.*, 2006); valores más bajos de H_2 indican mayor especialización global de las interacciones representadas.

Estos índices requieren matrices cuantitativas, que veremos más adelante, y las posibilidades de comparación con datos cualitativos son más limitadas (Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006). Por ejemplo, se pueden comparar las pendientes γ de las distribuciones (4) ó (5), donde una menor pendiente indicaría una comunidad con un patrón de interacción más aleatorio, con menor asimetría de generalización-especialización entre las especies. Las medidas basadas en comparaciones de la conectancia C deben ser efectuadas controlando por la variación en tamaño de las redes que se comparan y del esfuerzo de muestreo (Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006).

Ecología y evolución de la conectividad

Las investigaciones recientes en mecánica estadística y teoría de redes complejas han mostrado que existen patrones similares de topología y estructura en diversos tipos de redes. Una distribución del grado que se ajuste a funciones de potencia o de potencia truncada es esperable cuando el desarrollo de la red sigue una pauta de enlace preferencial: los nuevos nodos que entran a formar parte de la red lo hacen enlazándose preferencialmente con los nodos que ya están más enlazados. Esto es, los nodos ricos en enlaces devienen más ricos aún. El algoritmo sencillo de enlace preferencial explica admirablemente bien los patrones generales que podemos encontrar en redes reales (Newman, 2003) y requiere dos ingredientes simples: 1) crecimiento (adición de nuevos nodos con el tiempo), y 2) enlace preferencial (un nuevo nodo se enlaza con nodos ya existentes en proporción al grado que éstos tienen, de modo que los nodos con más enlaces reclutan más enlaces).

Aunque las redes de interacciones mutualistas planta-animal presentan muchas similitudes con otras redes complejas, tanto bióticas como abióticas, tienen también diferencias importantes. Por ejemplo, las redes mutualistas exhiben una alta frecuencia de distribuciones de grado $P(k)$ truncadas (Jordano *et al.*, 2003), mientras que en muchos tipos de redes abióticas estas distribuciones siguen una ley de potencia. Además, hay una gran similitud topológica entre distintas redes mutualistas, que se demuestra con su fuerte agrupamiento en torno a una sencilla función de colapso que revela similitudes independientemente del tamaño de la red (Figura 3 en Jordano *et al.*, 2003). Es decir, estas redes complejas muestran propiedades compartidas con los sistemas capaces de auto-organización. Estas propiedades van más allá de la suma de las partes y su comprensión requiere del análisis de toda la red, no de nodos aislados o grupos de nodos. ¿Cuáles son las razones de estas similitudes y por qué en nuestras redes bióticas se observan estos truncamientos de la distribución $P(k)$?

En redes de interacción planta-animal podemos observar crecimiento cuando se añaden nuevas especies a la red. Esto puede ocurrir en tiempo evolutivo a medida que la diversificación de especies origina, por ejemplo, nuevos tipos de flores o frutos. También en tiempo ecológico la red crece a medida que avanza la estación y se produce la sucesión fenológica de especies en flor o en fruto, o la llegada y partida de especies de polinizadores o frugívoros que emigran. Es decir, hay una sucesión temporal de especies que interaccionan. Supongamos que una especie entra en la red. El enlace preferencial ocurre siempre que esta nueva especie tenga una probabilidad desproporcionadamente alta de interactuar con algunas especies y no con otras. Es decir, que los enlaces interespecíficos no se establezcan al azar sino de modo tal que otras especies ya conectadas devengan más conectadas aún. El enlace preferencial puede ocurrir en redes bióticas de interacciones planta-animal, por ejemplo, en función de la abundancia relativa de las especies que interaccionan. De este modo, nuevos frugívoros pueden consumir frutos de una especie determinada en proporción a su abundancia, con el resultado neto de que la variación de k entre especies estará correlacionada con la abundancia en el área. Este es un mecanismo que se ha argumentado desde hace tiempo (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003, 2006) y que simulaciones recientes (Vázquez, 2005; Vázquez y Aizen, 2003, 2004) y análisis de redes reales (Jordano y Bascompte, 2009) han puesto de manifiesto. Es decir, hay una base biológica para los patrones generales que observamos en las distribuciones de $P(k)$.

Pero ¿por qué se observan las distribuciones de $P(k)$ truncadas? ¿Qué hace que observemos menos especies supergeneralistas que lo que cabría esperar en redes construidas del modo descrito? Una respuesta posible es que existan restricciones que impidan la interacción entre ciertas especies. Si tenemos una distribución $P(k)$ de escala libre (de acuerdo con una ley de potencia) e imponemos restricciones a la probabilidad de que se establezcan nuevos enlaces, obtendremos consistentemente distribuciones de $P(k)$ truncadas, de escala amplia (*broad-scale*) (Amaral *et al.*, 2000; Stumpf *et al.*, 2005a). Disponemos de muy poca información acerca de las restricciones biológicas que imponen reglas de conexión a las especies que integran una red determinada. Las simulaciones de Vázquez (2005) muestran que modelos neutros que incorporan la frecuencia de interacción reproducen bien los patrones truncados, lo cual sugiere que la abundancia es un factor fundamental que estructura los patrones de interacción que exploramos aquí (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Burns, 2006). Por ejemplo, Stang *et al.* (2006) y Burns (2006) han mostrado que la abundancia es un buen predictor de los patrones de interacción en sistemas de polinización y dispersión de semillas, aunque la abundancia sólo explica una fracción de la varianza en el patrón de interacción y además muestra correlaciones con los parámetros de conectividad de signo y magnitud variables (Blüthgen *et al.*, 2006). Otros factores que se han esgrimido provienen de restricciones fenotípicas de las especies, relacionadas con la historia evolutiva (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Stang *et al.*, 2006). Es razonable pensar que las características específicas de cada especie limitan con cuáles otras especies es posible interactuar y que por tanto, acotan el máximo nivel de generalización que una especie que se incorpora a la red puede alcanzar. La idea es sencilla y parte de un hecho observable en cualquier red de interacciones planta-animal: no todas las interacciones posibles son realmente observables en la naturaleza.

Independientemente del esfuerzo de muestreo que usemos, siempre existirán “interacciones prohibidas” (Jordano *et al.*, 2003) que no son observables. Es decir, elementos de la matriz de interacciones $\alpha_{xy} = 0$ que son realmente ceros estructurales, imposibles de ocurrir (Figura 1.5).

La matriz de interacciones observadas y no observadas entre plantas y frugívoros en el matorral Mediterráneo de Hato Ratón (N. del Parque Nacional de Doñana, suroeste de España) (Figura 1.5) ilustra las principales causas de interacciones prohibidas (véase Jordano *et al.*, 2006; Medan *et al.*, 2006; Stang *et al.*, 2006; Cocucci *et al.*, en este volumen, para ejemplos en matrices de interacción planta-polinizador). La principal razón de la existencia de interacciones prohibidas en esta comunidad son los desajustes fenológicos: frugívoros que son migrantes trans-saharianos de larga distancia (e.g., *Sylvia borin*) no pueden interactuar con especies de plantas que fructifican en invierno. Otros desajustes son de tamaño: e.g., la pequeñez de *Sylvia undata* impide que pueda usar eficientemente los frutos más grandes. Otras interacciones prohibidas se deben a desajustes de accesibilidad, que impiden el forrajeo eficiente durante el consumo de frutos. En cualquier caso, las interacciones prohibidas son una realidad en comunidades naturales e indican limitaciones fenotípicas de las especies que pueden determinar la distribución de k . Puede ocurrir también, por ejemplo, que dos especies muy raras en una comunidad tengan intrínsecamente una baja probabilidad de interacción (MacArthur 1972), debido a que su baja abundancia puede resultar en una baja probabilidad de coincidencia espacial.

Un último factor que se ha propuesto como determinante de las distribuciones de escala amplia de $P(k)$ alude al tamaño finito de las redes. Con redes de interacción rela-

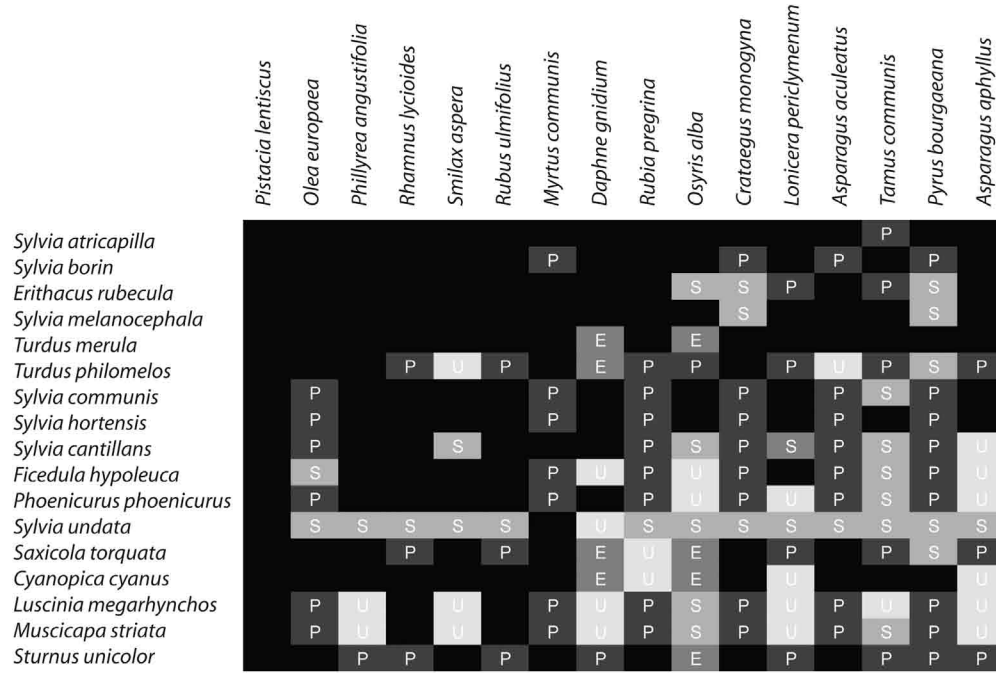


Figura 1.5. Matriz de interacciones planta-frugívoros en Hato Ratón (Parque Nacional de Doñana, vegetación de matorral Mediterráneo). Las filas son especies de frugívoros; las columnas son especies de plantas con frutos carnosos. En negro, interacciones observadas, $\alpha_{ij} = 1$. En matices de gris se codifican las interacciones no observadas, $\alpha_{ij} = 0$, con diferentes tonalidades para los distintos tipos de interacciones prohibidas. Gris oscuro (P), desajuste fenológico entre las dos especies; Gris intermedio (S), desajuste de tamaño (tamaño del fruto y anchura de la boca en las comisuras); gris (E), desajuste estructural que limita la accesibilidad (e.g., ramas demasiado finas como para soportar el peso corporal, estructura de la infrutescencia, etc.); gris claro (U), causas desconocidas (e.g., abundancia muy baja de las dos especies limita la probabilidad de interacción efectiva).

tivamente pequeñas, como son las redes ecológicas (Newman, 2003; Proulx *et al.*, 2005; Montoya *et al.*, 2006), las posibilidades de encontrar nodos hiper-conectados es baja, simplemente por limitantes del valor máximo de k . Guimarães *et al.* (2005) argumentan que el tamaño del núcleo inicial de una red y su grado de conectividad son determinantes de las caídas exponenciales y truncaje de la distribución de $P(k)$ que se observan en redes de interacción. Todas estas evidencias señalan que la estructura de las interacciones planta-animal en redes megadiversas obedece a una variedad de limitantes entre los que ocupan lugar destacado las propiedades específicas de las especies más otros que se originan a nivel de la comunidad en su conjunto.

Estructura: *nestedness* y otros patrones

Los patrones topológicos de las redes de interacción que acabamos de discutir hacen referencia sobre todo a la distribución de la conectividad, esto es, al gradiente generalización-especialización que es observable entre especies y para la red en su conjunto. Pero esta descripción no contiene información sobre la identidad de las especies. Por ejemplo, ¿tienden las especies generalistas a interactuar entre sí más que lo esperado por azar? ¿cuán recíprocas son las interacciones más especializadas? Estudios recientes han revelado también similitudes en la estructura de las redes, esto es, en la forma en que las interacciones se distribuyen en la red (e.g., si hay partes de la matriz de interacciones con mayor densidad de elementos $\alpha_{ij} = 1$). Un patrón común observado repetidamente es el de anidamiento o encajamiento (*nestedness*) (Figura 1.6) (Poulin y Valtonen, 2001; Bascompte *et al.*, 2003; Dupont *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003; Blüthgen *et al.*, 2006; Guimarães *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006; Philipp *et al.*, 2006; Stang *et al.*, 2006; Bascompte y Jordano, 2007). El patrón de interacciones encajado ocurre cuando las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas,

pero éstas interactúan también entre ellas. Ello da lugar a una marcada asimetría de la especificidad de las interacciones (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004) y a un núcleo de generalistas que interactúan entre sí además de hacerlo con los especialistas. Los especialistas interactúan con subconjuntos bien definidos de las especies con las que interactúan los generalistas (Bascompte *et al.*, 2003).

El grado de encajamiento se puede cuantificar midiendo la temperatura o grado de desorden de la matriz. Patterson y Atmar (1986) y Atmar y Patterson (1993) proponen un estadístico N que comienza reorganizando las filas y columnas de la matriz de acuerdo a un orden decreciente de k entre las especies de forma que se maximice N . Se calcula para la matriz una isoclina de N máxima (Figura 1.6).

Las ausencias de interacciones al lado izquierdo de esta isoclina o las presencias al lado derecho contribuyen a disminuir N . Estas serían interacciones “inesperadas” en una matriz perfectamente encajada y el algoritmo estima la distancia de cada una a la isoclina y la promedia. La medida resultante proporciona la temperatura T o grado de desorden de la matriz, con valores que oscilan entre 0 y 100 (Atmar y Patterson, 1993), en analogía con la temperatura de, por ejemplo, un gas. Valores próximos a 0 son indicativos de matrices muy encajadas, y los próximos a 100 indican una matriz aleatoria. Dado que nuestro objetivo es cuantificar N (el grado de orden), se define el anidamiento como (Ecuación 1.6):

$$\text{Ecuación 1.6} \quad N = \frac{100 - T}{100}$$

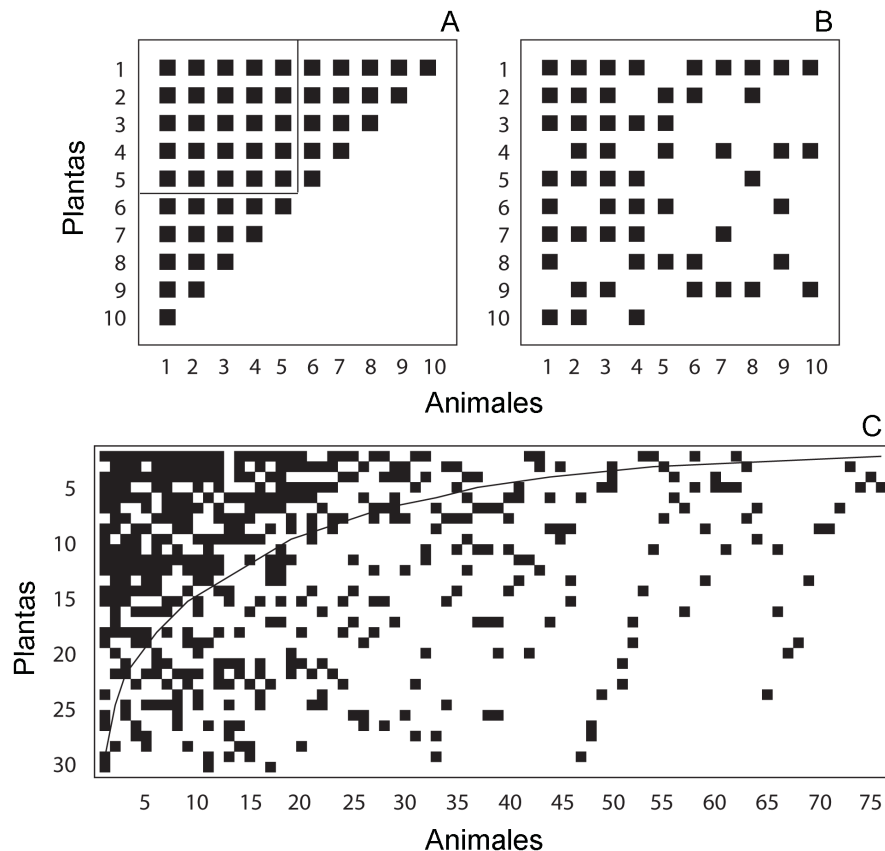


Figura 1.6. *Nestedness* en redes de interacción planta-animal. El patrón encajado implica que las especies generalistas interactúan con un amplio conjunto de especies, pero las más especialistas sólo interactúan predominantemente con las generalistas. Una matriz de interacción perfectamente encajada (A) muestra un núcleo central de generalistas y una alta cohesión, que difiere de un patrón aleatorio (B). En (C) se representa una matriz de interacción real entre polinizadores y flores en tundra ártica de Zackenberg (Groenlandia) (Elberling y Olesen, inédito). Esta matriz no es perfectamente encajada, pero se desvía significativamente de un patrón aleatorio. A, B, y C modificado de Bascompte *et al.* (2003).

donde N toma valores próximos a 1 en matrices muy encajadas. La significancia estadística de N puede evaluarse en comparación a varios modelos nulos que consideran de distinta forma tanto los valores específicos de k (marginales de la matriz de interacciones, Tabla 1.2) como el número total I de interacciones de la ecuación (1) (Atmar y Patterson, 1993; Guimarães y Guimarães, 2006).

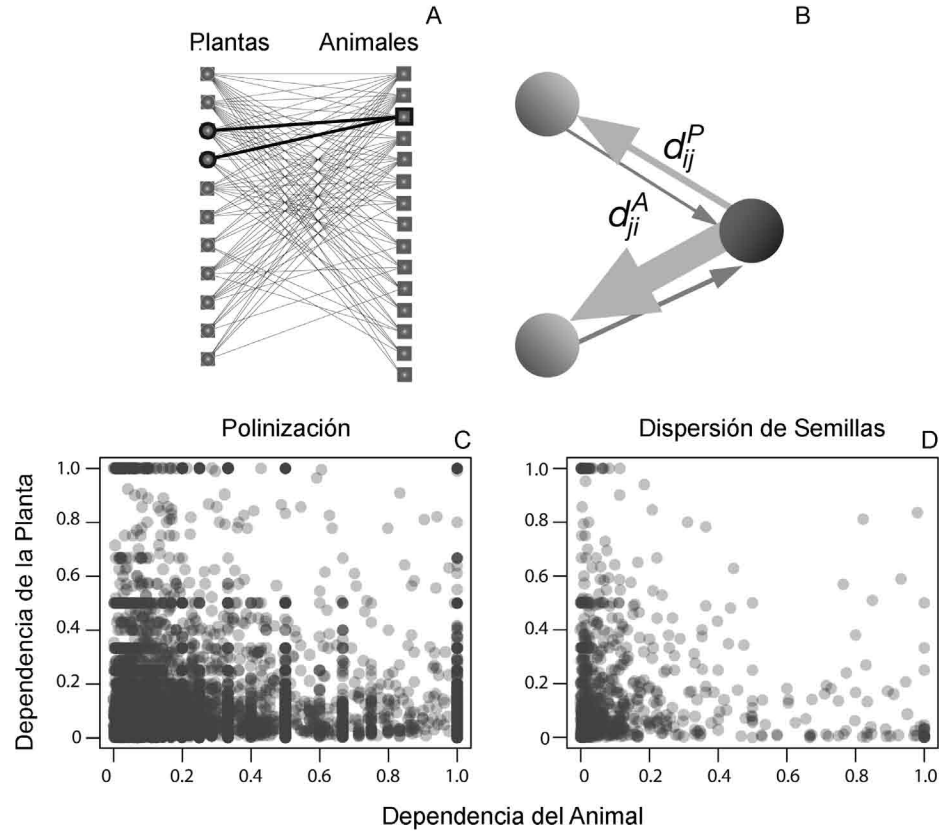
El encajamiento implica una alta cohesión de las interacciones: en una matriz perfectamente encajada no hay compartimentos o hay un número muy bajo (uno dominante y uno o dos muy limitados). A medida que nos desviamos de esta situación, podemos encontrar subconjuntos de especies que interactúan más entre sí que con el resto, apareciendo cliques o subredes o módulos. El encajamiento es una estructura posible dentro de un rango amplio de estructuras de interacción (Lewinsohn *et al.*, 2006), aunque es la prevalente en interacciones de alta diversidad entre especies de vida libre, como son las de polinización y dispersión de semillas y también en un amplio rango de interacciones ecológicas (Fonseca y Ganade, 1996; Poulin y Valtonen, 2001; Ollerton *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006; Selva y Fortuna, 2007).

El encajamiento es por lo tanto otro patrón prevalente cuya base biológica e implicaciones sólo recientemente estamos comenzando a entender (Bascompte y Jordano, 2007). El patrón encajado sugiere en primer lugar que la relevancia evolutiva de diferentes especies en la red no es homogénea: las especies del núcleo de la matriz probablemente sean más determinantes de los patrones coevolutivos en estas redes de alta diversidad, generando lo que John N. Thompson denomina vórtices coevolutivos (Thompson, 2005). Si existen grupos de especies que interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí que con otras especies de la red, es esperable que esto resulte en mayores efectos selectivos recíprocos entre las especies involucradas. Es lo que se denominan módulos o compartimentos (Guimerá y Amaral, 2005). En estas redes, la dinámica coevolutiva estaría más favorecida dentro de esos módulos, actuando como vórtices con mayor intensidad de interacciones y, por tanto, con mayor potencial coevolutivo. Estos vórtices coevolutivos son probablemente más frecuentes en redes de interacciones antagonistas, donde el patrón de generalización de las interacciones es menor que en las redes de polinización y dispersión de semillas (Lewinsohn *et al.*, 2006). Por ejemplo, las redes de interacciones mutualistas hormigas-plantas muestran un patrón bastante más estructurado en módulos o grupos de especies que interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí (Guimarães *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2007). Las evidencias más recientes, cuando se han estudiado comparativamente redes de interacción de mayor especificidad, sugieren que estos vórtices pueden funcionar como subredes que a su vez muestran una estructura encajada (Lewinsohn *et al.*, 2006). En segundo lugar, el patrón encajado podría favorecer la persistencia de especies más especializadas, a través de sus interacciones predominantes con las generalistas (Vázquez y Simberloff, 2002; Ashworth *et al.*, 2004).

Redes cuantitativas

La información de las celdas de la matriz de interacciones, α_{ij} (Tablas 1.1 y 1.2) puede contener estimaciones de la intensidad o fuerza de la interacción recíproca de las especies de planta y animal que interactúan, más allá de su mera presencia o ausencia. Cada elemento $\alpha_{ij} \neq 0$ puede tomar valores cuantitativos, de modo que a cada uno corresponderían dos valores de intensidad de interacción estimables (Figura 1.7): la

Figura 1.7. Redes de interacción con información cuantitativa (redes ponderadas o *weighted networks*). (A) Las redes cuantitativas contienen información sobre la intensidad de dependencia recíproca entre las especies. (B) Patrón de dependencia recíproca que se deriva al considerar simultáneamente las dependencias del animal y de la planta en cada interacción. Para cada interacción de la matriz $\alpha_{ij} \neq 0$ podemos obtener dos valores de dependencia, de la planta por el animal, d_{ij}^P , y la del animal por la planta, d_{ji}^A . Cada punto en (C) representa una interacción, $\alpha_{ij} \neq 0$, indicando los valores de dependencia recíproca observados. Se han acumulado todas las interacciones disponibles. Modificado de Bascompte et al. (2006).



dependencia del animal por la planta, d_{ij}^P y la dependencia de la planta por el animal, d_{ji}^A , (Figura 1.7). Obviamente las redes cuantitativas contienen mucha más información que las cualitativas (Jordano, 1987; Bascompte *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006), de forma análoga a cuando comparamos los índices de diversidad basados en riqueza de especies y aquellos que incluyen información sobre abundancia relativa. Por ejemplo, una especie frugívora que consuma frutos de dos especies en frecuencias de 98% y 2% será distinguible de otra con 50% y 50%, mientras que en una red cualitativa ambas aparecen con $\alpha_{ij} = 1$.

En redes de interacciones mutualistas nos referimos a la intensidad o fuerza de interacción como “dependencia” (Jordano, 1987) para ilustrar el hecho de que las especies que interactúan obtienen un beneficio mutuo del cual depende el resultado neto de la interacción y cuán dependiente es cada especie en esa interacción. Más genéricamente, se trata de una intensidad de interacción como la que se da en interacciones antagonistas, en las cuales no podemos hablar propiamente de dependencia recíproca. La intensidad de dependencia puede ser estimada de diversas formas, aunque el caso más general es estimarla a partir de las tasas de visita que se derivan de observaciones directas. Por ejemplo, qué proporción de todas las interacciones observadas para esa especie se producen con cada especie del otro conjunto (Figura 1.7, Ecuación 1.7):

Ecuación 1.7

$$d_{ij}^P = \frac{N_{ij}}{N_i}$$

donde N_{ij} es el número de interacciones observadas entre estas dos especies y N_i es el número total de interacciones registradas para la especie de planta i . Por ejemplo, en observaciones focales de polinizadores en plantas con flor acumulamos registros de visitas a flores por parte de las j diferentes especies de polinizadores y cuáles de ellas se producen a cada especie de planta (N_{ij}). Es decir, estaríamos estimando las proporciones de visitas a lo largo de las filas de la matriz de interacciones: ¿Qué proporción de las visitas que registramos para un polinizador se da sobre cada especie de planta? Obviamente podemos derivar d_{ij}^A de forma análoga para las especies de polinizadores, calculando valores para las columnas de la matriz; es decir, ¿qué proporción de las visitas que recibe cada especie de planta son realizadas por cada polinizador? El resultado siempre es que para cada interacción observada, $\alpha_{ij} \neq 0$, en la matriz de adyacencia (Tabla 1.1) obtendremos dos valores de dependencia, uno para el animal y otro para la planta. Los índices desarrollados por Blüthgen *et al.* (2006) basados en índices de diversidad de Shannon están fundamentados en este tipo de cuantificación, teniendo en cuenta también el total de registros $\sum N_{ij}$ para la matriz de interacciones.

Un meta-análisis reciente de datos de interacción planta-animal (Vázquez *et al.*, 2005) ha demostrado que esta información cuantitativa de frecuencia de visitas, generalmente derivada de registros fitocéntricos de la actividad de los animales, provee estimaciones robustas del efecto total de la interacción y que, por tanto es utilizable en estudios de los patrones de interacción (véase también Sahli y Conner, 2006). Es obvio que diferentes polinizadores o diferentes frugívoros varían en la calidad del resultado de la interacción con la planta, independientemente de su frecuencia de visitas (Schupp, 1993ab). Por ejemplo, el efecto de una especie frugívora no sólo depende de la cantidad de visitas a la planta con frutos, sino que también es función del número de frutos que ingiere en cada visita y, por tanto, de la cantidad de semillas que son dispersadas de forma efectiva fuera de la planta madre. Es decir, una medida integradora del efecto total derivado de una interacción mutualista entre las especies i y j requeriría no sólo cuantificar las visitas o interacciones, sino disponer también de los efectos en cada visita (e.g., número de flores efectivamente polinizadas o número de frutos ingeridos, etc.) y de sus consecuencias a largo plazo. No obstante lo anterior, las estimaciones cuantitativas basadas sólo en visitas son razonablemente robustas (Vázquez *et al.*, 2005). La razón, brevemente, es que en la mayor parte de los casos la varianza entre especies en la tasa de visita es tan elevada que las diferencias específicas son raramente compensadas por diferencias en calidad de la interacción, las que muestran una menor variabilidad interespecífica. Del mismo modo, los estudios iniciales sobre la dependencia recíproca en redes de frugivoría (Jordano, 1987) revelaron que las estimaciones para los animales son robustas independientemente de que usemos la proporción de visitas, la energía obtenida en la interacción, o la obtención de nutrientes específicos. Probablemente en redes de polinización ocurriría algo similar si derivásemos para los polinizadores las estimaciones de dependencia en términos de frecuencia de visitas o, por ejemplo, rendimiento energético o nutricional del néctar obtenido. En el caso de las plantas, las estimaciones se realizan de forma consistente a partir de datos de frecuencia de visita, complementados o no con efectos sobre fructificación (e.g., proporción de flores visitadas que dan fruto en redes de polinización, o proporción de frutos consumidos cuyas semillas son efectivamente dispersadas fuera de la planta madre en redes de frugivoría).

Independientemente del estimador usado para derivar la dependencia de la planta por el animal, d_{ji}^A y la dependencia del animal por la planta, d_{ij}^P , el muestreo ha de ser robusto e insesgado. Si trabajamos con subredes de la red completa de interacciones, obtendremos estimaciones de dependencia sólo para uno de los conjuntos de la matriz. Por ejemplo, si estudiamos las interacciones de colibríes y flores en un área determinada sólo obtendremos estimaciones adecuadas de los patrones d_{ij}^A , ya que las plantas podrían ser visitadas por otras especies de polinizadores, no sólo por los colibríes. En el caso opuesto, si estudiamos interacciones de las especies de palmeras de un área concreta con sus dispersores de semillas sólo obtendremos estimaciones adecuadas de los patrones d_{ji}^P para las palmeras, ya que los frugívoros que consumen sus frutos también pueden consumir y depender de los de otras especies. De este modo, no es posible estudiar patrones de dependencia recíproca en subredes ya que nuestras inferencias quedarán limitadas sólo a uno de los dos conjuntos que caracterizan una red bipartita. De modo análogo, propuestas recientes que sugieren estimar sólo las interacciones más importantes cuantitativamente (Kay y Schemske, 2004) darían una visión sesgada de la red, ya que los patrones de generalización-especialización que obtenemos de muestrear subconjuntos de una red compleja no son indicativos del patrón en la red completa (Stumpf *et al.*, 2005b).

1.3. Patrones y especificidad de las interacciones

¿Por qué existen similitudes tan generales en la forma, patrón y estructura de las interacciones entre especies de vida libre? ¿Hay razones biológicas para esperar estos patrones compartidos? ¿Qué consecuencias tienen estos patrones compartidos desde el punto de vista de la evolución de las interacciones y la robustez a la pérdida de especies?

En primer lugar, los patrones de conectividad de acuerdo con pautas libres de escala (*scale-free*) o de escala amplia (*broad-scale*) tienen consecuencias muy importantes para la estabilidad de la red de interacciones. Cualquier red compleja que muestre invarianza de escala en la distribución de k será probablemente un pequeño mundo (*small-world*) (Amaral *et al.*, 2000). Ello significa que, independientemente de su tamaño, complejidad o densidad de interacciones, dos nodos cualquiera de la red estarán conectados por un número muy pequeño de enlaces. Por ejemplo, las redes tróficas muestran generalmente que entre dos especies seleccionadas al azar en la red encontramos sólo 2-3 enlaces a través de especies intermedias entre ellas (Williams *et al.*, 2002). Es decir, si las redes ecológicas tienen un comportamiento de “pequeño mundo”, puede que sean muy susceptibles a efectos en cascada tras la pérdida de nodos (extinción local de especies). El hecho que muchas redes de interacción planta-animal compartan estas propiedades (Olesen *et al.*, 2006) sugiere que pueden ser especialmente frágiles a la pérdida de especies clave, es decir a aquellas especies que contribuyen desproporcionadamente a la estructura de la red al ser supergeneralistas. No obstante, la mayor parte de las redes de interacción examinadas hasta ahora muestran distribuciones de k de escala amplia, que las hace más robustas a la pérdida de especies clave (Jordano *et al.*, 2003). La truncación de la distribución de k hace que la red no muestre unas pocas especies supergeneralistas e hiperconectadas, sino un conjunto más amplio de especies moderadamente generalistas. Es decir, se trata de una estructura de interacción reveladora de cierta redundancia funcional donde los efectos en cascada originados por la pérdida de una especie clave hiperconectada se verían amortiguados.

En segundo lugar, los patrones encajados implican una alta cohesión de las interacciones y la existencia de un núcleo central de generalistas que puede tener efectos desproporcionadamente altos en la coevolución. También revela una fuerte asimetría en la especificidad de la interacción entre cualquier par de especies que seleccionemos: los generalistas interactúan entre ellos y también con los especialistas; pero los especialistas sólo suelen interactuar con generalistas y no con otros especialistas (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004; Ashworth *et al.*, 2004; Guimarães *et al.*, 2006). Paradójicamente la red incluye elementos de simetría y asimetría de la especificidad y eso confiere interesantes propiedades que ayudan a la persistencia de especies y a la robustez ante su extinción.

Por último, las condiciones de estabilidad en tiempo evolutivo de la matriz de interacciones y la persistencia de un alto número de especies están mediadas por la asimetría de las interacciones, tanto por la asimetría en especificidad de la interacción que ya hemos considerado, como por la asimetría de dependencia mutua.

Si estimamos las dependencias recíprocas que se establecen en cada interacción según la ecuación (1.7), podemos estimar cuán asimétrica es la interacción según (Ecuación 1.8):

$$AS_{ij} = \frac{|d_{ij}^P - d_{ji}^A|}{\max(d_{ij}^P, d_{ji}^A)} \quad \text{Ecuación 1.8}$$

donde d_{ij}^P y d_{ji}^A son las dependencias y $\max(d_{ij}^P, d_{ji}^A)$ se refiere al valor máximo de ambas. La asimetría de dependencia observada en redes reales (Figura 1.7) es mucho más alta de lo que cabría esperar de acuerdo a un modelo nulo (Bascompte *et al.*, 2006). Las especies especialistas dependerán estrechamente de las generalistas con las que interactúan, pero éstas no dependerán mucho de los especialistas. El análisis comparado de Bascompte *et al.* (2006) revela que cuando existe mayor simetría de dependencia estamos en presencia de una interacción débil (baja dependencia recíproca); las interacciones con elementos de dependencia fuertes están asociadas a relaciones asimétricas que, muy frecuentemente, involucran a un especialista y a un generalista. Este es un patrón con alto sentido biológico que puede originarse, por ejemplo, siempre que los efectos de la interacción guarden relación, aunque sea marginal, con la abundancia local de las especies que interactúan o cuando las características fenotípicas de una especie acoten las posibilidades de interacción a sólo unas pocas especies del otro conjunto.

Los resultados recientes de modelos dinámicos sencillos (Bascompte *et al.*, 2006) revelan que la asimetría es una propiedad que confiere estabilidad a las redes complejas de interacción planta-animal, permitiendo que un mayor número de especies coexistan gracias a su mayor robustez a las perturbaciones como pérdida de especies. La asimetría en la intensidad de interacción, que es una propiedad ubicua en estas redes complejas, puede estar causada por propiedades o atributos ecológicos de las especies, tales como abundancia en el hábitat, duración de las fenofases, etc., que son variables ecológicas que explican cuan intensa puede ser una interacción interespecífica: a mayor abundancia de un mutualista potencial, mayor tasa de visita, y mayor efecto total derivado de la interacción. Dos estudios recientes ponen de manifiesto que la abundancia es una variable clave para determinar la gran asimetría en la fuerza de interacción (Vázquez *et al.* 2007; Krishna *et al.*, 2008). El papel de las combinaciones no aleatorias de fuerzas

de interacción como elemento clave estabilizador también se ha puesto de manifiesto en redes tróficas (Neutel *et al.*, 2002; Bascompte *et al.*, 2005). Muy probablemente las interacciones de alta especificidad recíproca son las primeras en desaparecer en caso de perturbaciones que impliquen extinciones (Ollerton *et al.*, 2003), de tal modo que progresivamente se irían filtrando por pérdida hasta quedar las basadas en generalistas (Ashworth *et al.*, 2004). Ello explicaría su extrema rareza en comunidades naturales (Figura 1.7C,D), en las que las interacciones de alta especificidad recíproca muestran frecuencias extremadamente bajas ($\ll 10^{-7}$). Asimismo, es posible que este fenómeno dé cuenta de la ubicuidad de la asimetría de especificidad en las redes, lo cual se refleja en los patrones encajados.

Correlaciones ecológicas

Los análisis de patrones de interacción planta-animal en redes complejas revelan que las interacciones no se producen al azar, sino que muestran una estructura predecible. En estas interacciones entre especies de vida libre hay dos factores últimos que determinan quién interactúa con quién (Thompson, 2005). Por un lado, efectos de complementariedad de rasgos fenotípicos que afectan a la interacción, de la que se derivan consecuencias de adecuación (*fitness*); y, en segundo lugar, efectos de convergencia fenotípica entre especies sobre estos rasgos. La complementariedad de rasgos es clave en mutualismos de alta especificidad que requieren de un ajuste fenotípico preciso, base de una interacción beneficiosa recíproca con efectos positivos en *fitness* para las dos partes. Ejemplos de ello ya fueron señalados por Darwin (1862). Procesos de convergencia ecológica han favorecido mutualismos megadiversos, basados en la acumulación de especies mutualistas con un amplio rango de efectos potenciales sobre la adecuación en interacciones de amplia generalización. Por tanto, cualquier patrón de interacciones registrado en una matriz de interacción puede mostrar influencias de la evolución que ha acontecido en cada uno de los conjuntos de especies, animales y plantas, que forman parte de la red bipartita.

Sólo recientemente estamos comenzando a comprender la base evolutiva de las matrices de interacción. La idea es simple, en principio: ¿Qué fracción de la varianza en la matriz de interacción (el patrón observado de interacciones) puede explicarse por la historia evolutiva de los dos conjuntos de especies? Dicho de otra forma, ¿Cuál es la carga filogenética en el patrón de interacciones que observamos? ¿Es este patrón resultado de un proceso aleatorio respecto a las filogenias de los grupos implicados? ¿O hay una parte de ese patrón que puede explicarse sólo acudiendo a la información filogenética disponible? Por ejemplo, puede haber una tendencia a que especies emparentadas filogenéticamente tiendan a mostrar patrones de interacción más similares, análogamente a los efectos de similitud de nicho de especies emparentadas (Harvey y Pagel, 1991). Estudios recientes por Ives y Godfray (2006), Jordano y Bascompte (2009) y Rezende *et al.* (2007ab) abordan estos problemas desde una perspectiva explícitamente filogenética (Figura 1.8).

Rezende *et al.* (2007ab) han mostrado cómo especies más semejantes filogenéticamente muestran patrones de interacción más similares (Figura 1.8A, B). Dada una matriz de interacción podemos construir una matriz de distancias filogenéticas entre las especies de plantas y otra entre las especies de animales y poner a prueba hipótesis acerca de su correlación con matrices de distancia de interacción, esto es, matrices que ilustren cuán diferentes son las interacciones entre dos especies determinadas (Figura 1.8C).

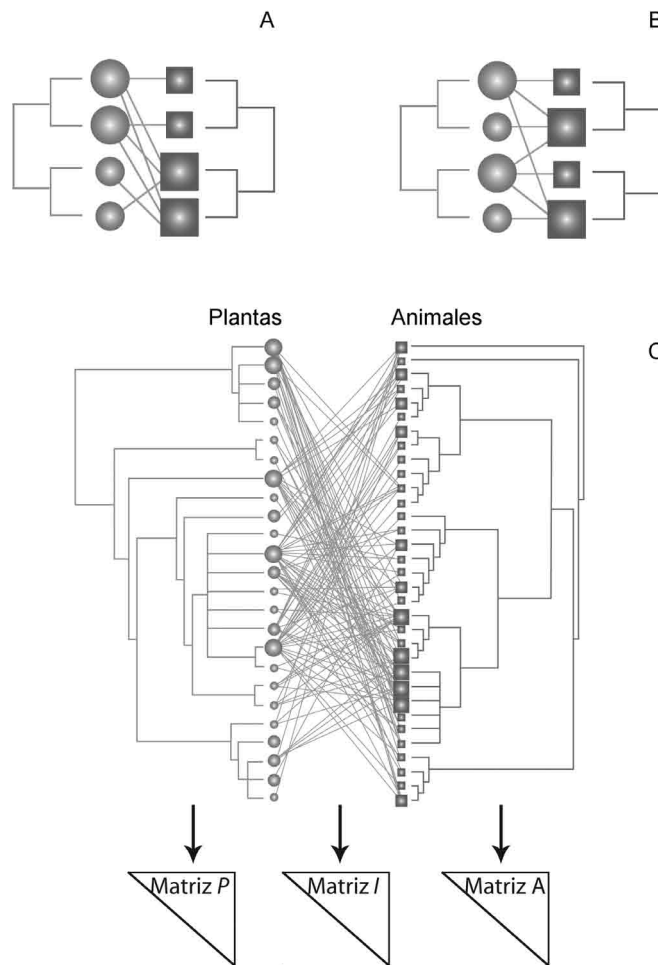


Figura 1.8. Una perspectiva filogenética en el estudio de las redes de interacción. El patrón de interacción puede reflejar en mayor (A) o menor (B) medida la estructura filogenética de las especies que interactúan. El tamaño de los nodos es proporcional al número de interacciones, k . Si estimamos la distancia filogenética entre cada par de especies y su dis-similaridad de patrón de interacción (e.g., cuán diferentes son las especies con las que interactúan) (C) podemos usar pruebas de correlación matricial para poner a prueba hipótesis que especies filogenéticamente más emparentadas exhiben patrones de interacción más similares entre sí (Rezende *et al.*, 2007ab; Jordano y Bascompte, 2009). En (C) se representa una matriz de interacción real (Tabla 1.2) con las filogenias correspondientes a plantas y frugívoros. Modificado de Rezende *et al.* (2007b) y Jordano y Bascompte (2009).

Una tendencia consistente, aunque no generalizada, es que a medida que aumenta la distancia filogenética entre dos especies también aumenta la diferencia en su patrón de interacción (aumenta la diferencia entre las listas de especies con las que las especies interactúan) (Rezende *et al.*, 2007b). Ello sugiere, como apunta Thompson (2005), que los procesos de convergencia pueden ser centrales en la coevolución de conjuntos megadiversos de especies mutualistas de vida libre. Las combinaciones de rasgos fenotípicos específicos de cada especie acotarían las posibilidades de interacción a un subconjunto determinado de las especies mutualistas, aquel con mayor complementariedad de rasgos que rinda mayores efectos sobre el fitness. Si este proceso ocurre, invariablemente resultará en convergencia y en una mayor relevancia de la trayectoria filogenética en determinar el patrón de interacciones.

Dentro de una red compleja, por tanto, la posición y características de cada especie como nodo de la red (e.g., su grado o conectividad, su centralidad en la red, etc.) vendrán en cierta forma dadas por su patrón de coancestría filogenética. Es decir, cabe esperar que, al igual que los rasgos fenotípicos de las especies, sus posiciones en la red muestren también un componente o señal filogenética. En un estudio reciente, Jordano y Bascompte (2009) muestran que tanto el grado como la centralidad de las especies en la red muestran correlaciones significativas con características fenotípicas claves para la interacción. En dos redes de interacción planta-frugívoro en el S. de España se en-

contraron correlaciones significativas entre el grado y centralidad de las especies con variables como amplitud del área de distribución geográfica, duración de la fenofase de fructificación de las plantas o del período de permanencia en el área para los animales, la abundancia local, etc. Es decir, la posición de las especies en la red compleja de interacciones es predecible en términos de variables ecológicas, independientemente de los efectos filogenéticos sobre estas características. Dadas las correlaciones de las posiciones de las especies que interactúan, es de esperar que la propia estructura de las interacciones, descrita por la matriz de interacción, esté muy determinada por las historias filogenéticas de los dos conjuntos de especies (Figura 1.8C). Usando las técnicas desarrolladas por Ives y Godfray (2006) para interacciones de herbívoros, parasitoides y plantas, los análisis de Jordano y Bascompte (2009) muestran que existe un efecto significativo de las filogenias de los dos grupos de especies en determinar el patrón de interacción. No obstante, los efectos de la filogenia de las plantas son mayores que los de la filogenia de los frugívoros (véase también Ives y Godfray 2006). Es decir, el patrón de interacciones no resulta sólo de una acumulación de especies con historias evolutivas más o menos dispares, sino que rescata la señal filogenética de esas historias de tal forma que se puede explicar una fracción significativa de ese patrón.

1.4. Redes de interacción, coevolución y conservación

El estudio de sistemas complejos y megadiversos de redes de interacción va a ser uno de los retos futuros de la investigación ecológica. Del mismo modo, sólo entenderemos cómo coevolucionan conjuntos hiperdiversos de especies de vida libre cuando comprendamos los procesos que estructuran las redes de interacciones. Aún se mantienen importantes retos metodológicos por resolver, como cuáles son las condiciones precisas para obtener estimaciones robustas de la estructura de las redes y de los patrones de especificidad. Pero es evidente que el avance ha sido importante en años recientes.

Los estudios que hemos revisado en este capítulo muestran no sólo importantes aspectos de la forma de interacción, sino que han sido reveladores de aspectos clave para la persistencia de la diversidad que albergan y la robustez ante la pérdida de especies. Los patrones estructurales de redes mutualistas que hemos discutido en secciones anteriores pueden tener importantes implicaciones dinámicas para las especies que componen la red y por lo tanto pueden influir en sus respuestas a las perturbaciones (Dunne *et al.*, 2002b; Melián y Bascompte, 2002; Memmott *et al.*, 2004). Por ejemplo, si consideramos sólo la distribución de conectividad, los análisis recientes de simulación en redes complejas han mostrado que las redes con distribuciones del número de interacciones por especie, k , de acuerdo con escala-libre son muy robustas a la pérdida de nodos: hemos de eliminar una proporción muy alta de los nodos para que la red colapse (Albert *et al.*, 2000). Lo mismo ocurre con las redes que muestran truncaje de la distribución de k . Ahora bien, las grandes redes complejas con invarianza de escala en la distribución de k son muy sensibles a pérdidas de los nodos más conectados. Si la pérdida de nodos se produce de forma que se pierdan primero los nodos más conectados, entonces la red colapsará con sólo unos pocos nodos eliminados (Amaral *et al.*, 2000). Es decir, las redes de interacciones mutualistas serían bastante robustas a pérdidas de especies que se produjesen aleatoriamente y más sensibles a pérdidas de especies clave, altamente conectadas. No obstante, la robustez de la red de interacciones depende también de otras

propiedades de estructura, como el encajamiento o agregación de módulos o subredes. Estos aspectos sólo se están comenzando a examinar en años recientes.

Pocos estudios hasta la fecha han examinado de qué manera las perturbaciones afectan la estructura de las redes mutualistas y qué relación existe entre la estructura de la red y su resistencia a las perturbaciones. Los resultados esperables pueden deberse, por ejemplo, a la modificación de unas pocas interacciones muy frecuentes. Sin embargo, deben examinarse en detalle qué propiedades estructurales de la red cambian como consecuencia de la perturbación. Esto último es importante, ya que ciertos aspectos estructurales de una red (por ejemplo, la distribución del grado o el encajamiento) podrían permanecer sin cambios a pesar de fuertes modificaciones de la frecuencia relativa de las distintas interacciones y la identidad de las especies interactuantes.

Algunos estudios han evaluado cómo la estructura de la red influye en su respuesta a las perturbaciones. Memmott *et al.* (2004) simularon extinciones de polinizadores en dos de las redes de polinizadores más grandes que han sido descritas hasta la fecha (Clements y Long, 1923; Robertson, 1928). Suponiendo que las plantas dependen completamente de los polinizadores para su reproducción (lo cual puede ser cuestionable; ver Bond, 1994; Ashman *et al.*, 2004), estos autores simularon las extinciones secundarias de plantas resultantes de las extinciones de polinizadores. Memmott *et al.* (2004) encontraron que cuando los polinizadores se extinguían en orden decreciente de generalización (i.e., del más generalizado al más especializado), las extinciones de plantas ocurrían antes y con mayor velocidad que cuando las extinciones de polinizadores ocurrían aleatoriamente o en orden decreciente de generalización. Este resultado fue consecuencia de la estructura altamente encajada de las redes analizadas. La asimetría en la especialización de las especies interactuantes resultante del encajamiento de la matriz de interacción hace que mientras persistan las especies más generalizadas de polinizadores, la mayoría de las plantas van a permanecer conectadas a la red (ver también Vázquez y Simberlo, 2002; Ashworth *et al.*, 2004). Además, dado que las especies generalistas tienden a ser más abundantes que las especialistas (Dupont *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2006) y que las especies raras pueden ser más susceptibles a la extinción que las especies abundantes (Lawton y May, 1995), los generalistas pueden ser más resistentes a las perturbaciones que los especialistas, lo cual conferiría más robustez a la red.

Como ya hemos señalado, el estudio de Memmott *et al.* (2004) es poco realista al suponer una dependencia completa de las plantas en los polinizadores para su reproducción y al no incluir información sobre la efectividad relativa de los visitantes florales en la polinización (de este modo suponiendo que todos los polinizadores son igualmente efectivos). Morris (2003) intentó resolver este problema incorporando explícitamente la efectividad de los polinizadores. Basado en datos publicados sobre la efectividad de los polinizadores para especies de plantas, este autor simuló la pérdida del servicio de polinización a medida que los polinizadores se extinguían. Los resultados de Morris (2003) indican que una gran proporción de las especies de polinizadores podrían extinguirse antes de que ocurra una pérdida importante del servicio de polinización a las plantas. Este resultado es explicado por otra propiedad estructural de las redes discutida más arriba: la distribución altamente sesgada de la frecuencia de interacción y de la efectividad de los mutualistas, de modo que los mutualistas frecuentes tienden a ser también los que más contribuyen a la reproducción de las plantas, independientemente de su efectividad por interacción (Vázquez *et al.*, 2005).

En resumen, los resultados de Memmott *et al.* (2004) y Morris (2003) sugieren que las redes mutualistas son robustas a las perturbaciones debido a (1) el alto grado de asimetría y encajamiento de las redes, (2) la contribución desproporcionadamente alta de los mutualistas más frecuentes a la reproducción de las plantas, y (3) la relación positiva entre abundancia y generalización, lo cual puede conferir mayor resistencia a la extinción a las especies más conectadas.

En un estudio reciente, Rezende *et al.* (2007a) han mostrado cómo, usando métodos filogenéticos, la relación filogenética entre las especies participantes en redes de interacción predice en casi un 25% el número de interacciones de las redes estudiadas y la identidad de los mutualistas en un 50% de los casos. Como consecuencia de los efectos filogenéticos en los patrones de interacción, Rezende *et al.* (2007a) muestran que las simulaciones de pérdida de especies tienden a producir cascadas de co-extinción de especies filogenéticamente más relacionadas. Ello resulta en una pérdida no-aleatoria de especies en el árbol evolutivo y una pérdida de diversidad taxonómica más pronunciada que lo que cabría esperar en ausencia de señal filogenética en el patrón de interacciones.

En resumen, independientemente de la robustez de las redes de interacción a la pérdida de especies o a la invasión por nuevas especies (e.g., exóticas), pueden esperarse cambios sustanciales de la composición y diversidad de las redes, especialmente en la riqueza de linajes evolutivos, que pueden perderse por completo tras la extinción de una especie mutualista. Los modelos y simulaciones de esta índole en redes complejas pueden ilustrar muy bien la magnitud y alcance esperables en estas cascadas de co-extinción.

1.5. Consideraciones finales

El estudio de las redes complejas de interacción nos proporciona herramientas analíticas y conceptuales para afrontar la complejidad de interacciones que podemos observar y registrar en la naturaleza. Por ejemplo, para comprender cómo la coevolución ocurre en estos sistemas caracterizados por una alta diversidad de especies y una baja especificidad de las interacciones. Los estudios que revisamos en este capítulo ofrecen un amplio abanico de avances recientes en este sentido, aunque aún faltan investigaciones más profundas en muchos aspectos. En particular, aún no comprendemos bien cómo las redes de interacción, como conjunto, responden a alteraciones debidas a la pérdida de especies componentes. Aunque es relativamente fácil simular procesos de pérdida de especies, no es tan sencillo prever cómo las otras especies de la red reorganizan las interacciones en respuesta a estos cambios. Desde la perspectiva inversa, ¿cómo cambian los patrones de interacción tras la introducción de especies nuevas?, por ejemplo, tras la entrada de especies exóticas en una red determinada.

Otra de las fronteras de conocimiento en redes complejas de interacciones planta-animal está marcada por los efectos de la heterogeneidad espacial en la estructura de las redes. Aún no comprendemos bien qué proporción de la varianza observada en el patrón de interacción se debe a características propias de cada especie y cuánto al hecho que estas especies interactúan en un paisaje heterogéneo. La heterogeneidad del paisaje permite que pueden estructurarse diferentes grupos de especies interactuando más entre sí que con otras especies que no comparten el mismo hábitat.

Los avances en nuestra comprensión de los procesos de coevolución en estos sistemas complejos van a depender de nuestra capacidad de modelar respuestas de múltiples especies a un patrón de interacción determinado, no respuestas de pares de especies que interactúan. Es decir, deberemos ser capaces de explorar respuestas evolutivas en especies dadas sus ubicaciones específicas en el seno de estas redes complejas. Si usamos herramientas filogenéticas en el estudio de las redes de interacción, deberemos ser capaces de estimar los efectos de la historia evolutiva de cada grupo de especies sobre el patrón de interacción, pero también deberemos discernir qué papel ha jugado y juega el patrón de interacción sobre la historia evolutiva de las especies involucradas.

Agradecimientos

PJ y JB agradecen a los miembros del IEG por sus continuas sugerencias, ideas y discusiones, que han contribuido enormemente a modelar nuestras ideas sobre redes de interacciones y muy especialmente la colaboración de Jens M. Olesen, sus sabias críticas y enorme sabiduría de historia natural, que han sido una influencia clave. DPV agradece a los numerosos colegas de distintas regiones del mundo con quienes ha desarrollado su trabajo con redes mutualistas. Nuestro trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia (proyectos REN2003-00273 y CGL2006-00373 a PJ, REN2003-04774 a JB), un EURYI Award de la Unión Europea (JB) y RNM-305 de la Junta de Andalucía (PJ y JB), y por la Fundación BBVA (BIOCON03-162) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de la Argentina (PICT 20805, DPV). DPV es miembro de la carrera de investigador científico del CONICET. El Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, CYTED 6 (Proyecto XII-6), ha financiado una fructífera red internacional de interacciones entre diferentes grupos de trabajo que ha sido el germen de este capítulo y de otras colaboraciones. Por ello estamos especialmente agradecidos de Regino Zamora por su labor de coordinación y a todos nuestros colegas dentro de la red por las numerosas discusiones y sugerencias.

CAPÍTULO 2

Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudio de casos en plantas polinizadas por esfíngidos

ANDREA A. COCUCCI, MARCELA MORÉ Y ALICIA N. SÉRSIC

2.1. Introducción

Las especies de una comunidad interactúan entre sí formando una compleja red donde cada una se conecta con una u otras más (Waser y Ollerton, 2006). Las interacciones en general, y las de tipo mutualista (donde las dos partes se benefician de la interacción) en particular, han tenido y tienen una importancia central en la diversificación de la vida sobre la Tierra (Thompson, 1994; Schluter, 2000). Varios investigadores han observado en diferentes comunidades que redes de interacción mutualista, que involucran a especies de plantas y sus polinizadores o dispersores de frutos, cuando son representadas de manera binaria (es decir, cuando sólo se considera la presencia y ausencia de conexiones), presentan una estructura asimétrica tanto anidada (Bascompte *et al.*, 2003; Dupont *et al.*, 2003; Jordano *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004; Guimarães *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006) como compartimentalizada (Dicks *et al.*, 2002). Esta estructura estaría determinada, en parte, porque las especies generalistas, además de interactuar recíprocamente entre sí, lo hacen con especies especialistas que interactúan casi exclusivamente con ellas. Recientemente, Bascompte *et al.* (2006) y Vázquez *et al.* (2007), al representar las redes de manera cuantitativa, es decir teniendo en cuenta la intensidad de las interacciones, demostraron que dicha asimetría es más notable aun que lo que muestran los análisis puramente binarios. Así por ejemplo, una especie de planta puede depender casi exclusivamente de una determinada especie de polinizador, pero el polinizador puede depender débilmente de la especie de planta y visitar otras presentes en la comunidad para satisfacer sus requerimientos de recompensas florales (Jordano *et al.*, este volumen).

El grado de asimetría en las redes de interacción tiene a su vez importancia en la susceptibilidad de las comunidades frente a perturbaciones lo cual incide directamente en la vulnerabilidad de las especies a la extinción (Ashworth *et al.*, 2004; Vázquez y Aizen, 2004). El conocimiento de la estructura de las redes de interacción mutualista es por lo tanto una herramienta valiosa ya que permite comprender el efecto extendido de la extinción de una o varias especies sobre el funcionamiento y persistencia de otras especies en la comunidad (Ashworth *et al.*, 2004; Memmott *et al.*, 2004; Stang *et al.*, 2007). Además, la estructura asimétrica de las redes mutualistas favorecería la coexistencia de especies a largo plazo y en consecuencia, cumpliría un rol fundamental en el mantenimiento de la biodiversidad (Jordano *et al.*, 2006).

Son varias las causas propuestas que determinarían por qué se observan estas asimetrías en las redes de interacción planta-polinizador, sean estas binarias o cuantitativas.

Se aducen, entre otras razones, a la abundancia de las especies, restricciones filogenéticas, desacoplamiento morfológico y fenológico, e incertidumbre en la toma de datos (Jordano *et al.*, este volumen; Vázquez *et al.*, 2007 y referencias allí citadas). De todas éstas, la más estudiada es la primera, en relación a la cual se ha observado que las especies más abundantes tienden a interactuar más frecuentemente que las especies más raras (Jordano, 1987; Dupont *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2005; Vázquez *et al.*, 2007). Además, la abundancia influye en la reciprocidad de la interacción entre dos especies, donde especies raras se vinculan y dependen más fuertemente de las más abundantes, mientras que los efectos recíprocos son débiles ya que las especies más abundantes tienen lazos intensos con otras especies abundantes más que con las especies raras (Bascompte *et al.*, 2006; Vázquez *et al.*, 2007). En distintos tipos de redes de interacción, la abundancia parece dar cuenta en gran medida de la asimetría observada en la mayoría de los casos y pareciera ser una explicación suficiente (Vázquez *et al.*, 2007). Sin embargo, en redes planta-polinizador, otras causas podrían también contribuir a la asimetría. Hasta el momento, son pocos los trabajos que han explorado causas adicionales capaces de producir asimetría en redes planta-polinizador y en redes mutualistas en general (Stang *et al.*, 2006; Santamaría y Rodríguez-Gironés, 2007; Stang *et al.*, 2007; Rezende *et al.*, 2007).

A pesar de la consistente estructura asimétrica de las redes de interacción mutualistas en comunidades de diferentes áreas geográficas y de su importancia en la conservación de las interacciones planta-animal, apenas comenzamos a comprender cuáles son las causas de esos patrones de interacción asimétricos. Es claro que tales patrones tienen una base biológica, es decir que no se explican solamente por la naturaleza intrínseca de los sistemas de interacción en sí (Jordano *et al.* este volumen). Para explicar por qué no todas las interacciones potenciales son observadas, se ha propuesto que existen restricciones, que resultan en que ciertas conexiones sean menos probables o incluso imposibles. En este capítulo aportamos evidencia empírica para arrojar luz justamente sobre cómo actúan las restricciones según el principio de desacoplamiento morfológico en el caso de comunidades de plantas polinizadas por lepidópteros nocturnos de la familia Sphingidae. No pretendemos en esta contribución, sin embargo, cuantificar la influencia relativa de estos mecanismos sobre los patrones de asimetría de las redes polinizador-planta sino más bien poner de manifiesto la relevancia de este tipo de restricciones sobre los patrones generales.

Las interrelaciones entre esfíngidos y las plantas que ellos polinizan han servido como modelo clásico referido a la especialización y coevolución ya que representan ejemplos extremos de una especialización morfológica recíproca. El ajuste estructural entre los esfíngidos y las flores es tan evidente que Darwin (1862) fue capaz de predecir la existencia de un esfíngido con una probóscide extraordinariamente larga capaz de libar el néctar contenido en el espolón de 40 cm de largo de la orquídea malgache *Angraecum sesquipedale*. Sin embargo, una especialización estructural recíproca no significa que también sean recíprocas las especializaciones desde el punto de vista de las interconexiones. En efecto, ejemplos de plantas esfíngófilas polinizadas por sólo una especie de esfíngido (monofilia) han sido observados raras veces en la naturaleza (Nilsson *et al.*, 1985, Nilsson y Rabakonandrianina 1988). Estudios realizados en comunidades esfíngófilas de diferentes regiones indican que las especies de plantas que presentan flores de gran longitud operativa (distancia que separa a las piezas fértiles del néctar) utilizan sólo

una fracción reducida de los polinizadores presentes en la comunidad, mientras que especies de esfíngidos de probóscides largas visitan un espectro más amplio de plantas ya que acceden al néctar tanto de flores cortas como largas (Nilsson *et al.*, 1987; Haber y Frankie, 1989; Agosta y Janzen, 2005).

Desde el punto de vista de las plantas, la evolución de flores de mayor longitud operativa sería una estrategia de interacción especialista, que limitaría el número de especies de esfíngidos capaces de acceder al néctar. Desde el punto de vista del polinizador, la evolución de piezas bucales extremadamente largas sería una estrategia generalista, ya que permitiría el acceso al néctar tanto de especies con flores cortas como largas. Esta tendencia a utilizar un mayor número de especies como fuentes de néctar a medida que aumenta la longitud de las piezas bucales ha sido observada también en otros grupos de animales nectarívoros como por ejemplo abejorros (Ranta, 1982; Harder, 1983, 1985), abejas euglosíneas (Borrel, 2005 y referencias allí citadas), moscas (Goldblatt y Manning, 2000), mariposas diurnas (Corbet, 2000) y picaflores (Feinsinger, 1976). En plantas polinizadas por esfíngidos, la estrategia tradicionalmente considerada decisiva en la especialización floral, por su impacto en el éxito reproductivo y por su eficacia en excluir a otros visitantes de lenguas cortas, ha sido el desarrollo de grandes longitudes operativas (Darwin, 1862; Nilsson *et al.*, 1985; Haber y Frankie, 1989). En las plantas habría una correlación positiva entre distancia operativa y éxito reproductivo tanto masculino, al limitarse la transferencia de polen a plantas de otras especies, como femenino, al evitarse el congestionamiento del estigma con polen impropio. Esta distancia operativa puede estar dada por la presencia de tubos corolinos, espolones o piezas fértiles exertas. Además, distintas arquitecturas florales determinarían las partes del cuerpo de los polinizadores que son utilizadas para la transferencia de polen. Según los casos de especies esfíngófilas estudiadas hasta el presente, se conoce que el polen puede ser depositado sobre un área estandarizada y restringida del cuerpo del esfíngido, generalmente sobre la base de la probóscide o los ojos (Nilsson *et al.*, 1987; Johnson y Litvelt, 1997; Singer y Cocucci, 1997; Darrault y Schlindwein, 2005), a lo largo de la probóscide (Haber y Frankie, 1989; Luyt y Johnson, 2001; Nattero *et al.*, 2003) o sobre toda la superficie del cuerpo (Haber y Frankie, 1989; Silva y Sazima, 1995).

Las flores de plantas esfíngófilas con distancias operativas de gran longitud pueden ser polinizadas por una o más especies de esfíngidos de trompas largas presentes en la comunidad. De este modo, estas plantas estarían especializadas en grupos funcionales de esfíngidos de lenguas largas independientemente de su identidad taxonómica. La variación geográfica en la composición de especies de esfíngidos determinaría que la distancia operativa de las flores de una especie dada se ajuste a las longitudes de las probóscides del grupo funcional que localmente las poliniza (Thompson, 1994, 2005). En consecuencia, desde el punto de vista mecánico de las interacciones planta-polinizador, es esperable que los patrones de interacción sean explicados por los grupos funcionales presentes en cada comunidad y no únicamente por las especies especializadas de esfíngidos. En este capítulo presentamos cinco casos de desacoplamiento morfológico entre flores y esfíngidos en los cuales la especialización mecánica de las flores restringe, de diferentes maneras, el número de interacciones posibles con especies de esfíngidos, modulando así la manera en que las plantas interactúan con los polinizadores e influyendo en la estructura de las redes de interacción.

2.2. Ensamblajes de esfingidos presentes en las comunidades locales

En este trabajo focalizamos sobre cinco especies de plantas no directamente emparentadas entre sí, con flores relativamente largas y de diferente arquitectura y, por ende, con diferentes mecanismos de remoción y depósito del polen. Los casos de estudio son: 1) *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae) 2) *Mandevilla petraea* (Apocynaceae), 3) *Habenaria gourlieana* (Orchidaceae), 4) *Nicotiana longiflora* (Solanaceae), y 5) *Mandevilla laxa* (Apocynaceae) (Figura 2.1). Las especies fueron estudiadas en cuatro comunidades de Argentina subtropical (Tabla 2.1). En estas comunidades se determinaron las especies de esfingidos presentes mediante la captura de todos los individuos que llegaban a trampas de luz además de registros con observaciones de visitas realizadas a las flores. Se identificaron los diferen-

Tabla 2.1. Comunidades de Argentina subtropical donde se estudiaron las especies focales.

Casos de estudio	Localidad	Código	Latitud Sur	Longitud Oeste	Altura (msnm)
A. <i>Caesalpinia gilliesii</i>	Cuesta Blanca, Córdoba	CB	31°24'21.6"	64°34'00.5"	820
B. <i>Mandevilla petraea</i>	Cuesta Blanca, Córdoba	CB	31°24'21.6"	64°34'00.5"	820
C. <i>Habenaria gourlieana</i>	El Durazno, Córdoba	DUR	31°21'57.7"	64°37'45.4"	1.078
D. <i>Nicotiana longiflora</i>	Terma de Reyes, Jujuy	REY	24°10'17.6"	65°29'11.7"	1.311
E. <i>Mandevilla laxa</i>	Santa Bárbara, Jujuy	SB	24°16'06.5"	64°25'01.6"	147

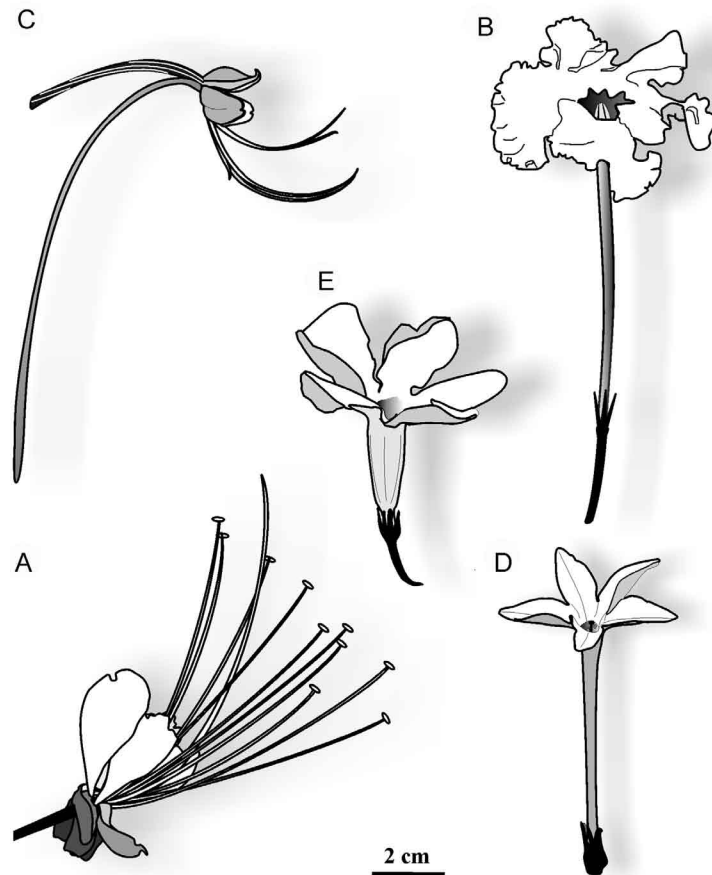


Figura 2.1. Arquitecturas florales de las especies focales. (A) *Caesalpinia gilliesii*, Fabaceae. (B) *Mandevilla petraea*, Apocynaceae. (C) *Habenaria gourlieana*, Orchidaceae. (D) *Nicotiana longiflora*, Solanaceae. (E) *Mandevilla laxa*, Apocynaceae.

tes tipos polínicos transportados sobre el cuerpo de los esfingidos según comparaciones realizadas con muestras de polen de referencia de especies de plantas en flor en los diferentes sitios de estudio. Información detallada acerca de la metodología empleada fue publicada previamente (Moré *et al.*, 2006, 2007).

En las comunidades estudiadas la diversidad de esfingidos varió de 7 a 19 especies y se observó un amplio rango en la longitud media de las probóscides, desde 13.3 mm en *Callionima grisescens* hasta 135.1 mm en *Manduca rustica* (Moré *et al.*, 2005). En cada comunidad se determinó la existencia de grupos de esfingidos que difirieran en la longitud de su probóscide mediante la ordenación decreciente de los individuos respecto a este rasgo y calculando la diferencia en una escala Log_{10} entre cada individuo y el siguiente. La mayor de estas diferencias fue tomada como punto de separación de los datos en dos clases o grupos y la prueba de Kruskal-Wallis fue empleada para determinar la existencia de diferencias significativas en la longitud de la probóscide entre estas clases. Este procedimiento se reiteró dentro de cada nuevo grupo resultante hasta que no aparecieron nuevos grupos significativamente distintos. Así, los esfingidos capturados pudieron clasificarse, según las comunidades, en grupos que difirieron significativamente en la longitud de sus probóscides (Tabla 2.2). Por ejemplo, en CB (ver códigos en Tabla 2.1) se presentaron cuatro grupos: probóscides cortas (I), medianas (II), largas (III) y muy largas (IV). Tomando a CB como referencia, puede verse la correspondencia de los grupos obtenidos en las otras comunidades (Tabla 2.2). Cabe destacar que el grupo

Tabla 2.2. Grupos de esfingidos presentes en las cuatro comunidades estudiadas según la longitud de su probóscide (mm); d.e. es desviación estándar. H es el estimador de Kruskal-Wallis.

Localidad	Gremio	Individuos capturados	Longitud probóscide (d.e.)	Especies de esfingidos	H	P
CB	I	28	15.5 (1.2)	1	231.9	< 0.0001
	II	88	30.3 (2.3)	3		
	III	155	55.2 (4.2)	2		
	IV	17	95.7 (11.8)	2		
Total		288		8		
DUR	I+II+III	12	41.4 (15.4)	5	13.7	< 0.0002
	IV	8	110.8 (7.9)	2		
Total		20		7		
TR	I+IIa	67	34.5 (3.4)	1	66.7	< 0.0001
	IIb	65	47.4 (3.2)	17		
	III	197	74.4 (8.2)	1		
Total		329		19		
SB	I	17	16.4 (0.8)	5	251.9	< 0.0001
	II+III	311	58.5 (13.5)	4		
	IV	7	102.3 (4.2)	5		
Total		335		14		

de trompas medianas se diferenció significativamente en dos subgrupos en REY (IIa y IIb) y en DUR sólo se diferenciaron dos grupos, I+II+III y IV, probablemente debido al escaso número de esfingidos capturados en esta comunidad. Por otro lado, el gremio de esfingidos con trompas muy largas estuvo ausente solamente en la comunidad REY. A pesar que la composición taxonómica de estos grupos difirió en mayor o menor medida entre comunidades, es notable que el punto de corte entre los diferentes grupos se mantuvo dentro de cierto rango, I: < 20 mm, II y III: entre 30 y 80 mm y IV: > 95 mm de longitud.

2.3. Asimetría e intensidad en las redes planta-polinizador

Las redes de interacción planta-esfingidos se representaron en matrices binarias y cuantitativas. En las matrices cuantitativas la presencia de polen de cada especie de planta sobre el número de esfingidos de cada especie expresa la intensidad de la interacción. Debido al escaso número de esfingidos capturados en DUR no fue posible analizar la red de interacción en esta comunidad. Para la red binaria se calculó la temperatura de la matriz, con el programa de Atmar y Patterson (1993), como medida de anidamiento, donde una mayor temperatura indica conexiones fuera del área de máximo anidamiento. Es decir, se espera que las matrices anidadas sean más frías (ver Jordano *et al.*, este volumen). Para la red cuantitativa se calculó para cada especie el índice de asimetría, A_i , según Vázquez *et al.* (2007). Este índice toma valores entre -1 y 1, donde valores cercanos a 1 representan a especies que afectan fuertemente a sus compañeros de interacción pero no experimentan efectos recíprocos fuertes. Así, una especie de esfingido con una fuerza alta sobre las plantas (valores de A_i cercanos a 1) indica que es un polinizador muy importante desde la perspectiva de la comunidad de plantas, en cambio cada una de las especies de plantas no es una fuente de néctar individualmente importante para ese esfingido.

Para probar la hipótesis de que los valores de asimetrías obtenidos para las plantas y los polinizadores difieren de lo esperado por azar, se construyó un modelo nulo según una metodología similar a la propuesta por Bascompte *et al.* (2006). Para ello, se realizaron 500 aleatorizaciones sin reposición a partir de la matriz empírica de intensidad de interacción y se obtuvieron cada vez, para esfingidos y plantas, los valores esperados de asimetría bajo la hipótesis de que las conexiones entre especies y su intensidad se distribuyan al azar. A las aleatorizaciones se les impuso la condición de que todas las especies tuvieran al menos una conexión. Para considerar la abundancia como factor gravitante en la asimetría, se realizaron regresiones lineales de A_i vs. Log_{10} de abundancia de plantas. La abundancia de las plantas se estimó indirectamente como el número de esfingidos con polen de una especie de planta (ver Vázquez *et al.*, 2007).

Las redes de interacción planta-polinizador obtenidas mostraron un patrón asimétrico tanto cuando se realizaron análisis binarios como cuantitativos. Las redes binarias mostraron un evidente patrón anidado en las tres comunidades (CB temperatura 20.9°, $P < 0.001$, SB temperatura 18.6°, $P < 0.001$, TR temperatura 11.9°, $P < 0.001$, basado en 1000 iteraciones de Montecarlo). A modo de ejemplo, se ilustra la red de interacción obtenida en CB (Figura 2.2), donde puede verse que especies de plantas generalistas (e.g., *Cestrum parqui* o *Nicotiana longiflora*) son polinizadas tanto por especies de esfingidos generalistas (*Sphinx maura* o *Manduca diffissa*) como por especialistas (*Manduca rústica*). La

presencia de este tipo de interacciones asimétricas es lo que explica el patrón general de anidamiento de la red. El grado de generalización de los esfingidos se correlacionó positivamente con su abundancia ($r_{CB} = 0.91, P < 0.05, r_{REY} = 0.91, P < 0.001, r_{SB} = 0.66, P < 0.001$), patrón que también ha sido observado en otras comunidades (Jordano, 1987; Ollerton *et al.*, 2003; Vázquez *et al.*, 2007).

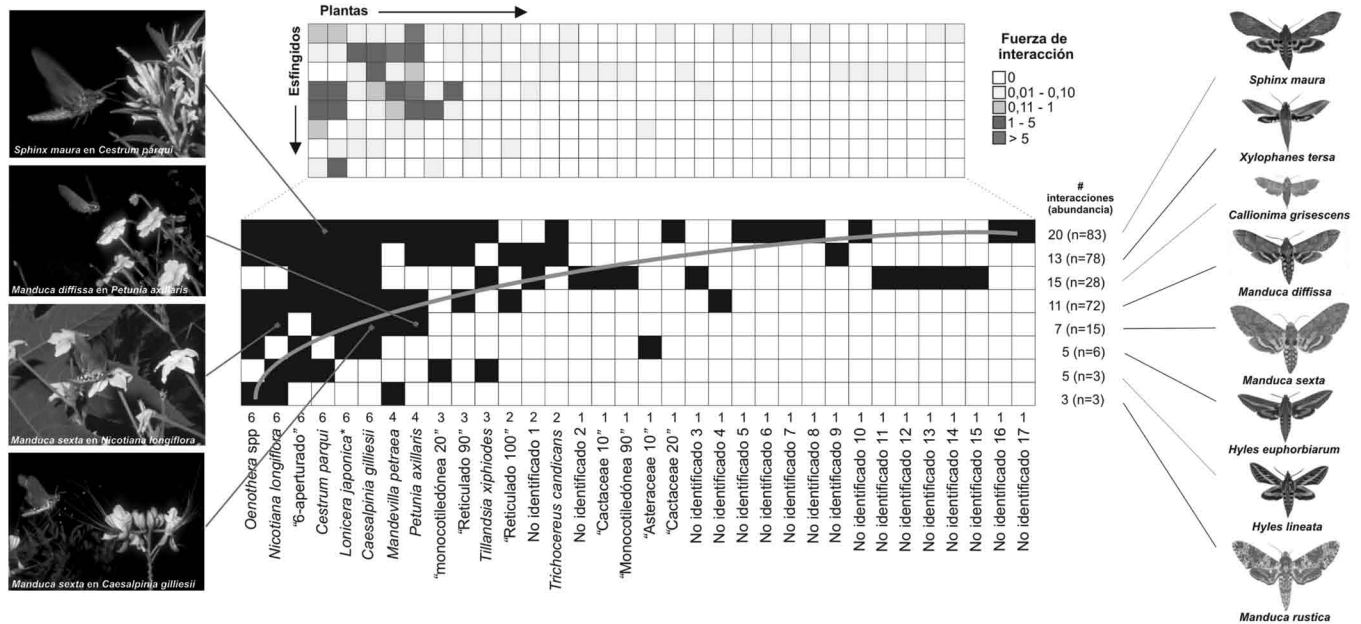
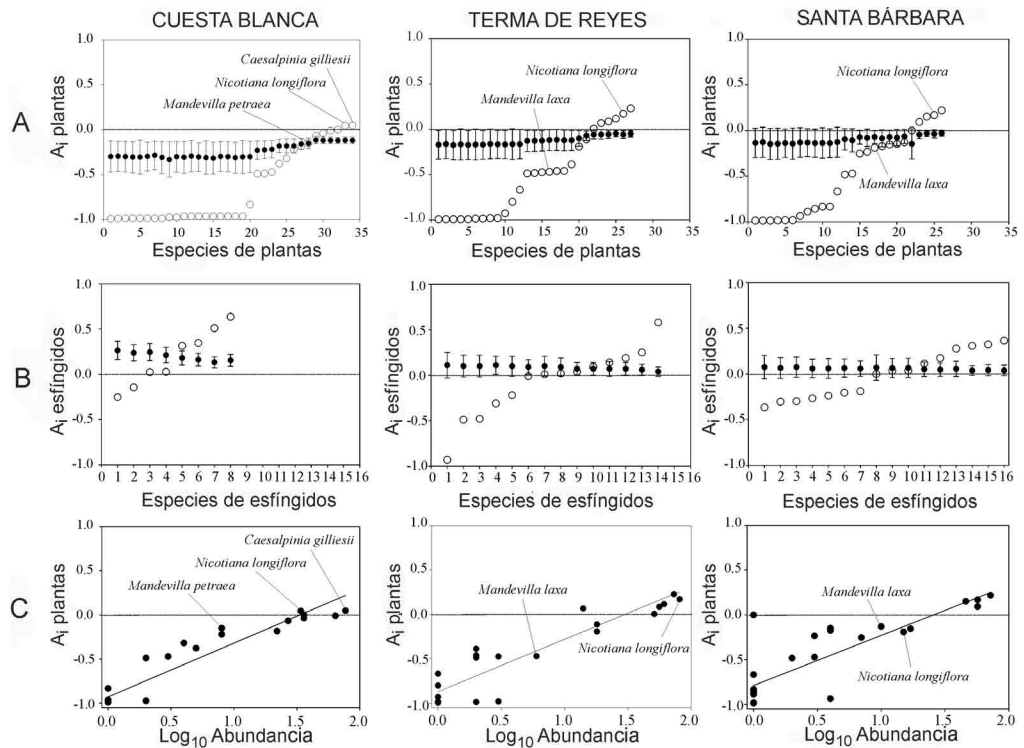


Figura 2.2. Red de interacción planta-polinizador en la comunidad esfingófila de CB. En la matriz mayor, celdas negras indican que la interacción planta-esfingido fue observada. La línea azul corresponde al límite de anidamiento perfecto. En la matriz menor se indica con diferentes colores la fuerza de interacción planta-polinizador calculada como el producto entre la proporción de esfingidos de la especie *i* que transportaron polen de la especie de planta *j* por la frecuencia de visitas de la especie *i* a la planta *j*.

La mayoría de las especies de plantas mostraron una asimetría negativa, significativamente apartada del intervalo nulo (Figura 2.3A). Son especies altamente dependientes de los esfingidos pero de escasa importancia para ellos. En el otro extremo, están las pocas especies de plantas también significativamente apartadas del intervalo nulo, pero en sentido opuesto, con valores cercanos (simétricas) o algo mayores que cero (levemente asimétricas). Son especies tan dependientes de los esfingidos como los esfingidos de ellas, o incluso especies de las cuales los esfingidos dependen en cierto grado. Los esfingidos tuvieron, en promedio, asimetrías cercanas o levemente superiores a cero. Incluso unas pocas especies alcanzaron valores positivos superiores a 0.5, valores a los que nunca llegaron las plantas (Figura 2.3B).

La abundancia de las plantas dio cuenta de una fracción importante de su variación en el nivel de asimetría (Figura 2.3C). Este patrón fue evidente también en los esfingidos (resultados no mostrados). En resumen, la mayoría de las especies de plantas fueron escasa e individualmente de poca importancia para los esfingidos, y generalmente abastecieron a una sola especie de esfingido que dependió débilmente de ellas. Las especies de plantas más abundantes fueron visitadas por más de una especie de esfingido. En

Figura 2.3. Asimetría de las interacciones de las especies de plantas (A) y esfingidos (B) así como relación entre asimetría y abundancia de plantas (C) en tres comunidades de Argentina subtropical. A y B: valores observados de asimetría (puntos blancos) y esperados según un modelo nulo de interacciones aleatorias (puntos negros) expresados como promedio \pm D.E., calculados a partir de matrices cuantitativas. Para los valores de asimetría se siguió la metodología de Vázquez *et al.* (2007) y para el modelo nulo se modificó el procedimiento de Bascompte *et al.* (2006). (C) regresiones lineales simples entre abundancia y asimetría en especies de plantas (Cuesta Blanca: $R^2 = 0.90$, $P < 0.001$; Terma de Reyes: $R^2 = 0.84$; $P < 0.001$; Santa Bárbara: $R^2 = 0.70$; $P < 0.001$).



estas especies, las interacciones con los esfingidos son más simétricas ya que las plantas fueron casi tan importantes para los esfingidos como éstos lo fueron para las plantas.

Tanto a nivel binario como cuantitativo, en las comunidades estudiadas predominó un patrón en el que muchas plantas (generalistas y especialistas) dependen de pocos esfingidos generalistas con los cuales establecen conexiones relativamente fuertes. Al haber pocas especies de esfingidos, las plantas necesariamente coincidirán en las especies de esfingidos que usen como vectores de polen. Así, es posible que exista una competencia alta de las plantas por los esfingidos, lo cual probablemente permite la coexistencia de las especies de plantas siempre y cuando éstas posean estrategias de restricción de diferente naturaleza y capacidad de filtrado.

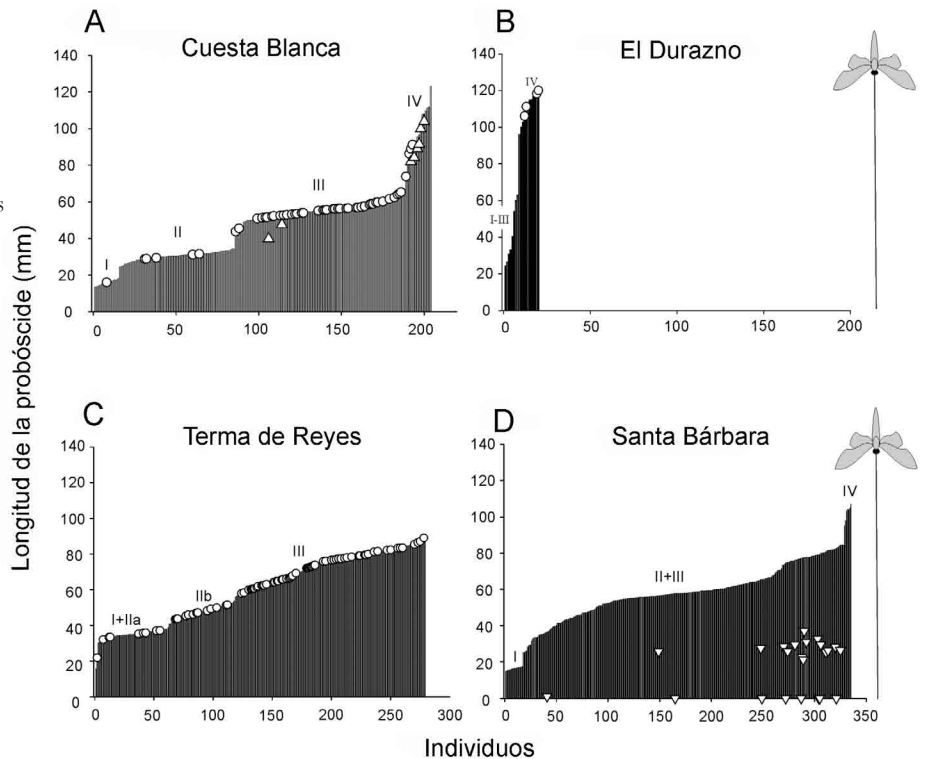
2.4. Mecanismos de depósito y remoción de polen

A continuación ilustramos casos en los que se ponen de manifiesto dos aspectos de la especialización mecánica de las flores polinizadas por esfingidos, a saber: la congruencia y la exclusión mecánica. Como se verá, la última a su vez puede operar sobre la base de la longitud o del ancho de la probóscide de los polinizadores. Consideramos que estos dos aspectos son relevantes en la posibilidad e intensidad de las interacciones planta-polinizador y representarían causas importantes para explicar la asimetría de las redes ya que, al menos en los sistemas de polinización donde intervienen plantas y esfingidos, podrían explicar la mayor especialización de las primeras.

El caso de *Caesalpinia gilliesii*

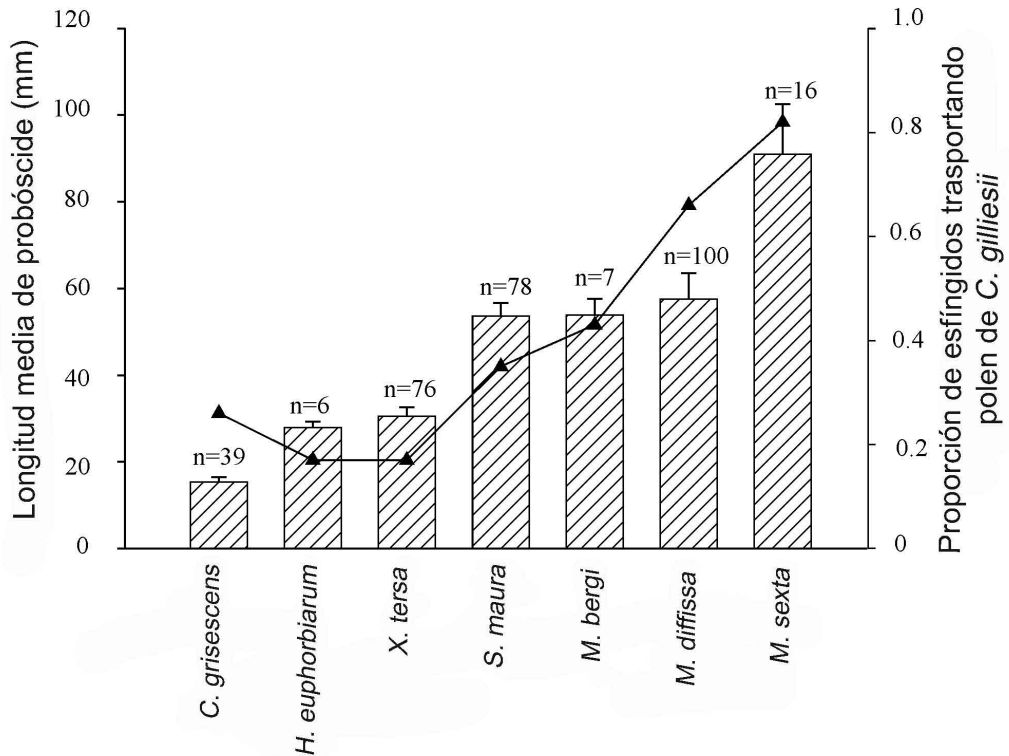
Esta especie presenta flores de antesis nocturna con una arquitectura floral de tipo penicilada, donde los estambres y el estilo divergen desde un punto central de la flor y sobrepasan marcadamente el perianto. Los pétalos son libres y no forman un tubo corolino por lo que el néctar está expuesto en el centro de la flor, accesible a visitantes con probóscides de un amplio rango de longitud (Figura 2.1A, Cocucci *et al.*, 1992). Los rangos de longitud de los estambres y de los estilos en CB son respectivamente 58.9-108.5 mm y 76.6-109.1 mm. Los visitantes florales son casi exclusivamente esfíngidos, los que al aproximarse a las flores para obtener el néctar, las polinizan al impactar en pleno vuelo contra las anteras y el estigma por el avance del cuerpo y el batir de las alas. En la comunidad de CB se registraron 8 especies de esfíngidos cuyas probóscides variaron entre 13.3 y 123.3 mm de longitud. El 48.7% de los esfíngidos con probóscides largas (Grupo III) y muy largas (Grupo IV) llevaban polen de *C. gilliesii* mientras que solo el 22.3% de los esfíngidos con probóscides cortas (Grupo I) y medianas (Grupo II) transportaron polen de esta especie (Tablas 2.2 y 2.3). El 66.2% de los esfíngidos capturados que transportaban polen de *C. gilliesii* ($N = 77$) en CB lo hacían sobre la parte ventral de las alas y abdomen (Figura 2.4A), y el porcentaje restante sobre la probóscide, patas, antenas y ojos. Se detectó una fuerte correlación entre la longitud media de la probóscide por especie y la proporción de individuos de cada una con polen de *C. gilliesii* en siete comunidades de Argentina subtropical (correlación producto-momento de Pearson, $r = 0.90$, $P < 0.001$, Figura 2.5). Asimismo existe una marcada asociación entre la probabilidad de un individuo de llevar polen de esta planta y la longitud de las probóscides (regresión logística, $Odds\ ratio = -128.7$, $P < 0.001$, Figura 2.6). Sin embargo, esfíngidos y polillas con probóscides demasiado cortas para acceder al néctar desde arriba lo pueden hacer desde abajo, sin polinizar las flores (Moré *et al.*, 2006).

Figura 2.4. Ensamblajes de esfíngidos presentes en las comunidades de las plantas focales ordenados en forma creciente de longitud de probóscide. (A) Cuesta Blanca. Los círculos blancos indican individuos que transportaban polen de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae) en alas y abdomen. Triángulos blancos indican individuos con polen de *Mandevilla petraea* (Apocynaceae) en la base de la probóscide. (B) El Durazno. Los círculos blancos indican individuos que transportaban polen de *Habenaria goulieana* (Orchidaceae). (C) Terma de Reyes. Los círculos blancos indican individuos que transportaban polen de *Nicotiana longiflora* (Solanaceae). (D) Santa Bárbara. Los triángulos blancos indican individuos que transportaban polen de *Mandevilla laxa* (Apocynaceae). En la figura (A) y (C) los triángulos muestran la altura en la probóscide a la que el polen de *Mandevilla* era transportado por los esfíngidos. Triángulos en la línea base representan alturas no registradas. Los números romanos indican grupos funcionales de esfíngidos que se diferencian según la longitud de su probóscide.



A pesar de tener flores con néctar accesible a esfingidos y polillas de diversidad amplia en número de especies y longitudes de probóscides, *C. gilliesii* hace uso especializado de los esfingidos de lenguas largas y muy largas como polinizadores (Figura 2.4A, Tabla 2.3), lo cual sugiere que la congruencia entre las longitudes de las probóscides y de las piezas fértiles de las flores puede ser determinante de la especialización. En este caso, el mecanismo de exclusión de visitantes no es muy restrictivo como en otras especies (ver más abajo) y la arquitectura penicilada, exclusiva en la comunidad, permite a *C. gilliesii* utilizar como vectores de polen a esfingidos generalistas sin una gran interferencia con otras especies de plantas. Ello puede explicar que esta especie tenga el valor de asimetría más alto en la comunidad de plantas ($A_{C. gilliesii} = 0.048$, Figura 2.3A).

Figura 2.5. Especies de esfingidos que transportaron polen de *C. gilliesii* en siete comunidades de Argentina subtropical ordenados según la longitud media de la probóscide (barras). La línea muestra la proporción de individuos por especie que transportaba polen de esta planta (basado en Moré *et al.*, 2007).



El caso de *Mandevilla petraea*

Esta especie presenta flores con arquitectura hipocrateriforme, es decir, con un limbo corolino amplio en cuyo centro se halla la boca de un largo y delgado tubo (105.9 ± 7.9 mm). Las piezas fértiles están dispuestas en la boca del limbo y el néctar se encuentra en el fondo del tubo, donde es accesible a visitantes con probóscides al menos tan largas como la distancia operativa (Figura 2.1B). En general, en la familia Apocynaceae s. str. el ingreso al néctar es posible a través de cinco sectores interestaminales. El polen es aplicado sobre el polinizador o recuperado del mismo cuando el insecto se retira de la flor. En virtud de un mecanismo morfológicamente complejo, la probóscide es capturada por ranuras de las piezas fértiles y la carga de polen del correspondiente sector es aplicada en forma de un cúmulo sobre un segmento basal de la probóscide. *Manduca sexta* y *M. rustica*, con longitudes de probóscide promedio de 92.1 y 114.5 mm

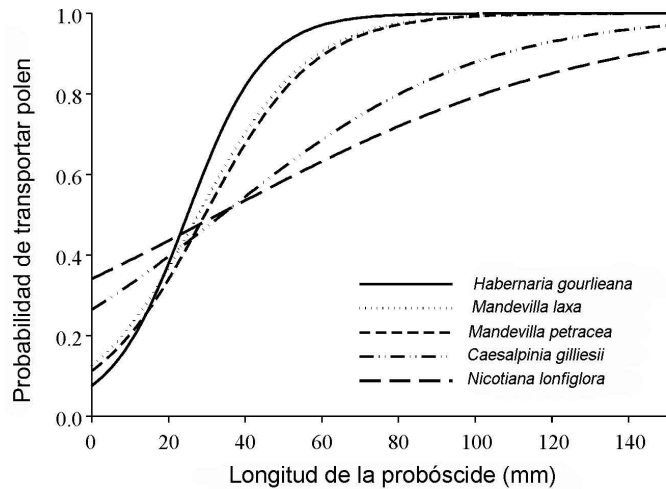
respectivamente, fueron los polinizadores mayoritarios de esta especie. Las probóscides de estos esfingidos se corresponden muy estrechamente con la longitud de las flores. Sólo excepcionalmente, esfingidos con probóscides demasiado cortas como para llegar al néctar (*Manduca diffissa* y *Sphinx maura*) también llevaban cargas de polen (Tabla 2.3, Figura 2.4A). Existe una marcada dependencia entre la probabilidad de llevar polen de esta especie y la longitud de las probóscides según un análisis de regresión logística ($Odds\ ratio = -23.2, P < 0.001$, Figura 2.6).

En virtud del mecanismo de aplicación y recuperación de polen arriba descrito se requiere de cierto ancho mínimo para su funcionamiento. Como los esfingidos de probóscides cortas y largas varían en el ancho de las mismas, consideramos la posibilidad

Tabla 2.3. Plantas focales y sus polinizadores. Longitud operativa media de las flores y longitud media de la probóscide de los esfingidos polinizadores. Los esfingidos visitaron otras especies de plantas presentes en la comunidad. Se midió la longitud operativa de las plantas focales como: 1. longitud de los estambres, 2. longitud del estigma, 3. altura del cono antral dentro del tubo corolino, 4. longitud del tubo corolino.

Especie de planta	Longitud operativa de las flores (d.e.) (mm)	Esfingidos polinizadores (individuos con polen/individuos totales)	Longitud probóscide (d.e.) (mm)	Gremio	Número de especies de plantas visitadas
Caesalpinia gilliesii (CB)	81.7 (7.7) ¹ 95.0 (7.8) ²	<i>M. diffissa</i> (23/53)	57.1 (4.8)	III	11
		<i>S. maura</i> (17/49)	53.3 (3.1)	III	20
		<i>M. sexta</i> (5/14)	92.1 (14.1)	IV	8
Mandevilla petraea (CB)	106.0 (7.9) ³	<i>M. diffissa</i> (1/53)	57.1 (4.8)	III	11
		<i>S. maura</i> (1/49)	53.3 (3.1)	III	20
		<i>M. sexta</i> (5/14)	92.1 (14.1)	IV	3
		<i>M. rustica</i> (1/3)	114.5 (7.9)	IV	8
Habenaria gourlicana (DUR)	122.8 (15.9) ⁴	<i>A. cingulata</i> * (?/1)	96.0	IV	
		<i>M. sexta</i> (4/11)	112.2 (6.6)	IV	3
Nicotiana longiflora (REY)	58.9 (7.0) ⁵	<i>X. schreiteri</i> (9/54)	35.0 (2.7)	IIa	11
		<i>E. neuburgeri</i> (7/24)	45.0 (2.8)	IIb	9
		<i>S. phalerata</i> (4/25)	49.2 (2.7)	IIb	9
		<i>M. bergi</i> (1/2)	53.8 (3.6)	III	2
		<i>S. maura</i> (16/41)	60.8 (4.7)	III	8
		<i>E. guttiventris</i> (7/9)	65.7 (2.6)	III	7
		<i>M. stuarti</i> (7/9)	78.2 (6.0)	III	5
<i>M. tucumana</i> (30/99)	79.3 (5.1)	III	19		
Mandevilla laxa (SB)	44.2 (3.3) ³	<i>M. bergi</i> (1/53)	56.2 (3.2)	II+III	8
		<i>M. diffissa</i> (2/54)	63.9 (5.6)	II+III	13
		<i>M. tucumana</i> (18/58)	78.7 (3.4)	II+III	12
		<i>S. maura</i> (1/73)	57.4 (4.1)	II+III	11

Figura 2.6. Curvas logísticas que predicen la probabilidad de llevar polen en función de la longitud de la probóscide para las cinco especies de plantas focales.



de que, además de la longitud, el ancho operativo participara en la restricción mecánica. Experimentos con probóscides artificiales de distintos diámetros demostraron que el ancho de las probóscides, dentro del rango de variación de los esfíngidos locales, no condiciona la efectividad del mecanismo de descarga de polen (Moré *et al.*, 2007). Esto significa que la especialización de las plantas en pocas especies de esfíngidos se debe a restricciones mecánicas impuestas por la longitud de las flores, y no por el ancho operativo del dispositivo de aplicación de polen sobre las probóscides.

Los resultados demuestran que la longitud de los tubos corolinos fue efectiva en la exclusión de esfíngidos de probóscides cortas, aunque estos fuesen, por el ancho de sus probóscides, aptos para trasladar el polen de estas plantas. Suponemos que los esfíngidos de probóscides demasiado cortas como para llegar al néctar aprenderían a no visitar estas flores largas por asociar sus señales atractivas a una falta de retribución (Kelber, 1996; Daly y Smith, 2000; Daly *et al.*, 2001; Balkenius y Kelber, 2004). Así, y a diferencia del caso precedente, la especialización en este caso reside no tanto en una congruencia entre la longitud de las flores y la probóscide del polinizador sino en la exclusión mecánica de los esfíngidos de probóscides cortas.

El caso de *Habernaria gourlieana*

Las flores de esta orquídea presentan un labio superior en forma de capucha, formado por el sépalo mediano y los pétalos laterales, que cubre la columna. El labelo desarrolla un espolón de 127.4 ± 5.8 mm de longitud, donde, en la parte más profunda, se acumula el néctar (Figura 2.1C). La columna consta de dos ramas laterales en cuyo extremo se disponen los viscidios de sendos polinarios. La separación entre los viscidios, que se hallan a ambos lados y algo por encima de la boca del espolón, es apenas menor que el ancho de la cabeza de los esfíngidos (ver más abajo). Esta distancia es importante ya que los polinarios quedan adheridos sobre la superficie de los ojos de estos insectos cuando introducen completamente su probóscide dentro del espolón para libar el néctar (Singer y Cocucci 1997). Solamente esfíngidos de una especie de probóscide larga, *Manduca sexta* (111.8 ± 6.0 mm de longitud), actuó como polinizador (Singer y Cocucci 1997). Esfíngidos de otra especie de trompa larga, *Agrius*

cingulata (96.0 mm de longitud), fueron registrados visitando las flores de esta planta por Singer y Cocucci (1997). Aunque no se pudo constatar si transportaban polinarios, suponemos que serían potenciales polinizadores (Tabla 2.3, Figura 2.4B). En la comunidad de estudio se encontraban presentes otras cinco especies de esfíngidos con trompas de menor longitud, pero ninguna de ellas actuó como polinizadora. La separación promedio entre los viscidios fue de 5.4 ± 0.9 mm ($N = 79$) y el ancho máximo de la cabeza a nivel de los ojos de los esfíngidos presentes en la comunidad varió entre 5.0 y 9.2 mm. Por lo tanto, la mayoría de los esfíngidos serían apropiados para recibir simultáneamente ambos polinarios sobre los ojos. Sin embargo, los esfíngidos que actuaron como polinizadores tuvieron un ancho significativamente mayor que la separación de los viscidios y los polinarios se adhirieron sobre la región periférica de sus ojos compuestos. Es decir, en *H. gourlieana* también se produce una exclusión mecánica que impide a esfíngidos de probóscides cortas acceder a la recompensa floral. Asimismo, existe una marcada dependencia entre la probabilidad de llevar polen de esta planta y la longitud de las probóscides (regresión logística, *Odds ratio* = -7.09, $P = 0.016$, Figura 2.6). El ancho operativo, en cambio, no es restrictivo y la mayoría de los esfíngidos presentes serían congruentes con el mecanismo floral.

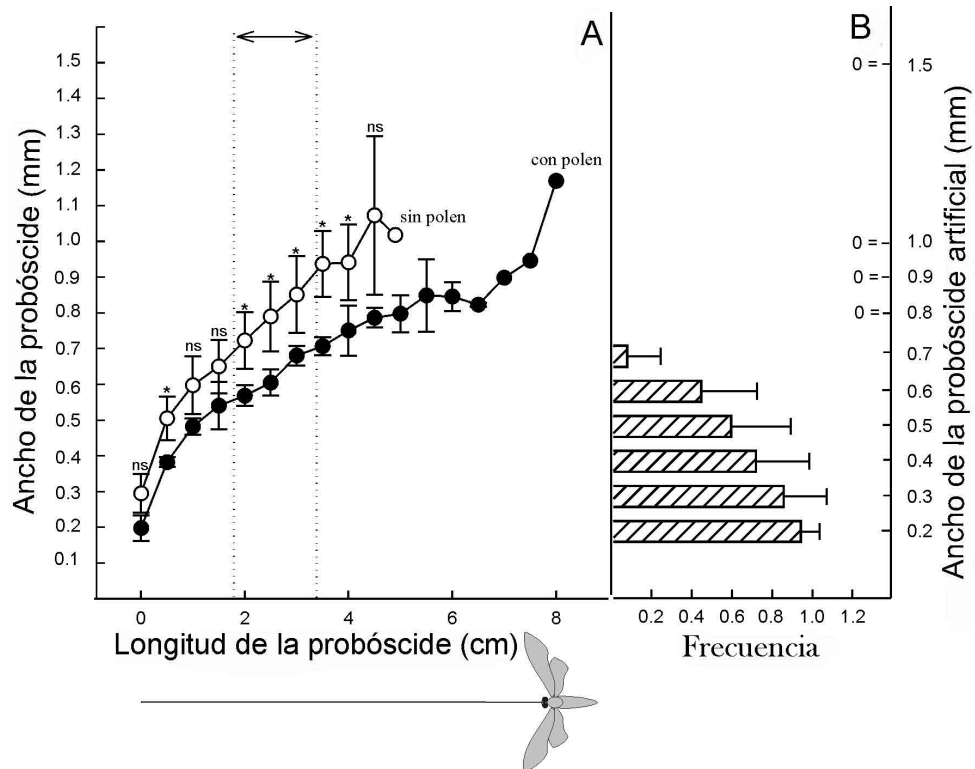
El caso de *Nicotiana longiflora*

Esta especie presenta flores hipocrateriformes, donde la distancia operativa es menor en comparación a las especies tratadas previamente (Figura 2.1D). Los tubos miden entre 55.0 y 70.0 mm de longitud en REY, estas dimensiones son inferiores a las registradas para numerosas poblaciones cuyos datos no se presentan aquí y que pueden superar los 90.0 mm de longitud. Las piezas fértiles están incluidas dentro del tubo corolino por lo que el polen es aplicado solamente sobre las probóscides. Sin embargo, a diferencia de *M. petraea*, la disposición de las anteras y del estigma es tal que el polen es aplicado por la flor a lo largo de toda la probóscide y no sobre un segmento limitado. La restricción a los polinizadores consistiría en que los esfíngidos, si sus probóscides fueran más cortas que la distancia operativa, no encontrarían retribución alguna o no la podrían aprovechar completamente. No habría ninguna restricción mecánica en el dispositivo de aplicación y recuperación de polen para que esfíngidos de cualquier longitud de probóscide actuaran como vectores de polen. Ello lo demuestran los datos de REY donde esta especie fue extensamente visitada por esfíngidos de distintas especies (Tabla 2.3). Es evidente que tanto individuos de probóscides cortas como largas actuaron como vectores de polen aunque la intensidad de la interacción varió según la longitud de la probóscide del polinizador (Figura 2.4C). Los esfíngidos de probóscides cortas tienen una probabilidad menor de llevar polen de esta especie que los esfíngidos de probóscides largas. La probabilidad de que esfíngidos de probóscides cortas lleven polen de esta especie es alta en comparación a la de otras especies de plantas (regresión logística, *Odds ratio* = -1654, $P = 0.020$, Figura 2.6). Resultados similares fueron encontrados en otra comunidad donde *Nicotiana sylvestris*, una especie esfingófila con flores tubulares de 71.9 ± 6.3 mm. de longitud era dominante. En este sitio el 73% de los esfíngidos capturados con polen de esta especie tenía probóscides mayores que 56.2 mm (Nattero *et al.*, 2003).

El caso de *Mandevilla laxa*

Esta especie presenta flores hipocrateriformes y un mecanismo de aplicación de polen similar a *M. petraea*, aunque con tubos corolinos de longitud marcadamente menor (44.2 ± 3.3 mm, Figura 2.1E). Contrariamente al caso de *M. petraea*, esta especie aplica el polen en un sector cercano al ápice de la probóscide y es polinizada principalmente por *Manduca tucumana*, una especie de esfíngido de probóscides largas (Figura 2.4D, Tabla 2.3). Ello es sorprendente porque sus flores cortas habrían sido accesibles a esfíngidos de probóscides tanto cortas como largas. Los datos de Moré *et al.* (2007) muestran que en esta especie el ancho operativo del mecanismo floral, más que la longitud de la flor en sí, es el factor clave que determina los esfíngidos que actúan como vectores de polen. Ello queda demostrado por la siguiente evidencia. Primero, probóscides artificiales de más de 0.7 mm de diámetro no pudieron operar el mecanismo de aplicación de polen de esta especie. Segundo, el ancho promedio de las probóscides cortas tuvieron más de 0.7 mm de diámetro en el segmento apical (20 a 40 mm desde el ápice) y fueron significativamente más anchas que las probóscides largas. Tercero, el polen se adhiere sobre probóscides largas en ese segmento apical. Es decir, que los esfíngidos de probóscides largas tenían probóscides más delgadas a la misma distancia desde el extremo apical que los esfíngidos de probóscides cortas (Figura 2.7A,B). Así, los esfíngidos con probóscides comparables en longitud con los tubos de las flores fueron menos apropiados para operar el mecanismo de aplicación de polen. Los esfíngidos de trompas largas mostraron una mayor probabilidad de transportar polen de esta especie según el análisis de regresión logística (*Odds ratio* = -71.9, $P < 0.001$, Figura 2.6). Ya que los esfíngidos no estarían impedidos de acceder al néctar por el largo de sus probóscides, la especializa-

Figura 2.7. A) Ancho medio de la probóscide en especies de esfíngidos de probóscides cortas que no transportaban polen de *Mandevilla laxa* (círculos blancos) y de probóscides largas que transportaban polen de *M. laxa* (círculos negros). La flecha de dos puntas indica el intervalo de altura de la probóscide a la cual el polen de *M. laxa* fue transportado. B) Frecuencia de intentos que desencadenaron el mecanismo de polinización en flores de *M. laxa*. Se utilizaron probóscides artificiales de diferentes diámetros. Los asteriscos indican diferencias significativas en el ancho de la probóscide entre las especies de esfíngidos que transportaron o no polen de *M. laxa*; ns = diferencia no significativa.



ción por parte de estas plantas estaría determinada por una estrategia de congruencia mecánica basada en el ancho operativo de las flores.

2.5. Consideraciones finales

Las causas biológicas que determinan el anidamiento en una red de interacciones deberían dar cuenta de por qué especies generalistas interactúan con varias especies especialistas. Desde la perspectiva de las plantas, las estrategias de especialización han sido usualmente interpretadas en el contexto de la competencia por polinizadores. Al respecto, Waser (1983) reconoce dos modalidades de competencia pertinentes en este contexto, a saber: por preferencia y a través de la transferencia interespecífica de polen. La primera sería evidente por el desplazamiento en atrayentes secundarios (señales visuales y olfativas) que las flores utilizan para atraer a sus polinizadores. Sobre este aspecto tenemos evidencia preliminar que en las comunidades de estudio, las especies cuyas flores se muestran amarillas al ojo humano, pueden diferenciarse en distintos colores distinguibles por el sistema visual de los esfíngidos (Balkenius y Kelber, 2004; Johnsen *et al.*, 2006). Además, estudios realizados en éstas y otras especies esfíngófilas no emparentadas presentes en las comunidades estudiadas muestran convergencia y también exclusividad en algunos de los compuestos químicos que constituyen el perfume floral de las especies. Aunque actualmente desconocemos las preferencias que puedan tener los esfíngidos a un compuesto o un bouquet particular, la exclusión mecánica debe necesariamente complementarse con atrayentes secundarios capaces de establecer preferencias. De lo contrario, los esfíngidos con probóscides demasiado cortas para alcanzar al néctar serían incapaces de reconocer a las fuentes retributivas de las que no lo son.

Las estrategias para impedir la transferencia interespecífica de polen más frecuentemente contempladas se refieren a la exclusión fenológica (Ashton *et al.*, 1988; Armbruster *et al.*, 1994; Stone *et al.*, 1998). Es muy probable que las restricciones fenológicas sean una causa importante en el anidamiento de las redes planta-esfíngidos. En efecto, las plantas esfíngófilas pueden ser especialistas en polinizadores que casi siempre están disponibles, ya que los esfíngidos son longevos en comparación al período de floración. En cambio, los esfíngidos deben recurrir a múltiples fuentes de néctar ya que la baja densidad de flores que presentan algunas especies y el período de floración acotado en el tiempo no alcanzarían para satisfacer las necesidades energéticas de un esfíngido que se especialice en sólo una especie de planta (Janzen, 1984; Agosta y Janzen, 2005).

Se suman a las estrategias de restricción antes mencionadas, las restricciones estructurales que nos ilustran los cinco casos aquí presentados y que se manifiestan de varias formas, a saber: primero, las plantas disponen de arquitecturas florales muy diferentes, que se relacionan a su vez con la morfología funcional ya que determinan qué parte del cuerpo del polinizador será utilizada por las anteras para aplicar el polen y por los estigmas para recogerlo. Como vimos, según la especie de planta, pueden ser utilizados para el transporte del polen: la probóscide, la parte ventral de las alas y del cuerpo, o los ojos. Otras especies polinizadas por esfíngidos nos ilustran arquitecturas que pueden sumar a las anteriores distintas estrategias para utilizar el cuerpo de los vectores para el traslado de polen. Tal es el caso de las flores infundibuliformes (en forma embudo) de algunas especies de la familia Cactaceae, que permiten aplicar polen sobre todo el cuerpo, ya que

los insectos deben zambullirse completamente dentro de las flores (Haber y Frankie, 1989; Silva y Sazima, 1995), y formas bilabiadas que colocan el polen sobre el dorso del polinizador como especies de *Craniolaria* (Martyniaceae) y *Tanaecium* (Bignoniaceae) (Gentry, 1990). Así, distintas plantas podrían utilizar no sólo las mismas especies sino los mismos individuos como vectores. Además, se mantendrían al mínimo las desventajas causadas por el depósito de polen en áreas superpuestas del polinizador, que tendría como consecuencia la pérdida de polen por depósitos incongruentes y reducción de la eficacia femenina por congestión de estigmas. Igualmente, sistemas precisos de remoción/depósito evitan la pérdida de polen y hacen más eficiente el proceso de polinización. Este fenómeno ha sido tempranamente reconocido como “adaptación diferencial al mismo polinizador” (Stebbins, 1970) y confirmado en diversos sistemas de planta-vector de polen (Dressler, 1968; Waser, 1978, 1983; Armbruster y Herzig, 1984; Von Helversen, 1993; Armbruster *et al.*, 1994; Buzato *et al.*, 2000; Ollerton *et al.*, 2003). En la comunidad de CB por ejemplo, los esfingidos de trompas muy largas pueden transportar, con una interferencia mínima, polen de *Caesalpinia gilliesii* (alas y abdomen), *Mandevilla petraea* (cúmulo en la base de la probóscide), y *Nicotiana longiflora* (a lo largo de la probóscide). Sin embargo, otras especies con flores tubulares más cortas presentes en la comunidad, también depositan polen a lo largo de la probóscide interfiriendo entre sí en diferente grado (*Cestrum parqui* y *Petunia axillaris*, Solanaceae, *Tillandsia xiphiodes*, Bromeliaceae).

Segundo, las plantas, sin impedir el acceso a la recompensa en las flores, pueden restringir el número de especies con las que interactúan y modular la intensidad de estas interacciones mediante la simple congruencia entre la longitud de las flores y la longitud de la probóscide de los esfingidos (congruencia en longitud), siempre que el polen sea depositado a una altura estandarizada sobre el cuerpo del visitante. El caso de *C. gilliesii* ilustra cómo la congruencia en longitud permite utilizar como polinizadores a especies pertenecientes a un grupo funcional de probóscides intermedias. El ejemplo de *Mandevilla laxa* nos muestra que esta congruencia puede actuar estableciendo restricciones de ancho (congruencia en ancho), ya que visitantes con probóscides superiores a cierto diámetro crítico no actúan como vectores de polen. Aquí no parecen importantes las preferencias ya que los esfingidos pueden seguir obteniendo recompensas aunque no sean mecánicamente congruentes y, por lo tanto, tampoco aptos para transferir polen.

Tercero, referido a la exclusión mecánica de polinizadores de trompas cortas, en los casos aquí descritos y muchos análogos extensamente citados en la literatura (e.g., Gregory, 1964; Miller, 1981; Feinsinger, 1983; Robertson y Wyatt, 1990; Johnson y Steiner, 1997; Nilsson, 1998; Alexandersson y Johnson, 2002), las plantas acotan el ensamble de polinizadores restringiendo el acceso al néctar a aquellas especies que presentan probóscides más cortas que las distancias operativas. Este mecanismo es también conocido por su impacto en la selección direccional: variantes con flores demasiado cortas, por falta de congruencia con visitantes de probóscides largas, no recibirían ni entregarían polen y estarían en desventaja reproductiva en comparación con las variantes de flores largas, que podrían recibir polen de polinizadores tanto de probóscides largas como medianas (Gregory, 1964; Miller, 1981; Feinsinger, 1983; Robertson y Wyatt, 1990; Johnson y Steiner, 1997; Nilsson, 1998).

No cabe duda que además de desacoplamientos fenológicos y morfológicos (arquitecturas, congruencia y exclusión mecánica), la abundancia de las especies que interac-

túan es una causa importante en la asimetría de las redes planta-esfíngido aquí tratadas, como queda reflejado por las correlaciones positivas entre el número de plantas que visita una especie de esfíngido y su abundancia. Así, en CB las especies de esfíngidos más abundantes fueron las que interactuaron con un mayor número de especies de plantas. Especies muy comunes y de períodos de floración muy prolongados, como *Cestrum parqui* o *Nicotiana longiflora*, interactuaron con un mayor número de especies de esfíngidos que especies raras o de períodos de floración acotados como *Mandevilla petraea* y *Trichocereus candicans* (Cactaceae). Asimismo, la red de interacción cuantitativa obtenida en CB muestra una asimetría en la intensidad de las interacciones, donde *Mandevilla petraea* depende casi exclusivamente de esfíngidos de trompas largas, mientras que éstos dependen débilmente de esta planta ya que visitan otras especies presentes en la comunidad. Por otro lado, no todas las especies de esfíngidos que se asocian con una determinada especie de planta lo hacen con la misma intensidad.

Contrastando con las variadas formas con que las plantas interactúan con los esfíngidos, los esfíngidos parecen más limitados en la variedad de formas de interactuar mecánicamente con las flores: solamente obtienen de ellas néctar con la probóscide. Por lo que conocemos hasta ahora, la variación en la longitud de las probóscides permitiría a los esfíngidos limitar o expandir el número de fuentes de néctar. Sin embargo, poco conocemos sobre otras posibilidades de interacción mecánica, aunque fueran dignas de ser exploradas. Tal sería el caso de diferentes habilidades de vuelo, que, cuando más flexibles, quizás permitirían acceso a flores inclinadas o péndulas (Janzen, 1984).

Agradecimientos

Estamos muy agradecidos de Boris Schlumpberger, Julieta Nattero, Mariana Roqueiro, Gerardo Robledo, Marina Arce-Miller, Santiago Benítez-Vieyra, Martín Medina, Lucrecia Díaz, Amots Dafni, Robert Raguso, Ana Wertlen y Natalia Hempel de Ibarra por su invaluable ayuda en el trabajo de campo y a Ian J. Kitching por su experta opinión en taxonomía de esfíngidos y a Diego Vázquez que nos asesoró en los análisis de asimetría de las redes. Mary Endress, Robert Raguso, Jeff Ollerton, Immanuel Noy-Meir e Ian J. Kitching hicieron valiosas sugerencias en distintas partes de este estudio. El escrito final se benefició de la revisión constructiva de Rocío Perez-Barrales y Juan Arroyo. Nuestro trabajo ha sido financiado por CONICET, SECYT (UNCba), FONCYT, Idea Wild, Myndel Botanica Foundation y National Geographic Society. AAC y ANS forman parte de la planta de investigadores de CONICET y MM es becaria doctoral de la misma institución. Queremos agradecer al Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) por haber financiado y promovido la interacción entre diferentes grupos de trabajo iberoamericanos, y en particular a Rodrigo Medel y Regino Zamora que alentaron la redacción de este capítulo además de otras colaboraciones.

CAPÍTULO 3

Diversidad de polinizadores, generalización ecológica y conservación de plantas

JOSÉ M. GÓMEZ Y FRANCISCO PERFECTTI

3.1. Introducción

La mayoría de la información empírica existente muestra que muchas especies de plantas son visitadas y polinizadas por un amplio y diverso espectro de especies animales (Herrera, 1996; Gómez y Zamora, 2006). Como consecuencia, la ecología y evolución de la generalización en sistemas de polinización son actualmente el foco de atención de un gran número de investigadores (Waser *et al.*, 1996; Herrera, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Waser y Ollerton, 2006). La determinación de las causas que provocan que, contrario a la visión ortodoxa, la generalización sea frecuente en los sistemas de polinización es un programa de investigación muy activo y exitoso, que ha generado una gran cantidad de información sobre el funcionamiento de dichos sistemas. A nivel evolutivo, dos causas principales suelen ser esgrimidas para explicar la existencia de sistemas de polinización generalistas: la variación espacio-temporal en la identidad de los polinizadores más efectivos y la similitud en las presiones selectivas producidas por especies de polinizadores alejadas filogenéticamente (Aigner, 2006; Gómez y Zamora, 2006). Por el contrario, las causas ecológicas que determinan la diversidad de polinizadores visitantes a una determinada especie vegetal no están del todo esclarecidas.

A pesar del esfuerzo destinado a caracterizar la generalización en sistemas de polinización y a determinar las posibles causas de su ubicuidad, apenas existe información sobre las consecuencias de dicha generalización para las poblaciones vegetales. Desde un punto de vista estrictamente evolutivo, se supone que la generalización disminuye la capacidad de las plantas de responder a la selección mediada por los polinizadores más frecuentes y/o abundantes, disminuyendo así el potencial de microevolución y adaptación (Johnson y Steiner, 2000; pero ver Gómez y Zamora, 2006; Sargent y Otto, 2006). Desde una perspectiva ecológica, la generalización favorece la capacidad competitiva y el potencial de colonización e invasión de muchas especies de plantas (Richardson *et al.*, 2000ab). A pesar de esto, aún faltan estudios ecológicos empíricos y teóricos que exploren la relación funcional entre el nivel de generalización y diversidad de polinizadores que visitan las especies de plantas y el potencial reproductivo y demográfico de estas últimas (Kremen *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2003a; Gómez *et al.*, 2007). Este esfuerzo es hoy en día aún más necesario que nunca en el contexto de crisis de polinizadores que está asolando muchos ecosistemas de nuestro planeta. Una comprensión rigurosa y precisa de dicho efecto es crucial no sólo para entender la evolución de la generalización en los sistemas de polinización sino también para desarrollar herramientas de gestión y control y poder establecer adecuadas estrategias de conservación (Kearns *et al.*, 1998;

Allen-Wardell *et al.*, 1998; Memmott *et al.*, 2004; Jaboury, 2005; Beismejijer *et al.*, 2006; Klein *et al.*, 2006).

El propósito de este capítulo es explorar las consecuencias que tiene una modificación de la diversidad de polinizadores en la reproducción de las plantas y en la dinámica de sus poblaciones. Para ello, el capítulo abordará una serie de preguntas, que servirán para entender mejor la relación existente entre diversidad de polinizadores, generalización, y adecuación de las plantas. Empezaremos explicando brevemente cómo se define y cuantifica la generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. Seguiremos explorando las causas ecológicas de la generalización, para luego describir los patrones de variación espacio-temporal en la diversidad de polinizadores. A continuación, revisaremos los escasos estudios empíricos que existen sobre el tema, específicamente en lo relacionado al efecto que un cambio en la diversidad de polinizadores tiene sobre la reproducción y demografía de las plantas. Finalizamos el capítulo modelando la relación entre la diversidad de polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas en varios escenarios de polinización.

3.2. Cómo definir generalización

Existen numerosos intentos de definir adecuadamente el concepto de generalización. En biología de la polinización, generalización ha sido definida desde una perspectiva puramente ecológica o bien desde una perspectiva evolutiva. Evolutivamente hablando, generalización se considera como la ausencia de rasgos adaptados a la interacción con una o unas pocas especies de animales altamente eficientes. Así definida, generalización está inversamente relacionada con el grado de ajuste o adaptación de las plantas a sus polinizadores. Desde una perspectiva puramente ecológica, generalización se define simplemente como el uso de un espectro amplio de recursos, es decir, se equipara con una gran amplitud de nicho (Futuyma, 2001). Adecuando esta definición a la biología de la polinización, Armbruster *et al.* (1999, 2000) definen operativamente generalización como la polinización exitosa por un número elevado de especies animales. Este concepto de generalización ecológica será el que usaremos a lo largo de este capítulo. El concepto ecológico de generalización tiene las siguientes cuatro características (Figura 3.1):

- 1) Es un concepto relativo. Generalización y especialización son términos comparativos que no representan soluciones únicas y excluyentes. Así, podemos ubicar a las diferentes especies de plantas a lo largo de un eje de uso de recursos, donde unas especies son más o menos especializadas en relación a otras. La generalización mide la amplitud en el uso de los recursos, que es una variable continua.
- 2) Es un concepto dependiente del contexto. El grado de generalización dependerá de una mayor capacidad de usar los recursos disponibles. Así, una planta que habite una región altamente empobrecida o un ecosistema poco diverso podría ser considerada más generalista que otra planta polinizada por el mismo número de polinizadores pero que habita un región rica y diversa. Por ello, para determinar el grado de generalización de una especie vegetal, es conveniente en algunos casos considerar la fauna de polinizadores disponibles en la región. Las comparaciones entre especies que habiten diferentes localidades, hábitats o ecosistemas hay por tanto que efectuarlas con suma cautela. Asimismo, bajo esta idea, algunas especies

pueden ser generalistas a una escala espacial amplia, pero especialistas a escalas poblacionales reducidas.

- 3) Depende de la equitatividad de recursos usados. El grado de generalización es sensible a la sobrerrepresentación de un determinado recurso en el conjunto de recursos usados. Así, dos conjuntos de polinizadores compuestos por el mismo número de especies podrían tener diferentes grados de generalización si en uno de los conjuntos casi todas las visitas son efectuadas por unas pocas especies.
- 4) Es sensible a la diversidad funcional y filética de los recursos, es decir, de los polinizadores. Así, una planta polinizada por pocas especies perteneciente a grupos filéticos diferentes podría ser considerada más generalista que una planta polinizada por muchas especies de animales íntimamente relacionadas entre sí (Fenster *et al.*, 2004; Gómez y Zamora, 2006). De forma similar, podemos considerar también la diversidad funcional de los animales polinizadores como una estimación más rigurosa del grado de generalización. Una especie vegetal polinizada por coleópteros, abejas de trompa corta y moscas de trompa larga podría ser considerada más generalista que una especie de planta polinizada sólo por insectos de trompa larga.

Generalización como característica poblacional

Las estimaciones de generalización ecológica son válidas principalmente a escala local. Esto significa que la generalización ecológica de una planta es una característica poblacional, y como tal debe ser estudiada preferentemente a esta escala espacial. Si se agrupan observaciones de diferentes poblaciones, estaremos obviando procesos ecológicos importantes que determinan el grado de generalización, como son los factores abióticos externos que determinan la viabilidad de las poblaciones de animales, la com-

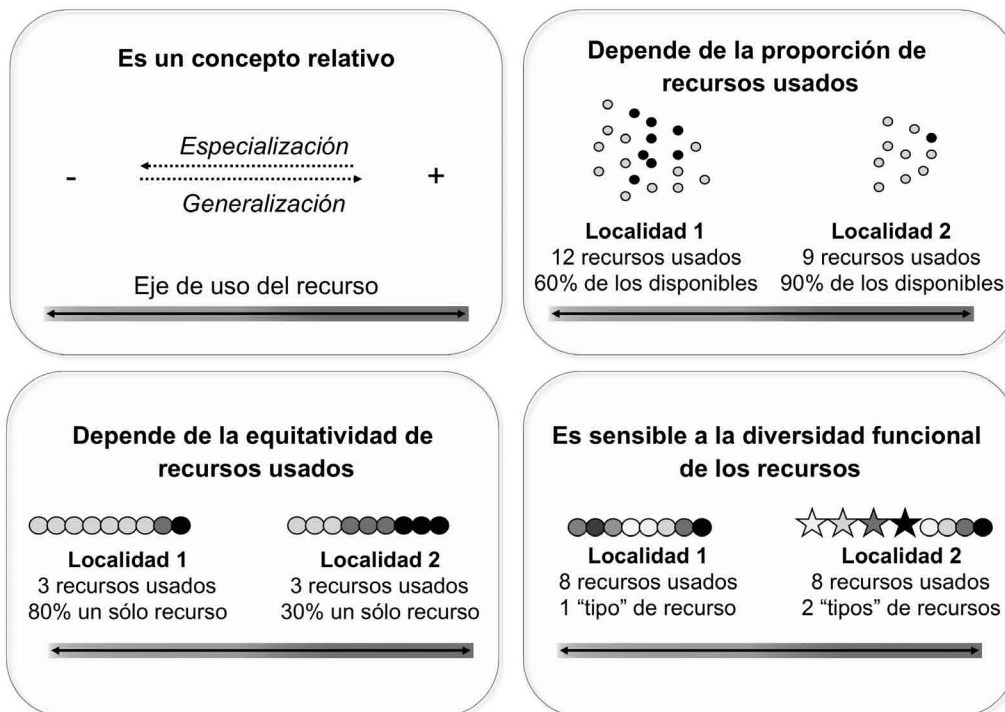


Figura 3.1. Principales características del concepto ecológico de generalización.

petencia y/o facilitación ejercida por especies vegetales co-ocurrentes o los procesos de adaptación local. Es muy probable que las estimaciones de generalización generadas sobre la base de varias localidades se refieran más al grado de generalización evolutiva de la planta que a su grado de generalización ecológica. Aunque relacionadas, ambas variables no son idénticas.

3.3. Cómo cuantificar la generalización: una mirada a la ecología de comunidades

La generalización ha sido tradicionalmente estimada como el número de diferentes especies de polinizadores que visitan una determinada especie de planta. Sin embargo, tal como ha sido definida, generalización es un concepto netamente ecológico y como tal, reúne características que han sido obviadas en todas las discusiones llevadas a cabo durante las pasadas décadas.

Desde una perspectiva de ecología de comunidades, el grado de generalización de una población de plantas se puede estimar de forma más rigurosa no sólo como el número de especies que visitan sus flores (riqueza específica de polinizadores), sino además como la diversidad de dichos visitantes. Esta idea nos abre un amplio abanico de posibilidades de cuantificación de generalización.

Riqueza específica observada

En primer lugar, la generalización se puede cuantificar como la riqueza específica de polinizadores. Usualmente se utiliza la riqueza observada, que se nomina como S_{obs} . Esta se refiere al número de especies o de OTUS (Operational Taxonomic Units) de visitantes florales detectados en una población durante una estación reproductiva. Esta estimación de generalización es la forma más simple de describir la diversidad local, y es por ello la más usada en los estudios de biología de la polinización. Se describe como (Ecuación 3.1),

$$\text{Ecuación 3.1} \quad S_{obs} = \sum_{j=1}^H s_j$$

donde s_j es el número de especies presente exclusivamente en j muestras (así, s_1 son especies que aparecen exclusivamente en una muestra, s_2 son las especies que aparecen en exclusivamente en dos muestras, y así sucesivamente), siendo H el número total de muestras (Colwell *et al.*, 2004). Sin embargo, esta estimación posee algunos problemas: 1) Es muy sensible al esfuerzo de muestreo. En principio, es imposible detectar todas las especies y sus abundancias relativas mediante un número limitado, aunque grande, de censos (Chao *et al.*, 2005). 2) Además, la detectabilidad de las especies raras varía de una localidad a otra, por lo que la mera comparación de riquezas observadas puede conllevar grandes sesgos e inexactitudes. 3) Como consecuencia del punto anterior, existe una correlación positiva entre número de individuos censados y número de especies registradas (Bunge y Fitzpatrick, 1993).

Una forma rápida de reducir el problema del esfuerzo de muestreo es expresar la riqueza de especies en términos relativos, estandarizando por individuos censados (riqueza numérica de especies) o por muestra efectuada (densidad de especies). Sin embargo, esta solución es sólo parcial, ya que estos índices aún serán sensibles al esfuerzo de muestreo porque en muchos casos las especies más escasas son muestreadas con menor probabilidad de lo que cabría esperar en función de su abundancia. Para superar este problema, se han desarrollado en los últimos tiempos una serie de estimadores de la riqueza específica. Estos estimadores usan dos métodos: extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies, y la aplicación de métodos de estimación no paramétricos (Magurran, 2004).

Curvas de acumulación de especies

Se basan en el principio de que el número de especies nuevas que se muestrean disminuye a medida que aumentamos el esfuerzo de muestreo. Representado gráficamente, se obtendrá una curva de saturación de especies, que se denominan curvas de acumulación. Una curva de acumulación es un gráfico del número de especies observadas en función de alguna medida del esfuerzo de muestreo y puede basarse en el número de especies por censo o en el número de especies por individuo censado (Gotelli y Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2004). A partir de una curva de acumulación de especies podemos extrapolar el número máximo de especies mediante ajustes a funciones asintóticas con ecuación conocidas. La más usada es la función de Michaelis-Menten (Ecuación 3.2):

$$S_n = \frac{S_{max} * n}{B + n} \quad \text{Ecuación 3.2}$$

donde S_n es el número de especies observadas, S_{max} es el número de especies total, y B es el esfuerzo de muestreo requerido para detectar el 50% de las especies. El objetivo es hallar S_{max} . Un método mejorado para estimar este parámetro es aleatorizar muchas veces el orden de entrada de especies en la muestra.

No se debe confundir las curvas de acumulación con las curvas de rarefacción. Estas últimas, por el contrario, se obtienen mediante el remuestreo repetido de un conjunto de N individuos o muestras, tomados al azar, representados gráficamente frente al número de individuos o muestras. Este remuestreo se lleva a cabo usualmente sin reemplazo. Así, la rarefacción genera un número esperado de especies en una colección pequeña de n individuos o muestras obtenidas al azar del conjunto inicial de N individuos o muestras (Gotelli y Colwell, 2001). Las curvas de rarefacción se utilizan para comparar la riqueza específica observada en varias localidades (Gotelli y Entsminger, 2005).

Estimadores no paramétricos de la riqueza

Son estimadores que usan algoritmos similares a los usados en los estudios de captura-recaptura para estimar tamaños poblacionales (Magurran, 2004). Suelen tener en cuenta la abundancia relativa de las especies raras o que están representadas por sólo uno o

dos individuos. Por ello, son estimadores muy robustos, aunque suelen sobreestimar la riqueza específica real. Los índices más usados son el índice de Chao₁ (S_{Chao1}), el índice ACE (S_{ACE}), el índice ICE (S_{ICE}) y el índice de Jackknife de primer orden (S_{jack}) (Chiarucci et al. 2003). En la Tabla 3.1 se indica como calcular cada uno de estos índices. Cada índice es apropiado en cada situación. Por ejemplo, S_{ICE} es el más recomendado cuando se analizan agrupaciones de especies comparables, mientras que S_{jack} es muy apropiado para datos de incidencia de especies, más que abundancia (Walther y Morand, 1998). El muestreo se considera adecuado cuando las curvas de acumulación y los estimadores de riqueza convergen en sus valores máximos (Colwell et al., 2004). La principal ventaja de estos índices radica en que permite obtener estimaciones muy exacta del número de especies de una localidad con un esfuerzo de muestreo moderado (Brose, 2002; Chiarucci et al., 2003).

Tabla 3.1. Principales estimadores no paramétricos de la riqueza.

Índice	Fórmula	Definición de variables
Chao 1	$S_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2^2}$	F_1 = frecuencia de especies con 1 individuo F_2 = frecuencia de especies con 2 individuos
ACE	$S_{ACE} = S_{abund} + \frac{S_{rara}}{C_{ACE}} + \frac{F_1}{C_{ACE}} \gamma_{ACE}^2$	$S_{obs} = S_{rara} + S_{abund}$ $C_{ACE} = 1 - F_1 / N_{rara}$ S_{abund} = número de especies abundantes (> 10 individuos por especie) S_{rara} = número de especies raras (<= 10 individuos por especie) N_{rara} = número total de individuos en las especies raras
ICE	$S_{ICE} = S_{freq} + \frac{S_{inf}}{C_{ICE}} + \frac{Q_1}{C_{ICE}} \gamma_{ICE}^2$	$S_{obs} = S_{inf} + S_{freq}$ S_{freq} = número de especies frecuentes (aparecen en > 10 muestras) S_{inf} = número de especies infrecuentes (aparecen en <= 10 muestras) Q_1 = frecuencia de especies únicas $C_{ICE} = 1 - Q_1 / N_{inf}$ N_{inf} = número total de ocurrencia de las especies infrecuentes
Jackknife	$S_{jack} = S_{obs} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$	m = número total de muestras

Medidas de diversidad: introduciendo la equitatividad de las especies

El problema que tienen todos los índices de riqueza es que no consideran la equitatividad de las muestras, es decir, cómo se distribuyen los individuos muestreados entre las especies. Este dato es importante porque nos indica la probabilidad que tiene una planta de ser visitada por diferentes especies de polinizadores, lo cual dependerá de las abundancias relativas o de la intensidad de interacción de éstos. Hay muchos índices que recogen esta doble vertiente de riqueza de especies y equitatividad. Quizás los más

usados son el índice de Shannon (H') y el índice de probabilidad interespecífica de encuentro de Hurlbert (PIE). El índice de Shannon se computa como (Ecuación 3.3),

$$H' = \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \tag{Ecuación 3.3}$$

donde p_i es la abundancia relativa de la especie i . El índice de Hurlbert se calcula como (Ecuación 3.4),

$$\text{PIE} = \left[\frac{N}{N-1} \right] \left[1 - \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \right] \tag{Ecuación 3.4}$$

donde s es el número de especies, N es el número total de individuos y n_i es el número de individuos de la especie i . Estos índices ofrecen una información complementaria a la ofrecida por los índices de riqueza específica. Sin embargo, es importante tener en cuenta que son menos exactos con tamaños de muestras pequeños.

3.4. Causas ecológicas y evolutivas de la diversidad de polinizadores

A nivel interespecífico existen especies de plantas que poseen conjuntos de polinizadores especializados frente a otras que poseen insectos generalizados. Es obvio decir que a este nivel, los principales factores que determinan la diversidad de polinizadores que visitan una planta suelen ser de carácter evolutivo. Su análisis, aunque interesante, escapa al objetivo de este capítulo, aunque el lector puede consultar algunas revisiones recientes (Waser *et al.*, 1996; Gómez, 2002; Gómez y Zamora, 2006). Más interesante para nuestros objetivos es comentar qué factores afectan a la diversidad de polinizadores a un nivel intraespecífico. Es decir, por qué algunas poblaciones de plantas tienen un conjunto más diverso de polinizadores que otras poblaciones de plantas. La mayoría de estas causas ecológicas son extrínsecas, es decir, no vienen determinadas exclusivamente por características o rasgos de la propia planta. Asimismo, es importante tener en cuenta que todos estos factores no son independientes entre sí. Al contrario, en muchos casos dichos factores están íntimamente interrelacionados y actúan de forma sinérgica.

Tipo de hábitat ocupado por una especie vegetal

Una primera causa que determina la diversidad de polinizadores es el tipo de hábitat. El hábitat afecta a la diversidad de polinizadores mediante su efecto inmediato sobre los requerimientos ecofisiológicos de los polinizadores que determina las especies de polinizadores que pueden permanecer en dicho hábitat. Como consecuencia, las plantas que ocupan diferentes hábitats suelen enfrentarse a conjuntos de polinizadores con diferente diversidad. En este sentido, muchos estudios han mostrado que la diversidad, abundancia y actividad de insectos es menor en ecosistemas de montaña que en ecosis-

temas de menor altitud (e.g., Kearns, 1992; Kearns e Inouye, 1994; Gómez y Zamora, 1999). Esta tendencia se ha verificado en poblaciones diferentes de la misma especie (Bingham y Orthner, 1998; Gómez y Zamora, 1999; Totland, 2001; Medan, 2003), en pares de subespecies distribuidas a distinta altitud (Blionis y Vokou, 2002), en especies emparentadas y también a nivel comunitario (McCall y Primack, 1992). Las tasas de visita de polinizadores también son más bajas en especies de altura respecto a especies emparentadas de distribución más amplia (Eriksen *et al.*, 1993; Kasagi y Kudo, 2003). A esta escasez no sólo contribuye una disminución en la abundancia poblacional de los polinizadores, sino una alteración en su patrón de actividad diaria como consecuencia de las extremas y cambiantes condiciones climatológicas típicas de la alta montaña (McCall y Primack, 1992).

Efecto del tamaño poblacional y de la densidad de las plantas

Un factor importante que afecta la diversidad de polinizadores es el tamaño poblacional de la propia planta. Poblaciones vegetales mayores suelen atraer a una mayor diversidad de polinizadores que poblaciones vegetales pequeñas. El tamaño poblacional de muchas especies de plantas depende en gran medida del área de hábitat disponible o tamaño del fragmento (Sih y Baltus, 1987), por lo que esta relación entre tamaño poblacional de plantas y diversidad de polinizadores se puede entender en el contexto de la relación general que existe entre riqueza de especies y área, si suponemos que el tamaño poblacional representa el área de hábitat disponible para los polinizadores. La relación entre tamaño de fragmento y riqueza de especies de polinizadores se supone universal, y ha sido demostrada en algunos casos (Sih y Baltus, 1987; Jennersten, 1988; Steffan-Dewenter, 2003). Sin embargo, a medida que se profundiza en su estudio empírico, emergen algunos resultados contradictorios. Por ejemplo, Donaldson *et al.* (2002), estudiando fragmentos de hábitat en Sudáfrica, encontraron que la riqueza total de abejas, moscas y mariposas no varió con el tamaño de los fragmentos, aunque la abundancia de algunas especies sí lo hizo. Más recientemente, Galetto *et al.* (2007) han mostrado que no existe una relación clara entre riqueza de especies de polinizadores y tamaño de fragmento en el Bosque Chaqueño de Argentina. Curiosamente, Conner y Neumeier (1995) encuentran que poblaciones grandes de *Brassica nigra* poseen menor diversidad de polinizadores porque son monopolizadas por las abejas melíferas, que expulsan a las abejas solitarias más pequeñas y de menor habilidad competitiva.

Además de la abundancia de flores, la densidad de ellas también puede afectar a la diversidad de polinizadores. La densidad de flores viene determinada en muchos casos por la propia productividad del hábitat. Poblaciones vegetales más densas suelen atraer a una mayor diversidad de polinizadores que poblaciones vegetales poco densas porque representan un recurso más atractivo. Esto ha sido demostrado por Kunin (1997), quien de forma experimental demostró que la densidad, pero no el número de plantas de *Brassica kaber*, tiene un fuerte efecto sobre la diversidad de polinizadores que visitan sus flores. De forma similar, Bosch y Waser (2001) demostraron que la densidad de *Aconitum columbianum* afecta positivamente a la tasa de visita de varias especies de abejas, mientras que Hegland y Boeke (2006) encontraron que la diversidad de abejorros del género *Bombus* y de coleópteros florícolas depende en muchas praderas noruegas de la densidad de flores.

Relación diversidad-abundancia de visitantes florales

Un cuarto factor que afecta a la diversidad de polinizadores es su propia abundancia. La relación entre abundancia y diversidad es una relación universal en ecología (ver por ejemplo Huston, 1995), que ha sido hallada también para insectos antófilos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter, 2003). La abundancia de insectos puede estar motivada por factores externos, tales como la productividad del hábitat, la disponibilidad de sitios para reproducción, ovoposición y puesta, la probabilidad de supervivencia de los insectos durante estadios larvarios, etc. Además de estos factores extrínsecos, la abundancia de insectos antófilos puede estar modulada por algunos factores descritos anteriormente. Por ejemplo, poblaciones vegetales mayores o más densas soportan una mayor abundancia de insectos, lo que a su vez afecta a la diversidad de doble forma. Mustajärvi *et al.* (2001) demostró que poblaciones más grandes de *Lychmis viscaria* atraen un mayor número de abejorros del género *Bombus*, lo que incrementó indirectamente la diversidad de insectos polinizadores de dichas plantas.

Diversidad de plantas acompañantes

Un factor adicional que puede determinar la diversidad de polinizadores que visitan las flores de una especie de planta es la comunidad vegetal acompañante. El efecto de la comunidad vegetal sobre el conjunto de polinizadores puede ser negativo y/o positivo, y el balance entre ambos efectos determinará si la relación que se establece entre las plantas es competitiva o facilitadora (Rathcke, 1983; Waser, 1983; Feldman *et al.*, 2004). Las plantas acompañantes pueden disminuir la diversidad de polinizadores de nuestra planta focal secuestrando determinadas especies de polinizadores, un mecanismo que Waser (1983) denominó “competencia mediada por la preferencia de los polinizadores”. Es necesario resaltar que la competencia entre plantas que comparten polinizadores también puede aparecer mediante la transferencia de polen heteroespecífico, aunque los efectos de este mecanismo no se manifiestan a través de una disminución en la diversidad del conjunto de polinizadores. Aunque es considerado un elemento estructurador de las comunidades vegetales, desgraciadamente no abundan los estudios que hayan mostrado que la competencia entre plantas puede afectar a la tasa de visita y diversidad de polinizadores (Brown *et al.*, 2002; Bell *et al.*, 2005).

Además de competir por polinizadores, la presencia de algunas plantas acompañantes puede incrementar la diversidad de polinizadores de nuestra planta focal permitiendo el establecimiento en el hábitat de especies polinizadoras que necesitan más de una especie vegetal para su completo desarrollo, ya sea de forma simultánea o secuencial. Por ejemplo, muchas mariposas son especialistas durante su estadio larvario, para pasar durante su corta vida como adulto a libar de las flores de especies de plantas que coexisten en un mismo sitio. De igual manera, algunas especies de abejas nidifican en ramas secas de unas pocas especies de plantas, por lo que la presencia de estas plantas puede ayudar al establecimiento de estas abejas solitarias. Curiosamente, pocos estudios empíricos han demostrado facilitación entre plantas por polinizadores en sistemas naturales (Schemske, 1981; Rathcke, 1988; Laverty, 1992; Lamont *et al.*, 1993), aunque recientemente Lopezaraiza-Mikel *et al.* (2007) han mostrado experimentalmente que la introducción de una especie invasora en una comunidad de plantas puede incrementar la diversidad de polinizadores de las especies nativas.

Efectos tróficos producidos por depredadores o competidores

Finalmente, las interacciones bióticas pueden jugar un papel sustancial sobre la estructura y dinámica de las comunidades de insectos antófilos. Aún son escasos los estudios que han abordado esta relación, pero es fácilmente entendible que un aumento en la presión de depredación por parte de depredadores generalistas debería contribuir a aumentar la diversidad de las comunidades de insectos florícolas, como ha sido comprobado una multitud de veces para otras comunidades de insectos. Otras interacciones bióticas también pueden afectar a la diversidad de insectos florícolas de forma menos evidente. Por ejemplo, diversos ungulados incrementan la diversidad de polinizadores en algunas poblaciones de *Erysimum mediohispanicum* donde el polinizador más abundante es *Meligethes aureus* (Nitidulidae) (Gómez, 2005). Aparentemente, los ungulados afectan a la densidad de plantas y benefician a otros polinizadores con mayor capacidad de vuelo, disminuyendo la dominancia de estos pequeños coleópteros con baja tendencia a moverse entre plantas.

3.5. Variación espacio-temporal en la diversidad de polinizadores

Plantas polinizadas por varias especies de animales generalmente muestran una conspicua variación espacial y temporal en la diversidad de sus visitantes florales. A pesar de ello, es notable el hecho de que aún son pocos los estudios que han explorado explícitamente esta cuestión. Así, existen bastantes datos empíricos que demuestran que la abundancia y composición específica de conjuntos de polinizadores varían entre poblaciones o entre años (ver referencias en Ollerton y Cranmer, 2002; Gómez y Zamora, 2006). Sin embargo, son escasísimos los estudios que han demostrado esta variación para la diversidad de visitantes florales. Quizás uno de los estudios más completos realizados hasta la fecha sobre este asunto sea el de Herrera (2005) con la alhucema (*Lavandula latifolia*, Lamiaceae). La riqueza de polinizadores observada a nivel de población osciló entre 3 y 30 especies de insectos en un conjunto de 15 poblaciones estudiadas. Más importante, las curvas de rarefacción difirieron entre poblaciones pero fueron similares entre años para una misma población, lo que sugiere que la diversidad de polinizadores es específica de cada localidad. Esta observación puede tener profundas consecuencias para el establecimiento de mosaicos de polinización a escala regional. Moeller (2005) ha mostrado un caso similar con *Clarkia xantiana* spp. *xantiana*. Este autor encontró la existencia de un núcleo de polinizadores que mantenían una especial interacción con la planta, pero que dicha interacción era diluida por la presencia de un nutrido grupo de visitantes accidentales poco eficientes. En un contexto geográfico, la diversidad de polinizadores variaba debido a la presencia y abundancia relativa de estos polinizadores accidentales.

Consecuencias para la reproducción y demografía de las plantas hospedadoras

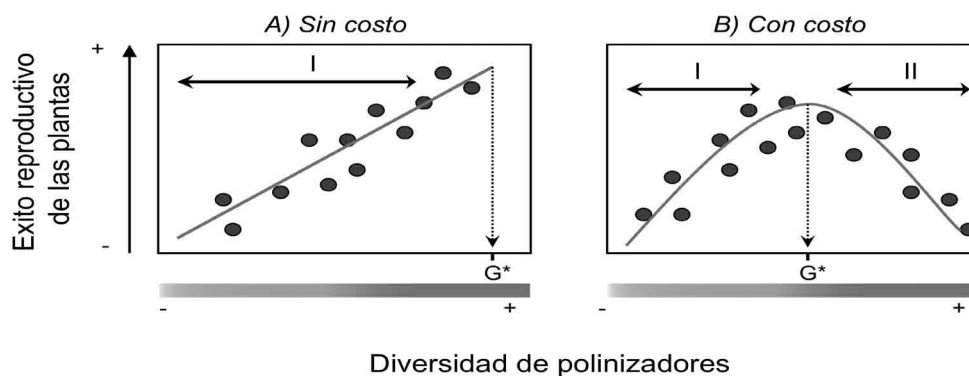
Quizás el aspecto más interesante en los estudios sobre la generalización en especies vegetales sea el saber qué efecto tiene sobre las plantas un determinado grado de generalización y diversidad de polinizadores. Curiosamente, este terreno está tremendamente yermo, ya que el número de estudios que existen es muy bajo.

3.6. La relación entre diversidad y función aplicada a la biología de la polinización

Derivado de los estudios existentes sobre la relación entre diversidad y funcionamiento de los ecosistemas, la idea general de los biólogos de la polinización es que debe haber una relación positiva entre la diversidad de polinizadores, la reproducción de las plantas, y la demografía y crecimiento de las poblaciones (Figura 3.2). En este sentido, alguna información se va generando en este sentido. Por ejemplo, Klein y colaboradores (2003a,b) han mostrado que la producción de frutos del café *Coffea arabica* y *Coffea canephora* (Rubiaceae) incrementa con la diversidad de visitantes florales que visitan sus flores. Más recientemente, Albrecht *et al.* (2007) han encontrado que la riqueza de especies que visitan las flores de *Raphanus sativus* y *Campanula glomerata* en Suiza se relaciona positiva y linealmente con la producción de semillas de estas plantas. Fontaine *et al.* (2006) han demostrado recientemente de forma experimental que un incremento en diversidad funcional del conjunto de polinizadores no sólo beneficia a las especies de plantas individualmente sino que favorece el desarrollo de comunidades de plantas también más diversas.

La relación positiva entre diversidad de polinizadores y producción de semillas de las plantas puede ser consecuencia de varios procesos. Primero, diferentes especies de visitantes florales tienen diferente eficiencia como polinizadores y diferente comportamiento de forrajeo. Por lo tanto, un incremento en diversidad de visitantes florales puede acompañarse de un incremento en la probabilidad de aumentar las visitas efectuadas por polinizadores eficientes, lo que redundaría en un incremento en la reproducción de las plantas (Klein *et al.*, 2003ab; pero véase también Moeller, 2005). Como consecuencia, un incremento de diversidad de polinizadores suele ir acompañado de una reducción en la limitación de polinización de muchas especies y grupos de plantas (Ashman *et al.*, 2004; Knight *et al.*, 2005). Una segunda razón para explicar la relación positiva entre diversidad de polinizadores y reproducción vegetal podría ser que al aumentar la diversidad de polinizadores aumenta también la diversidad genética de los granos de polen depositado en los estigmas de las plantas. Esta variabilidad genética de granos de polen conllevaría una mayor competencia entre ellos, lo cual podría conllevar la generación de semillas de mayor calidad, ya sea de forma directa (“la hipótesis de

Figura 3.2. Posibles efectos de la diversidad de polinizadores sobre el éxito reproductivo de las plantas. G^* es el grado de generalización óptimo para la especie de planta en ambos escenarios. Escenario A: Cuando no existe un costo asociado al aumento de diversidad debido a que todas las especies de visitantes florales que se incorporan tienen un efecto positivo y aditivo sobre el éxito reproductivo de las plantas. Escenario B: Cuando existe un costo asociado a un aumento de la diversidad por encima de un umbral, a partir del cual el éxito reproductivo de las plantas disminuye a medida que se incorporan más especies de visitantes florales porque éstos tienen un efecto neto negativo sobre la reproducción de la planta e interactúan negativamente con otras especies de polinizadores más eficientes.



la competencia polínica” Mulcahy y Mulcahy, 1987) o indirecta como consecuencia de efectos maternos.

Una mirada más profunda: el costo de la generalización

Aumentar indefinidamente el número de especies de visitantes florales puede conllevar consecuencias indeseadas en algunos sistemas (Figura 3.2). De hecho, un estudio reciente ha demostrado que un incremento en la diversidad de polinizadores puede acarrear un costo para la herbácea mediterránea *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae) (Gómez *et al.*, 2007). Este costo se manifiesta por el hecho de que los individuos pertenecientes a poblaciones de plantas con diversidad de polinizadores intermedia tuvieron una máxima producción de semillas y plántulas. Las causas que generan una disminución de la capacidad reproductiva de las plantas por encima de un umbral de generalización pueden ser variadas. Una primera causa es consecuencia directa del patrón de abundancias de polinizadores. En general, la distribución de frecuencias de las abundancias de polinizadores, como las de todos los demás organismos estudiados, se ajusta a una lognormal sesgada a la derecha, a una binomial negativa o más genéricamente a una distribución gamma. Esto significa que las plantas son visitadas por algunas especies frecuentes y una larga cola de especies raras. Esta rareza puede ser debido a que las especies de visitantes florales son raras *per se*, o a que aun siendo frecuentes en la zona, solo visitan la planta focal de forma esporádica. En estas condiciones, las especies raras suelen mostrar poca fidelidad floral, realizando con mayor probabilidad visitas entre diferentes especies de plantas. Como consecuencia inmediata de este patrón de forrajeo, es muy probable el transporte de polen heteroespecífico cuyos efectos sobre el éxito reproductivo de las plantas es negativo debido a la saturación estigmática y descuento polínico. Una disminución en la contribución proporcional de los polinizadores más efectivos debido a la co-ocurrencia de visitantes florales inefectivos es una desventaja ecológica de la generalización que ha sido ampliamente expuesta como factor que promueve la evolución de la especialización (Herrera, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004). Segundo, un aumento de la diversidad de polinizadores puede producirse como consecuencia de la visita por parte de polinizadores excesivamente generalistas que presentan muy poca eficiencia por visita, ya que transfieren pocos granos de polen, o granos de polen geitonógamos, etc. Una consecuencia es que los eventos de polinización son llevados a cabo por este conjunto de polinizadores extras pero de baja calidad. Estos procesos sugieren que un incremento en la generalización por encima de un determinado nivel se lleva a cabo por visitantes florales con poca probabilidad de efectuar polinizaciones efectivas, restringiendo la generalización extrema en los sistemas de polinización.

3.7. Una aproximación teórica al estudio de la relación entre la diversidad de polinizadores y la producción de semillas

Para entender mejor las consecuencias de la diversidad de polinizadores sobre el funcionamiento de las poblaciones vegetales, y debido a la escasez de estudios empíricos sobre este tema, una aproximación alternativa es la simulación de diversos escenarios teóricos de polinización donde se modifique a nuestro albedrío la diversidad de

polinizadores y se explore las consecuencias sobre la producción de semillas de las plantas.

Nuestra aproximación ha consistido en la generación de poblaciones de plantas sometidas a diferentes regímenes de polinización. Estos regímenes han sido definidos en base a dos funciones, una primera función denominada función de intensidad de interacción, y que genera conjuntos de polinizadores de diferente diversidad interespecífica como consecuencia del muestreo al azar de una distribución teórica de abundancia de polinizadores en las flores, y una segunda función denominada función de eficiencia, y que asigna un valor de eficiencia a cada especie de polinizador. La función de intensidad de interacción se ha ajustado a una función de densidad gamma aproximada al entero más próximo (Schmidt y Garbutt, 1985) y con parámetro de forma igual a la unidad. Modificando el parámetro de escala de esta distribución se obtienen diferentes abundancias de polinizadores, que se han transformado en diversidades calculadas mediante la aplicación de los índices de riqueza específica (S_{obs}) y probabilidad interespecífica de encuentro de Hurlbert (PIE).

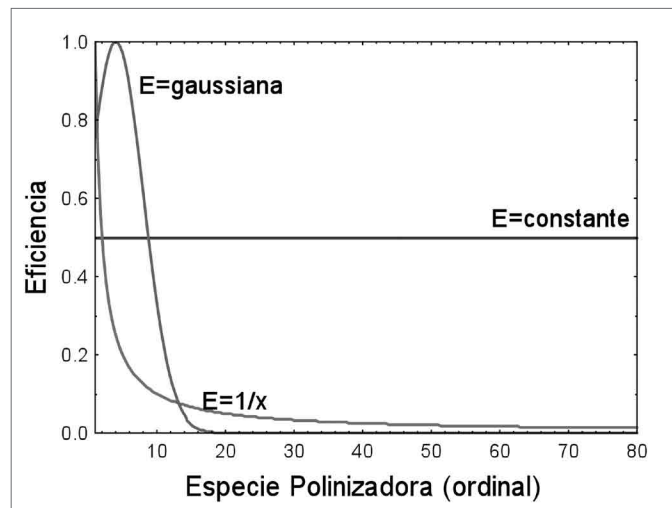
La función de eficiencia fue modelada como la proporción de óvulos fecundados por visita de cada especie de polinizador. Esta función de eficiencia es muy interesante, porque relaciona la eficiencia particular de cada visitante floral con su abundancia en las flores. Así, modificando los parámetros de estas funciones, podemos explorar situaciones donde los polinizadores más eficientes mantengan una determinada intensidad de interacción con la planta en relación con los polinizadores menos eficientes. Acudiendo a la literatura sobre el tema, vemos que existen al menos tres posibles escenarios descritos por ecólogos en función de la distribución de eficiencias entre polinizadores (Figura 3.3). Un primer escenario asume que los polinizadores más frecuentes, aquellos que mantienen una mayor intensidad de interacción con la planta, deben ser también los más frecuentes en las flores. Este escenario fue propuesto por Stebbins (1970) como una forma de explicar la evolución de la especialización en los sistemas de polinización, y es conocido como el Principio del Polinizador Más Eficiente (MEPP, de sus siglas en inglés). En estas circunstancias, la planta está especializada en estos polinizadores muy eficientes y muy abundantes. En nuestros modelos teóricos, esta función de eficiencia la representamos por una distribución decreciente del tipo (Ecuación 3.5),

$$eficiencia = \frac{1}{rango_i} \quad \text{Ecuación 3.5}$$

donde $rango_i$ expresa el ordinal del rango de abundancia relativa de la especie i (curva $E = 1/x$ en Figura 3.3). Un segundo escenario supone que todos los polinizadores son funcionalmente equivalentes para la planta, por lo que todos tienen una eficiencia análoga. Este escenario ha sido propuesto por algunos autores (e.g., Schemske y Horvitz 1984, Gómez y Zamora 2006) para explicar, al menos parcialmente, la gran frecuencia de plantas generalistas en la naturaleza, en contra de lo que predice el MEPP. En nuestros modelos teóricos, este escenario se simuló asignando un valor igual de eficiencia para todas las especies de polinizadores (curva $E = \text{constante}$ en Figura 3.3). Por último, algunos estudios empíricos recientes han observado que, aunque las especies de poli-

nizadores difieren entre sí en eficiencia, las más eficientes no son las más abundantes, como cabría esperar del modelo de Stebbins (1970), sino que mantienen una intensidad de interacción moderada-baja con la planta (Larsson, 2005; Mcintosh, 2005). Este escenario ha sido modelado ajustando la función de eficiencia a una gaussiana (con media m y desviación estándar s) normalizada con respecto a la media (curva $E =$ gaussiana en Figura 3.3, para el caso particular de $\mu = 4$, $\sigma = 4$). Así descrita, la media de la distribución indica exactamente cuál es el polinizador más eficiente. Por lo tanto, desplazando la media a lo largo del eje de abscisa, modificamos la intensidad de interacción del polinizador más eficiente, lo que nos da la posibilidad de explorar un gran abanico de situaciones.

Figura 3.3. La tres curvas de eficiencia de los polinizadores probadas en nuestras simulaciones explorando el efecto de la diversidad de polinizadores sobre el éxito reproductivo de las plantas en cada uno de los escenarios estudiados



El efecto de cada polinizador sobre el éxito reproductivo de la planta lo obtuvimos multiplicando la función de intensidad de interacción por la función de eficiencia que quisiésemos explorar. A continuación, se simularon 1.000 poblaciones de plantas compuestas por 500 individuos con 50 flores cada uno. En cada población se permitió una única visita por flor efectuada por un polinizador elegido al azar del conjunto de polinizadores generado por la función de intensidad para dicha población. De esta forma se obtienen 1.000 réplicas sometidas a diferentes diversidades de polinizadores.

Los resultados de las simulaciones muestran que la relación entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas puede adoptar muchas formas, dependiendo de la distribución de eficiencias entre polinizadores (Figura 3.4). En primer lugar, y como se observa en dicha figura, cuando las especies más frecuentes en las flores son también las más eficientes, existe un efecto negativo de la diversidad de visitantes florales. Las plantas que producen más semillas son aquellas que pertenecen a las poblaciones con menor diversidad de polinizadores. Este resultado concuerda plenamente con el escenario vislumbrado por Stebbins (1970) y sugiere que efectivamente bajo estas circunstancias una mayor diversidad de polinizadores es negativa para la planta. Estas son las condiciones donde cabría esperar la evolución de la especialización en sistemas de polinización.

Nuestra aproximación teórica también muestra que cuando los polinizadores son intercambiables desde el punto de vista de su eficiencia, no hay un efecto neto de la diversidad sobre la reproducción de las plantas. Bajo estas condiciones, estar visitado por un número elevado de especies de polinizadores no es ni mejor ni peor que estar visitado por un número bajo de especies. Una planta, bajo estas condiciones, no tiene capacidad de diferenciar entre polinizadores, y desde una perspectiva exclusivamente funcional no es capaz de averiguar si está polinizada por pocas o por muchas especies diferentes. Esta es la situación que podría favorecer el desarrollo de sistemas no adaptativos de polinización generalista (Gómez, 2002; Gómez y Zamora, 2006).

Por último, el resultado más interesante e innovador nos lo arroja la exploración con la función de efectividad donde los polinizadores más eficientes son los que tienen una intensidad de interacción intermedia. Así, bajo estas circunstancias, un aumento moderado de diversidad es positivo para la planta, pero un gran aumento de diversidad de visitantes florales vuelve a ser negativo, resultando en un valor óptimo a niveles intermedio de generalización (Figura 3.4). Recordar que el polinizador más eficiente fue en esta simulación el polinizador con la cuarta intensidad de interacción ($m = 4$). Cambiando el valor de este parámetro, nosotros hemos obtenido relaciones entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas que oscila entre negativa (al estilo

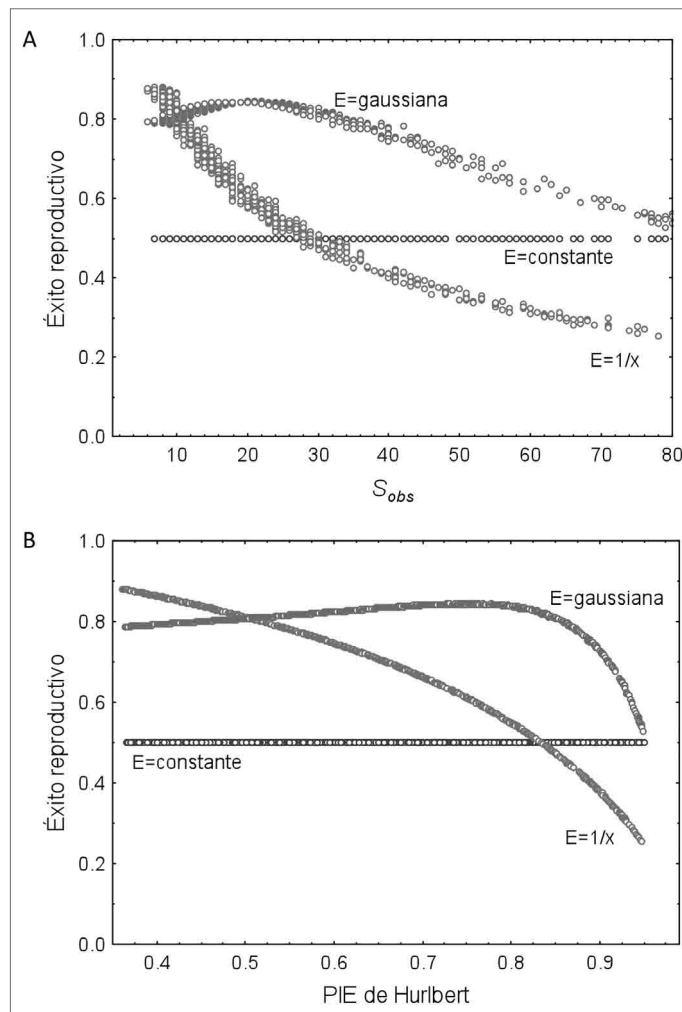


Figura 3.4. Resultado de las simulaciones explorando el efecto de la diversidad de polinizadores sobre el éxito reproductivo de las plantas en cada uno de los escenarios estudiados: (A) El resultado para el índice de riqueza específica. (B) El resultado para el índice PIE de Hurlbert.

del escenario MEPP), unimodal e incluso positiva, donde un incremento de diversidad de polinizadores supone un incremento continuado de la producción de semillas de las plantas. Estos resultados teóricos avalan los recientes resultados empíricos que han encontrado una relación positiva (Klein *et al.*, 2003ab; Albrecht *et al.*, 2007) o unimodal (Gómez *et al.*, 2007) entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas, y sugieren que un único mecanismo, la distribución de eficiencias entre diferentes especies de polinizadores, puede estar detrás de las múltiples relaciones entre diversidad y función observada en la naturaleza para los sistemas de polinización.

3.8. Consideraciones finales

Los estudios sobre coevolución entre plantas y polinizadores, sobre evolución de la especialización en sistemas de polinización y sobre selección fenotípica en plantas mediada por polinizadores han proliferado durante los últimos años. Es por tanto mucho el conocimiento teórico y empírico acumulado ya sobre estas cuestiones. Desgraciadamente hemos descuidado el estudio de los aspectos ecológicos de la generalización. No tenemos aún una idea clara y nítida de las consecuencias que tiene para las plantas, tanto a nivel individual como poblacional, ser visitada por un conjunto diverso de polinizadores. Y este desconocimiento ocurre a pesar de que se trata de una información crucial, tanto desde un punto de vista evolutivo como aplicado. Sólo tras conocer de forma rigurosa la relación existente entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas podremos situarnos en el camino de determinar las ventajas evolutivas de la especialización y de predecir los efectos negativos de la depauperación antrópica de las faunas de polinizadores. Quizás sea ya el momento de abordar estas preguntas tanto en el plano teórico como en el empírico. Con este capítulo hemos deseado llamar la atención sobre esta idea, lo que a nuestro juicio puede constituir un fructífero programa de investigación.

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca dentro de los proyectos CYTED (Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo), GLB2006-04883/BOS financiados por el Ministerio de Educación y Ciencia y 078/2007 financiado por el Ministerio de Medio Ambiente de España. Agradecemos a Regino Zamora su trabajo de coordinación, a Rodrigo Medel por habernos invitado a participar en este libro, y a todos los participantes en el proyecto CYTED por las interesantes discusiones.

CAPÍTULO 4

Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural

RODRIGO MEDEL Y JULIETA NATTERO

4.1. Introducción

Una de las características más conspicuas de las angiospermas es la inmensa diversificación floral experimentada por el grupo desde su expansión evolutiva a mediados del Cretácico hasta el presente (Heywood 1985). Precisamente fue aquella variación de colores, fragancias y arquitectura de las flores lo que llamó poderosamente la atención a Darwin, quien se interesó por comprender los mecanismos florales involucrados en la reproducción de las plantas y el papel de los polinizadores en promover la diversificación floral (Darwin 1862). Actualmente es conocido que la mayor parte de las especies de angiospermas hermafroditas han adquirido a lo largo de su evolución diversos fenotipos que les permiten atraer polinizadores, exportar e importar polen de otros individuos conespecíficos, promoviendo así el entrecruzamiento por sobre la autofecundación. Esta estrategia suele ser ventajosa ya que la autofecundación usualmente conlleva depresión por endogamia en la progenie, y disminución en los componentes masculino y femenino de la adecuación biológica de la planta (Barrett 1988, 1998). La ventaja del entrecruzamiento se ha expresado en una extraordinaria diversidad de fenotipos florales relevantes para la polinización, los cuales probablemente han experimentado una alta tasa de cambio evolutivo desde las primeras angiospermas (Pellmyr 2002). Sin embargo, solamente desde mediados de la década de 1980, con la vinculación formal de procedimientos de selección natural con elementos de la genética cuantitativa en poblaciones naturales (Lande y Arnold 1983) es que contamos con una batería de procedimientos robustos que permiten estimar la fuerza, dirección y forma de la selección mediada por los polinizadores y así conocer la manera en que los polinizadores participan en la evolución floral. Una forma de indagar de qué manera ocurre la evolución fenotípica de las plantas con flores consiste en estimar el impacto de los polinizadores en la evolución de los fenotipos a través de los componentes de la adecuación. En teoría, la selección natural debiera producir fenotipos florales que maximicen el *fitness* masculino y femenino a través de la exportación e importación de polen, respectivamente (Morgan 1992). El análisis de la covariación entre los fenotipos asociado a la atracción a polinizadores y el *fitness* (masculino, femenino, o ambos) de la planta proporciona información sobre la fuerza y naturaleza de la selección natural actuando sobre los fenotipos. Tal relación se puede expresar mediante la magnitud de la fuerza selectiva impuesta por los polinizadores sobre los fenotipos, la dirección del cambio del fenotipo promedio en la población de plantas, y la forma del impacto o cambio en la varianza de la distribución. Globalmente, todos estos descriptores pueden ser resumidos en coeficientes que permi-

ten estimaciones cuantitativas y comparables de la selección mediada por polinizadores. Es así como se ha acumulado una gran cantidad de información relacionada con la manera en que los polinizadores modelan el cambio evolutivo de los fenotipos florales en especies de diferentes familias, y en diferentes ambientes, lo cual nos ha permitido atisbar la diversidad de escenarios selectivos, los blancos de selección que presenta el fenotipo floral y las posibilidades de cambio evolutivo de las plantas con flores.

Es difícil imaginar sistemas terrestres sin plantas con flores puesto que sobre ellas se construye una gran fracción del total de interacciones mutualistas que sustentan la biodiversidad en el planeta. Es así como cabe preguntarse, ¿de qué manera evolucionan las especies de plantas con flores? ¿En qué medida los polinizadores efectivamente contribuyen a la diversificación floral de los grupos? Estas y otras preguntas son factibles de abordar mediante un conjunto robusto de metodologías (ver revisiones en Lloyd y Barrett, 1996; Pellmyr, 2002; Harder y Barrett, 2006; Waser y Ollerton, 2006), de las cuales una de ellas es la inferencia poblacional basada en la variación fenotípica interindividual. A partir de datos recolectados en poblaciones naturales es posible registrar la acción contingente de la selección natural sobre distintos componentes del fenotipo y así extraer señales de las fuerzas selectivas que orientan el tempo y modo de la evolución fenotípica de las especies. Es conocido que ensambles de polinizadores en distintas localidades pueden ejercer diferentes efectos selectivos sobre poblaciones de una misma especie de planta dependiendo de la eficiencia y eficacia de las especies individuales (e.g., Herrera, 1990; Johnston, 1991; Johnson y Steiner, 1997; Aspi *et al.*, 2003; Caruso *et al.*, 2003; Medel *et al.*, 2007). Asimismo, la variación temporal de los ambientes puede originar regímenes cambiantes de selección sobre las poblaciones locales, favoreciendo o desfavoreciendo ciertas variantes fenotípicas a lo largo del tiempo (e.g., Schemske y Horvitz 1989, Maad 2000, Caruso *et al.* 2003). Esta amplia variación, sin embargo, no implica que la selección mediada por polinizadores es un proceso enteramente aleatorio. Si bien es posible que rasgos florales lábiles efectivamente evolucionen con distinta fuerza y en distintas direcciones dependiendo de la presencia o ausencia de polinizadores especializados, es también posible que rasgos más generalizados posean óptimos que funcionan bien en cualquier ambiente de polinización (Aigner, 2006). Existe una amplia cantidad de información relevante en este contexto y el objetivo general de este capítulo es presentar de una manera sintetizada una revisión cualitativa y cuantitativa de los elementos que a nuestro juicio son importantes para comprender la selección natural mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral. Otras revisiones existentes sobre tendencias más generales en el análisis de coeficientes de selección en poblaciones naturales independientemente del grupo taxonómico involucrado pueden encontrarse en Conner (2001), Hoekstra *et al.* (2001) y Kingsolver *et al.* (2001). Los objetivos más específicos de este capítulo son: a) presentar una visión sistematizada de la lógica y procedimientos actualmente en uso en los estudios de selección natural sobre el fenotipo floral en el terreno, b) revisar y analizar la información cuantitativa relacionada con selección mediada por polinizadores, y c) sugerir, sobre la base de la revisión efectuada, futuras avenidas de investigación en el tema. Es necesario indicar que el análisis de los coeficientes de selección que se efectuará más adelante no constituye un meta-análisis formal sino que consiste en un análisis descriptivo de la distribución de coeficientes bajo diferentes escenarios clasificatorios con el propósito de extraer potenciales señales en el proceso de selección mediada por polinizadores.

4.2. La lógica de la selección natural sobre fenotipos florales

La selección natural es un tipo particular de selección que ocurre de manera “ciega” en las poblaciones naturales. Esto significa que la selección que ocurre en las poblaciones naturales no admite intencionalidad, dirección ni progreso sino que ocurre necesariamente cuando se verifican las siguientes premisas: 1) Existe variación fenotípica entre los individuos que componen una población, 2) existe variación en la supervivencia y/o reproducción (adecuación o eficiencia biológica, w desde aquí en adelante) entre los individuos, y 3) existe una relación funcional entre fenotipo y w entre los individuos de la población. Una parte importante de los avances metodológicos recientes han sido orientados al examen de la relación funcional entre fenotipo y w ya que es la fuerza de esta relación la que nos permitirá concluir si ocurre o no selección natural. Sin embargo, selección natural es conceptualmente distinto de evolución por selección natural. El primer término da cuenta solamente del proceso de selección de variantes fenotípicas en la población, fenómeno frecuentemente denominado selección fenotípica. Es perfectamente posible que esta selección no tenga mayor impacto evolutivo sino que solamente modifique algunas variables demográficas de la población sin impacto en el promedio ni la varianza de los fenotipos de la siguiente generación. Por ejemplo, es posible que muchas de las interacciones animal-planta efectivamente influyan en la supervivencia o reproducción de los interactuantes pero no tengan un real impacto evolutivo. El segundo término se refiere a la resultante del proceso selectivo siempre y cuando al menos parte de la variación seleccionada se transmita a la siguiente generación. Esta fracción se cuantifica mediante la heredabilidad de los rasgos focales, lo cual a su vez está determinada por la cantidad de varianza genética aditiva que subyazca a los caracteres bajo escrutinio. Si no hay suficiente variación genética o existe alguna restricción genética que impida la propagación de los alelos, no habrá cambio evolutivo por muy alta que sea la selección natural. Actualmente existe una amplia y robusta metodología para efectuar tales estimaciones que se basan en análisis de parentesco y/o la implementación de diseños genético cuantitativos (ver revisiones en Lynch y Walsh 1998, Conner y Hartl 2004). La combinación de los valores de heredabilidad y coeficientes de selección permite efectuar predicciones concretas acerca del cambio evolutivo esperado en los siguientes generaciones mediante la ecuación de los “criadores”, $\Delta z = h^2 \times s$, en que h^2 es la heredabilidad en un sentido estricto y s es el diferencial de selección o selección total recibida por el rasgo, incluyendo selección directa e indirecta. El cambio intergeneracional suele expresarse como modificaciones en el promedio y varianza de las distribuciones de fenotipos entre generaciones sucesivas. Aunque ampliamente usada en estudios de selección artificial, son relativamente pocos los estudios que combinan aspectos fenotípicos y genéticos en poblaciones naturales (pero véase Mitchell *et al.*, 1998; Caruso, 2004), la mayor parte de las inferencias se basan en estudios independientes de selección fenotípica y parámetros genético-cuantitativos (ver revisión en Ashman y Majetic, 2006).

En principio, es posible examinar la existencia de selección sobre cualquier componente del fenotipo de los organismos. Sin embargo, puede ser biológicamente interesante el sugerir un valor adaptativo (o no adaptativo) para algún rasgo fenotípico en un ambiente determinado. Al respecto, es posible distinguir dos aproximaciones, que podemos denominar aproximación *a priori* y aproximación *a posteriori*. La aproxima-

ción *a priori* analiza el valor adaptativo del rasgo en términos de su ventaja en w en el contexto ecológico en el cual las interacciones ocurren. Por ejemplo, la presencia de alguna defensa morfológica en hospederos que impiden el establecimiento de parásitos. Aquí la defensa puede tener un claro valor adaptativo y de lo que se trata es de indagar de qué manera el parásito a través de su impacto negativo en el w de los hospederos, perjudica a los individuos que carecen de la defensa o, lo que es lo mismo, la manera en que el parásito favorece incidentalmente a los individuos hospederos que poseen la defensa en relación a los individuos que carecen de ella. La aproximación *a posteriori* es algo más exploratoria, y se basa en examinar un conjunto de rasgos con la pretensión de detectar si existe selección importante sobre alguno de los caracteres. En esta última aproximación la hipótesis *a priori* del significado funcional del rasgo no es importante y las explicaciones a la selección suelen ser *a posteriori* y frecuentemente *ad hoc*.

Podemos definir selección lineal para referirnos solamente a selección direccional, y selección no lineal para referirnos indistintamente a selección estabilizadora y disruptiva (ver revisión en Brodie *et al.*, 1995). Podemos estimar los parámetros de las funciones lineales para examinar la fuerza y dirección de la selección direccional. Asimismo, podemos examinar si existe un mínimo o máximo en la selección no lineal para decidir si estamos en presencia de selección disruptiva o estabilizadora, respectivamente (ver Mitchell-Olds y Shaw 1987). Los coeficientes de las funciones antes descritas son denominados coeficientes de selección y su signo y magnitud nos proporcionan información del proceso selectivo que actúa sobre cada fenotipo. Es necesario señalar que aunque los tres tipos básicos de selección antes mencionados son caricaturas relativamente gruesas de lo que ocurre en la realidad, tienen la virtud de simplificar adecuadamente la complejidad con la que actúa la selección en las poblaciones naturales. Más aún, estas tres categorías no son necesariamente excluyentes entre sí sino que pueden actuar en combinación. Por ejemplo, puede ocurrir selección direccional hasta un cierto límite del rango fenotípico seguido de un componente no lineal, o selección disruptiva con una moda estabilizadora en un extremo del rango fenotípico. La selección puede adoptar formas más complejas que requieren procedimientos no paramétricos especiales para su visualización (e.g., Schluter 1988, Schluter y Nychka 1994). Si bien la interpretación biológica de la selección en esos casos particulares puede no ser obvia, no por ello son menos interesantes que las formas más convencionales.

Una de las maneras más frecuentes de cuantificar la selección es a través del diferencial de selección, s_i . Este coeficiente estima la fuerza total de la selección actuando sobre el rasgo i , y puede ser calculado como la covarianza entre el rasgo z_i y w , $s_i = COV(z_i, w)$. Sin embargo, muchas veces la selección que se presume actúa sobre algún rasgo es un efecto incidental de la selección natural actuando sobre un segundo rasgo, el cual posee una correlación genética con el primero. Este fenómeno, denominado selección multivariada o selección sobre rasgos correlacionados, es muy frecuente en la naturaleza. Para separar los efectos directos de la selección actuando sobre un rasgo de los efectos correlacionados, es necesario particionar la selección neta o total que actúa sobre el carácter focal en sus componentes directos e indirectos (Brodie *et al.*, 1995). Para ello es posible usar diversas aproximaciones, entre las cuales se destaca la aplicación de modelos multivariados de regresión múltiple para variables continuas o discretas sobre w (e.g., Lande y Arnold, 1983; Janzen y Stern, 1998). Estos métodos permiten conocer el efecto directo de la selección, manteniendo todos los otros caracteres constantes. En

breve, es posible conocer la fuerza y signo de la selección direccional sobre algún fenotipo mediante la estimación del parámetro β en la Ecuación 4.1. Esta simple ecuación de regresión múltiple resulta de dos fuentes. Primero, el desarrollo de la identidad de Price - Robertson para modelos de evolución de fenotipos cuantitativos. La contribución de este desarrollo formal es lo que permitió relacionar la manera en que un cambio en el promedio de un rasgo es mapeado por un cambio en el *fitness* de una población mediante la covarianza entre el rasgo y el *fitness* (ver revisión en Lynch y Walsh, 1998). Segundo, el desarrollo de Lande y Arnold (1983) que integra las estimaciones de selección a períodos de tiempo intrageneracionales mediante el uso de análisis de regresión múltiple, lo cual facilita la estimación de las contribuciones de diferentes caracteres al *fitness*. Este procedimiento ofrece una manera sencilla de estimar la selección en poblaciones naturales y además proporciona coeficientes intercambiables con fórmulas genético-cuantitativas de modo de estimar la respuesta evolutiva a la selección. Es posible ahora entonces saber cómo las variantes actuales pueden afectar el fenotipo futuro de la población a través de su contribución genética y fenotípica hacia los futuros padres.

$$w = \alpha + \sum_i^n \beta_i z_i + \epsilon \tag{Ecuación 4.1}$$

En esta ecuación se estima la fuerza de la selección direccional sobre el fenotipo i , excluyendo la selección indirecta a través de otros rasgos correlacionados. Alfa es una constante y β_i representa la pendiente promedio de la superficie de selección en el plano del rasgo i y ϵ es un término de error. En esta ecuación, el gradiente lineal de selección direccional, β , proporciona información de la dirección y magnitud del cambio esperado después de la selección actual. Para caracterizar el tipo y fuerza de la selección no lineal, debemos recurrir a una forma modificada de la Ecuación 4.1, que permite describir la naturaleza de la selección sobre las desviaciones cuadráticas del promedio para los rasgos ya sea en solitario o en combinación con otros rasgos (Ecuación 4.2).

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i z_i + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \gamma_{ii} z_i^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{i \neq j}^n \gamma_{ij} z_i z_j + \epsilon \tag{Ecuación 4.2}$$

En esta ecuación se describe el efecto directo de la selección estabilizadora o disruptiva sobre el rasgo z_i , mediante el parámetro γ . El parámetro γ_{ii} representa la curvatura de la relación funcional entre el rasgo z_i y w . Cuando $\gamma_{ii} < 0$, la función es cóncava hacia abajo describiendo selección estabilizadora sobre el carácter. Por el contrario, cuando $\gamma_{ii} > 0$, hay concavidad hacia arriba lo cual implica selección disruptiva. Los gradientes de selección correlacional, γ_{ij} , indican si hay selección actuando sobre combinaciones de rasgos z_i y z_j . Es importante señalar que los gradientes de selección direccional deben ser estimados solamente desde la Ecuación 4.1 (para mayores detalles ver Lande y Arnold 1983). Para describir la acción de la selección no basta con conocer el signo y magnitud

de los coeficientes β y γ . Es necesario que los coeficientes sean estadísticamente diferentes de la hipótesis nula de pendiente = 0. Esto se puede saber ya sea directamente de las tablas de regresión múltiple, proporcionadas en cualquier programa estadístico o del resultado de procesos iterativos con algún estimador no lineal de parámetros. Generalmente los coeficientes de selección son expresados en su forma estandarizada, una vez que los rasgos han sido transformados a promedio = 0 y varianza = 1. Esta transformación es de utilidad ya que permite expresar los cambios del fenotipo en unidades de desviación estándar, posibilitando así la comparación de la fuerza de la selección entre poblaciones o eventos secuenciales de selección a lo largo del tiempo. Los gradientes estandarizados lineales y no lineales son denominados β^* y γ^* , respectivamente.

Si bien con esta aproximación es posible examinar el signo, magnitud y significancia estadística de los coeficientes de selección, normalmente la proporción de la varianza de w que es “explicada” por tales modelos es relativamente baja. Por ello, y como una manera de caracterizar adecuadamente la influencia de otros factores ambientales sobre w es necesario a veces incluir el efecto de variables exógenas a los organismos, las cuales por definición no ingresan en las ecuaciones antes mencionadas ya que no son componentes del fenotipo. Además, como la variación ambiental puede ocasionar sesgos en las estimaciones de selección (Mitchell-Olds y Shaw, 1987; Price *et al.*, 1988; Rausher, 1992), existe una batería adicional de métodos que facilitan el análisis de redes de causalidad más complejas sobre w tales como los análisis de selección sobre valores de cría (e.g., Rausher, 1992; Stinchcombe *et al.*, 2002) y análisis de vías y modelación con ecuaciones estructurales (Mitchell, 1992; Gómez y Zamora, 2000; Medel, 2001; Scheiner *et al.*, 2000, 2002; Grace, 2006; Rey *et al.*, este volumen).

4.3. Una revisión de coeficientes

En esta sección presentaremos una revisión de los coeficientes de selección natural publicados sobre una clase particular de fenotipos: los rasgos florales involucrados en la atracción a polinizadores. La lógica que subyace a este fenómeno es que las poblaciones exploran mediante la producción de variación genética y fenotípica diferentes posibilidades, y parte de aquella variación es exitosa en atraer polinizadores y así lograr ventajas reproductivas en relación a otros variantes. Estas variantes son preferidas por los polinizadores para sus actividades de obtención de recompensa o incluso reproducción y el servicio prestado por los polinizadores es el que favorece incidentalmente la adecuación de las plantas y moldea de este modo la evolución de los fenotipos. Es así, mediante un simple proceso de prueba y error como las plantas evolucionan a determinados fenotipos florales. Esto no significa que la selección natural es un fenómeno aleatorio. Por el contrario, para que ocurra selección deben cumplirse necesariamente las premisas indicadas al comienzo de esta sección. No hay nada aleatorio en esto, excepto la producción de variantes genéticas que subyacen a los rasgos fenotípicos sobre los que actúa la selección. Es importante en este punto especificar dos aspectos. Primero, es pertinente distinguir selección a nivel de flor y de planta. Normalmente no basta con caracterizar el fenotipo de una sola flor en una planta ya que puede existir una amplia variación floral intraplanta, la que incluso puede ser mayor que la variación entre plantas, oscureciendo de este modo el sentido del análisis de selección natural. Una manera de asegurar que no hay un sesgo de este tipo consiste en medir varias flores de una

planta y caracterizar el fenotipo floral promedio. Asimismo, es recomendable estimar la proporción de la varianza fenotípica que es explicada por la variación intraplanta e interplanta. Segundo, las plantas hermafroditas poseen dos componentes sexuales sobre los cuales se puede mediar la adecuación biológica. La función femenina es mucho más fácil de medir y se cuantifica normalmente como producción de semillas o razones semilla/óvulo. Sin embargo, estas medidas otorgan conocimiento solamente de una parte de la adecuación y así de la selección natural. Raras veces se ha estimado la selección usando los componente femeninos y masculinos de la adecuación, en parte por su dificultad metodológica (pero ver Maad, 2000; Maad y Alexandersson, 2004; Lau *et al.*, 2008). Con la excepción de unas pocas familias de plantas (e.g., Orchidaceae, Apocynaceae) en que es posible aproximarse a la función masculina mediante el registro de la presencia o ausencia de polinios en el proceso de polinización, en la mayor parte de los casos es necesario recurrir a procedimientos moleculares con marcadores microsatélites altamente variables para determinar la paternidad de la descendencia en forma concluyente y así en la función masculina de la adecuación (Morgan y Conner, 2001).

El objetivo de este trabajo es examinar la contribución de diferentes variables clasificatorias sobre la variación en la fuerza y forma en la cual actúa la selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral. Para ello, revisamos los coeficientes lineales (diferenciales y gradientes para selección direccional) y no lineales (gradientes para selección estabilizadora/disruptiva) publicados en revistas ISI de botánica, ecología y evolución entre los años 1983-2007 y seleccionamos los trabajos que cumplían con dos condiciones, i) presentar coeficientes de selección obtenidos de poblaciones naturales, ii) presentar coeficientes estandarizados de selección. De un total de 63 trabajos con coeficientes de selección natural en el terreno, 46 de ellos presentaron coeficientes estandarizados los cuales se distribuyeron en 17 revistas de circulación principal (American Journal of Botany, American Naturalist, Annals of Botany, Biological Journal of the Linnean Society, Ecological Monographs, Ecology, Evolution, Evolutionary Ecology, Functional Ecology, Heredity, Journal of Evolutionary Biology, New Phytologist, Oecologia, Oikos, Plant Species Biology, Plant Systematics and Evolution y Proceedings of the Royal Society of London B). En total se compilaron 451 diferenciales de selección, 514 gradientes lineales de selección y 308 gradientes para selección estabilizadora/disruptiva. Solamente se registraron 137 gradientes de selección correlacional entre pares de caracteres por lo que el bajo número de réplicas por nivel de análisis no permitió efectuar análisis. Más específicamente, la revisión intenta responder las siguientes preguntas:

- a) ¿Existe heterogeneidad en la fuerza con la que actúa la selección sobre distintos componentes del fenotipo floral?
- b) ¿Varía la fuerza y signo de la selección dependiendo del sexo sobre el que es estimado el *fitness*?
- c) ¿Varía la fuerza y signo de la selección con el sistema reproductivo y ciclo de vida de las especies?
- d) ¿Varía la fuerza y signo de la selección de acuerdo al tipo de rasgo fenotípico involucrado, a la simetría de las flores y al color de las corolas?
- e) ¿Varía la fuerza y signo de la selección de acuerdo a la taxonomía de los agentes selectivos?

Para comparar la fuerza y forma de la selección sobre el fenotipo floral, se agrupó la información de las causas y blancos de selección en una serie de variables clasificatorias y niveles desde las que se implementaron ANOVAS GLM sobre el valor absoluto de los gradientes lineales y diferenciales lineales de selección. Se incluyó el tamaño poblacional de cada estudio de selección natural como covariable en los análisis para examinar si diferencias en los promedios de los niveles en cada categoría son función del tamaño poblacional. Asimismo, para determinar la prevalencia de la selección estabilizadora o disruptiva sobre las variables, se examinó el signo de los coeficientes cuadráticos en cada nivel de las variables. En las estimaciones se usaron las siguientes variables clasificatorias:

- a) Función sexual: femenina (e.g., producción de semillas, razón semilla/óvulo), masculina (e.g., remoción de polinios, polen donado por flor).
- b) Sistema reproductivo: autocompatible, autoincompatible.
- c) Agente de polinización: insectos, colibríes, insectos-colibríes.
- d) Color de la corola: rojo, blanco, amarillo, café, azul, rosa, violeta.
- e) Tipo de rasgo fenotípico: historia de vida (e.g., fenología), morfológico (e.g., longitud tubo floral).
- f) Simetría floral: actinomorfa, zigomorfa.
- g) Ciclo de vida: anual, perenne.

¿Existe heterogeneidad significativa en la fuerza y forma con la que actúa la selección sobre distintos componentes del fenotipo floral?

La mayor parte de las variables clasificatorias fueron adecuadas para dar cuenta de la variación en la magnitud de los coeficientes de selección (Tabla 4.1). En general, se observaron tendencias discrepantes respecto a la ganancia o pérdida de significancia estadística entre diferenciales y gradientes. Por ejemplo, mientras el sistema reproductivo, el efecto del tipo de polinizador y el tipo de rasgo fenotípico disminuyeron significancia

Tabla 4.1. Tabla de ANOVA GLM para variables clasificatorias sobre el valor absoluto de diferenciales y gradientes lineales de selección sobre el fenotipo floral. Modelo completo diferencial de selección: $R^2 = 0.20$, $F_{18,264} = 3.59$, $P < 0.001$; modelo completo gradiente de selección: $R^2 = 0.29$, $F_{23,307} = 5.40$, $P < 0.001$. *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

Variable	Diferencial de selección (s')			Gradiente de selección (β')		
	gl	SC	F	gl	SC	F
Función sexual	1	0.05	1.48	1	0.00	0.00
Sistema reproductivo	1	0.47	14.24***	1	0.38	4.40*
Ciclo de vida	1	0.18	5.52	1	0.49	5.67*
Rasgo fenotípico	1	0.76	23.07***	1	0.39	4.56*
Simetría floral	1	0.08	2.40	1	1.34	15.62***
Color de corola	6	0.30	1.51	6	0.81	1.58
Polinizadores	2	0.36	5.43**	2	0.55	3.21*
N	1	0.08	2.38*	1	2.30	26.86***
Residual	268	8.77		1	27.10	

estadística bajo un análisis de gradientes, la simetría, y forma de vida adquirieron significancia solamente en aquel tipo de coeficiente.

Al analizar la magnitud de la selección cuadrática se observa que el modelo de covarianza para los valores absolutos de los coeficientes de selección fue estadísticamente significativo ($F_{3,229} = 3.15, P = 0.026$). La comparación de las medias ajustadas de los valores absolutos de selección estabilizadora y disruptiva reveló diferencias significativas consistentes, independientemente del tamaño poblacional de los análisis ($F_{1,229} = 5.61, P = 0.019$, indicando que la selección disruptiva sobre el fenotipo floral fue de mayor fuerza que la selección estabilizadora (Figura 4.1).

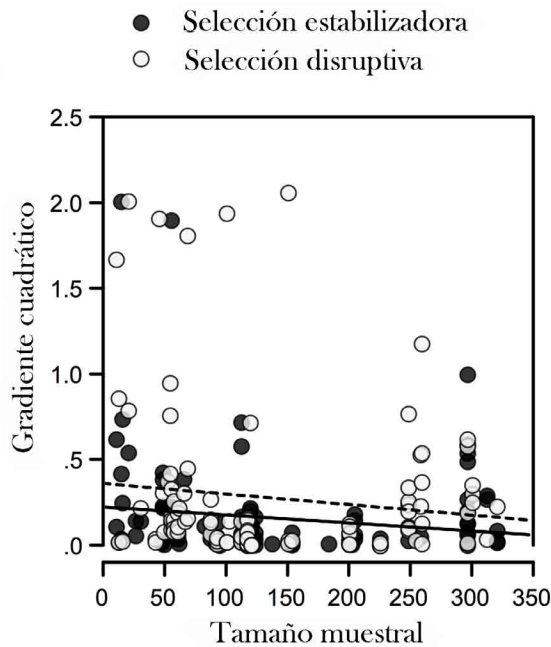


Figura 4.1. Gradientes de selección estabilizadora y disruptiva sobre el fenotipo floral. Las líneas reflejan el mejor ajuste lineal en ANCOVA de cada tipo de selección con el tamaño poblacional de los estudios como covariable. Línea continua indica ajuste para selección estabilizadora. Línea segmentada indica ajuste para selección disruptiva.

Un análisis más detallado de la heterogeneidad de los signos de la selección y así de la prevalencia de selección estabilizadora o disruptiva sobre los distintos niveles de las variables clasificatorias se efectuó mediante pruebas de χ^2 . Los resultados revelaron heterogeneidad en la distribución de signos en 3 de las 7 variables clasificatorias analizadas (Tabla 4.2). En particular, el tipo de selección no lineal no difirió a través de la función femenina. Sin embargo, la selección a través de la función masculina fue predominantemente estabilizadora (41 de 58 coeficientes, $P = 0.002$). Respecto al color de las flores, se observó que mientras las flores de color café y rojo experimentan selección estabilizadora más frecuentemente que disruptiva ($P = 0.049$ y $P = 0.006$, respectivamente), lo opuesto se observa para las flores de color rosa ($P = 0.024$). Respecto al impacto selectivo no lineal impuesto por los polinizadores se observó que ensamblajes compuestos exclusivamente por colibríes imponen más frecuentemente selección estabilizadora que disruptiva (15 de 20 coeficientes, $P = 0.041$), no observándose efecto cuando los insectos son los polinizadores exclusivos ($P = 0.279$). Cuando los ensamblajes son mixtos, es decir compuestos por colibríes e insectos, la selección es fundamentalmente de tipo disruptivo, favoreciendo los extremos del rango fenotípico ($P < 0.001$).

Tabla 4.2. Resumen de resultados de pruebas de χ^2 para pruebas de heterogeneidad de signos sobre los niveles de cada variable clasificatoria.

Variable	χ^2	gl	<i>P</i>
Función sexual	8.87	1	0.003
Sistema reproductivo	0.00	1	0.987
Ciclo de vida	0.05	1	0.820
Rasgo fenotípico	0.83	1	0.363
Simetría floral	0.50	1	0.479
Color de corola	21.50	6	0.002
Polinizadores	16.31	2	< 0.001

¿Varía la fuerza y signo de la selección dependiendo de la función sexual sobre la que es estimado el *fitness*?

No se observaron diferencias en la fuerza de la selección lineal entre los componentes femeninos y masculinos de *fitness* (Tabla 4.1). Sin embargo, los caracteres examinados a través de la función masculina presentaron un mayor número de coeficientes negativos que positivos (41 de 58 coeficientes, $P = 0.002$), indicando que la selección estabilizadora es prevalente a través de este componente sexual. Actualmente existe un amplio consenso de que la evolución de los caracteres florales ocurre en relación tanto a la función femenina (producción de semillas) como a la función masculina (exportación de polen) del *fitness* aunque se desconoce la importancia relativa de ambos sexos (Ashman y Morgan, 2004). La hipótesis de función masculina señala que los rasgos florales de atracción evolucionan primariamente a través del componente masculino del *fitness* (ver revisión en Burd y Callahan, 2000). Esta hipótesis presupone que la función femenina es limitada por recursos y la masculina es limitada por polen. En consecuencia, la selección mediada por polinizadores debiera expresarse principalmente a través de la función masculina. Una segunda hipótesis plantea que la selección a través de la función masculina es de igual magnitud pero de distinto signo que la función femenina, generando un efecto neto = 0 donde la selección resulta en un balance selectivo entre funciones. Una tercera proposición indica que la selección a través de las funciones sexuales es contexto-dependiente, es decir, dependería del contexto de polinización. Los resultados del análisis de coeficientes de selección lineal permiten rechazar la primera hipótesis de predominancia de la selección a través del *fitness* masculino, favoreciendo la segunda o tercera hipótesis. Aunque el análisis se efectuó con la magnitud de los coeficientes lineales más que con su signo, la heterogeneidad obvia de situaciones y ambientes de polinización de los diversos estudios aquí compilados hacen presuponer que el contexto de limitación de polen es fundamental para dar cuenta de la predominancia de la selección a través de una u otra función sexual. Es interesante señalar que el análisis de los coeficientes de selección reveló que la selección cuadrática es estabilizadora en el componente masculino del *fitness*. Este hallazgo sugiere que la selección a través de las funciones sexuales es un problema más complejo que lo que se ha concebido inicialmente

ya que funciones de *fitness* no lineales parecieran diferir entre sexos. Específicamente, la selección a través de la función masculina tendería a reducir el polimorfismo de los caracteres florales probablemente ganando especificidad sobre un grupo restringido de polinizadores. Sin embargo, el mismo rasgo puede ser selectivamente neutral a través de la otra función sexual, amortiguando de este modo el aumento en especialización del carácter floral (ver revisión en Aigner 2006).

¿Varía la fuerza y signo de la selección con el sistema reproductivo y ciclo de vida de las especies de plantas?

Las especies autocompatibles experimentaron en promedio un mayor diferencial de selección lineal que las especies incompatibles (media ajustada \pm EE, auto compatibles = 0.26 ± 0.02 , auto incompatibles = 0.21 ± 0.02 , $F_{1,396} = 3.94$, $P = 0.048$, Figura 4.2A). Un patrón similar se observó para los gradientes de selección lineal (media ajustada \pm EE, auto compatibles = 0.28 ± 0.02 , auto incompatibles = 0.21 ± 0.02 , $F_{1,454} = 4.89$, $P = 0.027$, Figura 4.2B), no observándose diferencias en el signo de la selección no lineal entre ambos niveles de clasificación.

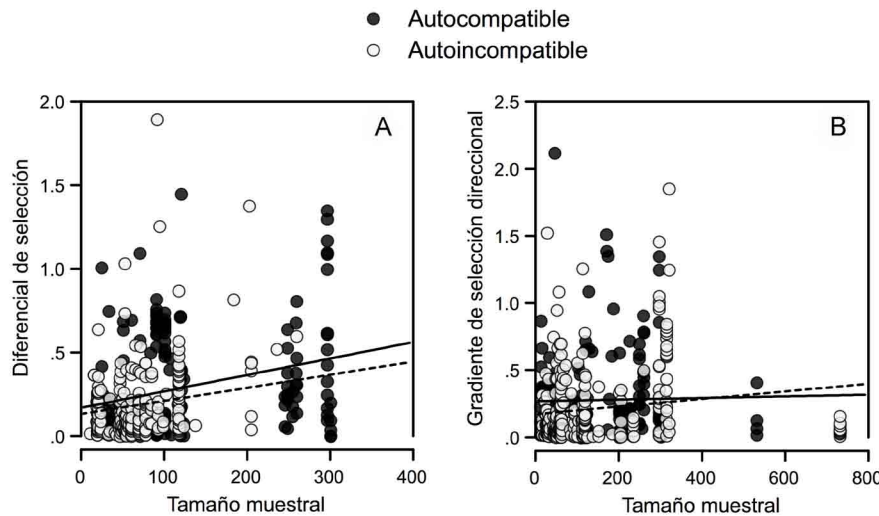


Figura 4.2. Diferenciales (A) y gradientes (B) absolutos de selección lineal sobre el fenotipo floral de especies autocompatibles y autoincompatibles. Las líneas reflejan el mejor ajuste lineal en ANCOVA de cada nivel con el tamaño poblacional de los estudios como covariable. Línea continua indica ajuste para especies autocompatibles. Línea segmentada indica ajuste para especies autoincompatibles.

Este conspicuo y en principio contraintuitivo patrón describe una selección de mayor fuerza sobre rasgos florales presentes en especies autocompatibles, aunque no sobre la autocompatibilidad o autoincompatibilidad *per se*. Actualmente es bien aceptado que la autofecundación puede evolucionar como mecanismo de aseguramiento reproductivo cuando los polinizadores son escasos en el ambiente (Lloyd, 1992). En tales circunstancias, rasgos florales particulares que faciliten la transferencia efectiva de polen hacia los estigmas (relaciones espaciales y temporales entre los órganos sexuales) debieran ser favorecidos (Dole, 1990; Kalisz *et al.*, 1999). Al respecto, es posible plantear dos posibilidades. Primero, es posible que rasgos asociados a la autofecundación amplifiquen la variación floral normalmente observada, lo cual otorga un mayor blanco sobre el cual la selección mediada por polinizadores puede actuar. Segundo, es posible que mecanis-

mos florales de autofecundación aumenten la variación intrapoblacional en el *fitness* relativo, w , aumentando así la oportunidad para que actúe la selección natural.

Los diferenciales de selección no difirieron entre plantas anuales o perennes (Figura 4.3A). Sin embargo, la selección directa ocurrió con mayor fuerza sobre el fenotipo floral de las especies anuales desde un tamaño muestral de 80 individuos en adelante (Figura 4.3B, media ajustada \pm EE, anual: 0.37 ± 0.04 , perenne: 0.24 ± 0.02 , $F_{1,486} = 8.56$, $P = 0.004$). Por debajo de 80 individuos, la selección sobre las especies perennes fue de mayor intensidad (Figura 4.3B). No se observaron diferencias en la prevalencia de la selección estabilizadora/disruptiva sobre esta variable. Globalmente, los resultados indican que aunque la curvatura de la selección no depende de la forma de vida de las plantas, la selección lineal fue contingente a esta variable clasificatoria. El fenotipo floral de las especies anuales tiene una mayor probabilidad de ser blanco de selección cuando es mayor el tamaño de la muestra.

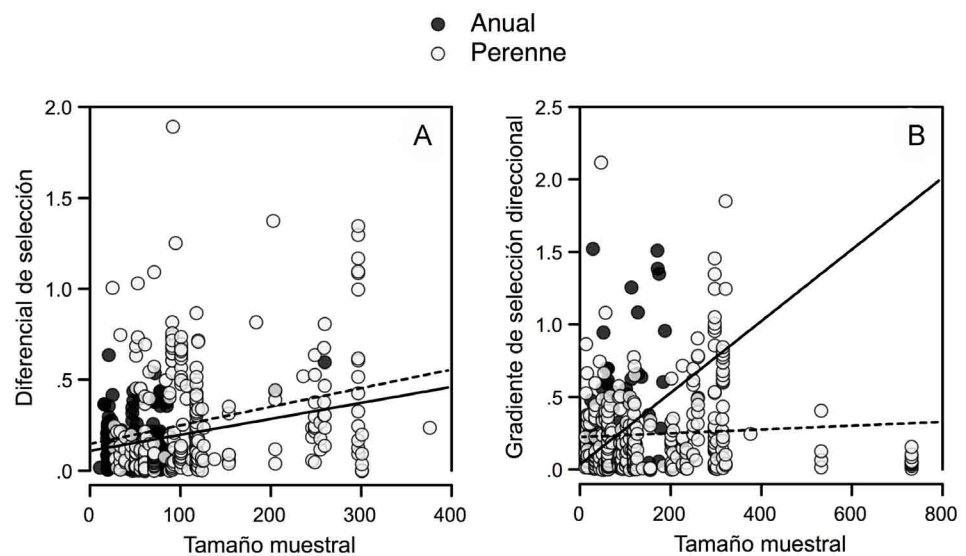


Figura 4.3. Diferenciales (A) y gradientes (B) de selección direccional sobre el fenotipo floral de especies con forma de vida anual y perenne. Las líneas reflejan el mejor ajuste lineal en ANCOVA de cada nivel con el tamaño poblacional de los estudios como covariable. Línea continua indica ajuste para especies anuales. Línea segmentada indica ajuste para especies perennes.

El fenotipo floral de las especies anuales fue un mejor blanco de selección que las especies perennes, aunque en forma contingente al tamaño muestral. Por consiguiente, no se obtuvieron resultados concluyentes en este punto. Sin embargo, es posible que la mayor selección observada sobre las anuales sea el reflejo de una alta selección sobre caracteres florales asociados a autofecundación y tamaño floral. Por ejemplo, se ha demostrado que especies con ciclos de vida corto tienden a poseer autocompatibilidad reproductiva y flores de pequeño tamaño (Snell y Aarssen 2005). La rápida maduración floral en especies anuales conlleva a la producción de flores pequeñas, una reducida hercogamia y dicogamia, aumentando de este modo la incidencia de la autofecundación como un producto incidental (Guerrant 1989). Es probable que mecanismos de aseguramiento reproductivo sean de gran importancia en flores de especies anuales, aumentando de este modo su probabilidad de fecundación y ventaja en *fitness* respecto a otros variantes fenotípicos.

¿Varía la fuerza y signo de la selección con el tipo de rasgo, la simetría y el color de las flores?

La selección mediada por polinizadores difirió de manera consistente dependiendo si los blancos de selección corresponden a rasgos de historia de vida o rasgos morfológicos, independientemente del tamaño poblacional usado en los estudios (Tabla 4.1). Los diferenciales de selección sobre rasgos de historia de vida fueron de mayor magnitud que sobre los blancos morfológicos (media ajustada \pm EE, rasgos de historia de vida = 0.33 ± 0.02 , rasgos morfológicos = 0.19 ± 0.01 , $F_{1,418} = 24.3$, $P < 0.001$, Figura 4.4A). De igual manera, los gradientes de selección fueron también mayores en rasgos de historia de vida (media ajustada \pm EE, rasgos de historia de vida = 0.28 ± 0.02 , rasgos morfológicos = 0.20 ± 0.02 , $F_{1,494} = 8.81$, $P = 0.003$, Figura 4.4B). No se observaron diferencias de signo en la selección no lineal entre ambos tipos de rasgos fenotípicos.

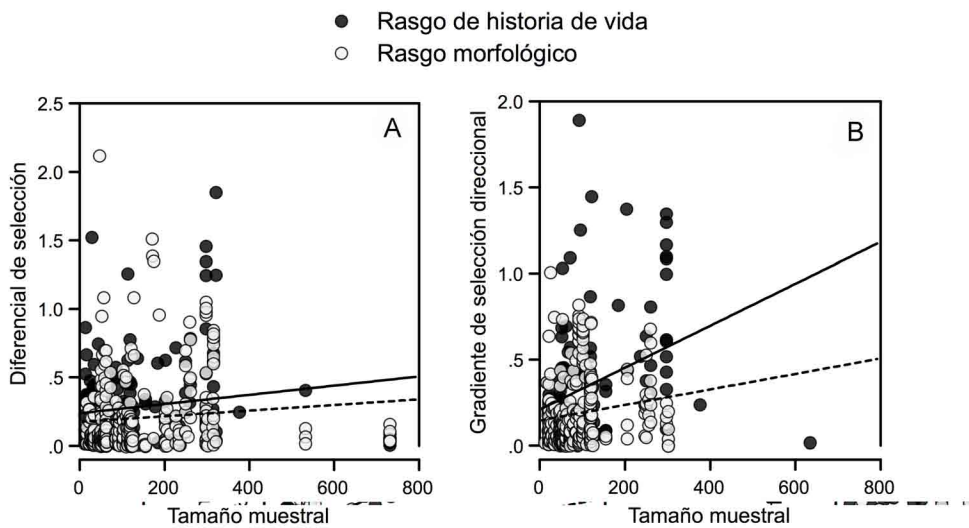
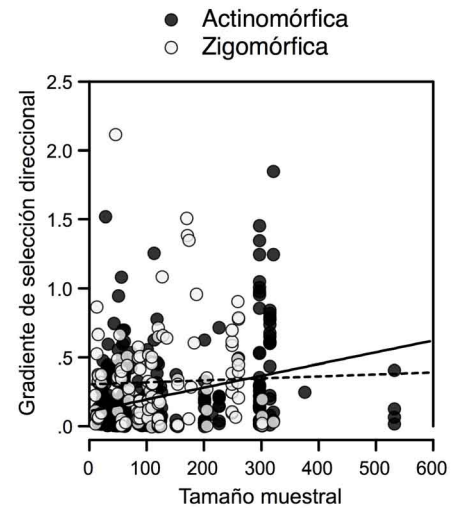


Figura 4.4. Diferenciales (A) y gradientes (B) absolutos de selección lineal sobre rasgos de historia de vida y rasgos morfológicos del fenotipo floral. Las líneas reflejan el mejor ajuste lineal en ANCOVA de cada nivel con el tamaño poblacional de los estudios como covariable. Línea continua indica ajuste para rasgos de historia de vida. Línea segmentada indica ajuste para rasgos morfológicos.

La mayor selección sobre rasgos de historia de vida que sobre rasgos morfológicos contrasta con los resultados obtenidos en Kingsolver *et al.* (2001) quienes en un análisis más inclusivo con animales y plantas, documentaron que la fuerza de la selección para los rasgos morfológicos es el doble que para los rasgos de historia de vida. Los resultados de la presente revisión son consistentes con la idea de que los rasgos de historia de vida experimentan una mayor acción de la selección y poseen menor heredabilidad debido a su mayor cercanía al *fitness* que los rasgos morfológicos (Fisher 1930, Price y Schluter 1991). Respecto a la simetría floral, se observó ausencia de diferencias en la magnitud de la selección total recibida por especies con flores actinomorfas y zigomorfas. Sin embargo, la selección directa sobre los caracteres florales fue mayor en flores zigomórficas hasta un tamaño poblacional de 290 individuos, luego de lo cual las especies actinomorfas recibirían una mayor fuerza selectiva (Figura 4.5, media ajustada \pm EE, actinomorfas = 0.21 ± 0.01 , zigomorfas = 0.32 ± 0.03 , $F_{1,467} = 13.3$, $P < 0.001$). No se observó diferencias entre las especies actinomorfas y zigomorfas respecto a la prevalencia de selección estabilizadora o disruptiva.

Figura 4.5. Gradientes de selección direccional sobre el fenotipo floral de especies con flores actinomorfas y zigomorfas. Las líneas reflejan el mejor ajuste lineal en ANCOVA de cada nivel con el tamaño poblacional de los estudios como covariable. Línea continua indica ajuste para especies actinomorfas. Línea segmentada indica ajuste para especies zigomorfas.



El color de las corolas no fue un blanco que discriminara la fuerza de selección evaluada a través de diferenciales y gradientes lineales (Tabla 4.1). Sin embargo, la probabilidad de los rasgos florales de sufrir selección estabilizadora o disruptiva fue contingente al color de las flores (Tabla 4.2). Los caracteres asociados a flores de color café presentaron un mayor número de coeficientes con signo negativo que positivo (11 de 12 coeficientes, $P = 0.006$), las flores de color rosado estuvieron en su mayoría bajo selección disruptiva (27 de 39 coeficientes, $P = 0.024$), y las flores de color rojo experimentaron en su mayoría un efecto selectivo estabilizador (13 de 17 coeficientes, $P = 0.049$).

¿Varía la fuerza y signo de la selección de acuerdo al tipo de agente selectivo involucrado (colibríes, insectos, o ambos)?

La observación que algunos grupos de polinizadores son más efectivos que otros en la transferencia de polen y como agentes de selección natural ha sido un paradigma importante en los estudios de polinización (ver revisiones en Fenster *et al.*, 2004; Waser y Campbell, 2004). Pocos estudios, sin embargo, han documentado posibles efectos divergentes de distintos grupos de polinizadores sobre el fenotipo floral (e.g., Vickery, 1995; Schemske y Bradshaw, 1999; Medel *et al.*, 2003, 2007). Se ha señalado que mientras los abejorros tienen una importancia variable como agentes de selección, los colibríes son consistentemente importantes (Aigner, 2006). Los resultados de nuestra revisión indican que el impacto selectivo de los colibríes e insectos por separado no difirió significativamente a través de los diferenciales de selección ($F_{1,412} = 1.27$, $P = 0.261$, Figura 4.6A), aunque cada uno de estos grupos por separado tuvo un mayor impacto selectivo que las situaciones de polinización mixta (colibríes vs. colibríes + insectos, $F_{1,412} = 8.84$, $P = 0.003$; insectos vs. colibríes + insectos, $F_{1,412} = 15.0$, $P < 0.001$). Cuando el impacto de la polinización fue evaluado a través de los gradientes de selección, es decir como una medida de la selección actuando directamente sobre los caracteres florales, los insectos ejercieron un mayor impacto que los colibríes (Figura 4.6B, media ajustada \pm EE, insectos: 0.25 ± 0.01 , colibríes: 0.15 ± 0.04 , $F_{1,488} = 5.50$, $P = 0.019$), no observándose diferencias entre las situaciones de polinización solitaria y mixta (colibríes vs. colibríes

+ insectos, $F_{1,488} = 1.91$, $P = 0.167$; insectos vs. colibríes + insectos, $F_{1,488} = 0.05$, $P = 0.814$). Respecto a la selección no lineal, se observó que los colibríes tienden a ejercer una selección de tipo estabilizadora sobre el fenotipo floral (15 de 20 coeficientes, $P = 0.041$) mientras que una combinación de colibríes e insectos tienen un efecto disruptivo (11 de 11 coeficientes, $P < 0.001$). No se observó tendencia de selección no lineal en los insectos polinizadores ($P = 0.279$).

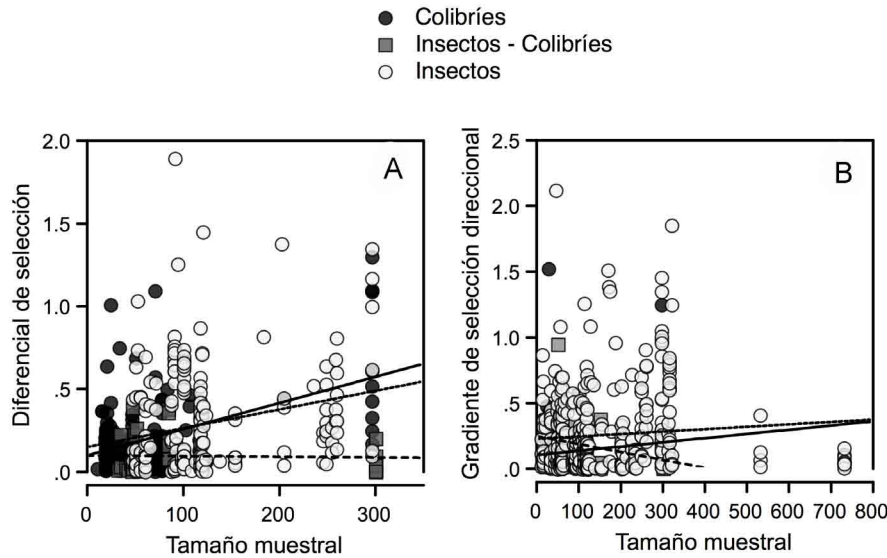


Figura 4.6. Diferenciales (A) y gradientes (B) absolutos de selección lineal sobre el fenotipo floral de especies polinizadas exclusivamente por colibríes, insectos y por una combinación de ambos. Las líneas reflejan el mejor ajuste lineal en ANCOVA de cada nivel con el tamaño poblacional de los estudios como covariable. Línea continua indica ajuste para colibríes. Línea segmentada indica ajuste para ensambles mixtos (insectos y colibríes). Línea punteada indica ajuste para insectos.

Conclusiones

Globalmente, es posible concluir que existe una amplia heterogeneidad en la magnitud y curvatura con la cual la selección natural actúa sobre el fenotipo floral. Esta heterogeneidad es explicada, en parte, por las variables y niveles analizados en este estudio (Tabla 4.3), lo cual sugiere que potenciales cambios evolutivos del fenotipo floral probablemente ocurran sobre tales ejes en caso de subyacer suficiente varianza genética a los caracteres cuantitativos. Finalmente, es posible sintetizar los resultados de esta revisión y análisis en los siguientes puntos:

- a) La fuerza con que actúa la selección natural sobre el fenotipo floral es independiente de la función sexual con la cual es estimado el *fitness*. Sin embargo, el componente masculino tiende a proporcionar coeficientes indicadores de selección estabilizadora.
- b) La selección ocurre con mayor fuerza sobre especies auto compatibles que auto incompatibles y sobre especies anuales que perennes. No hay diferencias en la curvatura de la selección entre las variables clasificatorias.
- c) La selección ocurre con mayor fuerza sobre rasgos de historia de vida que sobre rasgos morfológicos y sobre flores actinomorfas que zigomorfas. La curvatura pero no la fuerza de la selección es dependiente del color de las corolas.
- d) Los insectos tienen un mayor impacto direccional que los colibríes, pero los colibríes ejercen una mayor selección estabilizadora. Situaciones con polinizadores mixtos tienen a ejercer selección disruptiva, aunque más débil que la selección impuesta por insectos y colibríes por separado.

Tabla 4.3. Resumen de resultados del análisis de coeficientes de selección mediada por polinizadores sobre diversos componentes del fenotipo floral. Las categorías "Sí" o "No" indican si la variable asociada fue importante en dar cuenta de la heterogeneidad de los coeficientes indicadoras de fuerza y curvatura.

Variable	Fuerza	Curvatura
Función sexual	No	Sí
Sistema reproductivo	Sí	No
Ciclo de vida	Sí	No
Rasgo fenotípico	Sí	No
Simetría floral	Sí	No
Color corola	No	Sí
Polinizadores	Sí	Sí

4.4. Consideraciones finales

Los resultados de este análisis son producto de un análisis de un subconjunto de los estudios publicados hasta la fecha. Sin embargo, hay muchos interesantes trabajos publicados que no han satisfecho los requerimientos impuestos en este análisis. Muchos trabajos han publicado coeficientes de selección bajo condiciones experimentales o seminaturales por lo que no necesariamente representan la acción de selección mediada por polinizadores en condiciones naturales. Las señales de selección extraídas de este análisis, sin embargo, parecen ser robustas estadísticamente aunque algunas de ellas no cuentan con explicaciones obvias por lo que se hace necesario un análisis más detallado de su significado, lo cual excede el objetivo de este capítulo. No obstante, un resultado claro de análisis es que la selección no actúa de igual manera sobre los distintos componentes del fenotipo floral. Hay una amplia heterogeneidad en la fuerza con que actúa la selección, la cual sugiere que no todos los potenciales blancos presentan una variación fenotípica comparable sobre la cual la selección puede actuar. En este sentido, futuros estudios que documenten la elasticidad de la selección sobre los distintos caracteres bajo escrutinio serán de gran utilidad para evaluar la fuerza de la selección sobre fenotipos comparables. Morgan y Schoen (1997) desarrollaron una metodología simple para facilitar la comparación de la selección sobre distintos caracteres florales, la cual se basa en mediciones de selección corregidas por el promedio de los caracteres. Lamentablemente, esta aproximación no ha sido mayormente usada en subsecuentes estudios, por lo que se desconoce si variaciones en la magnitud de la selección son legítimas o representan una consecuencia de la heterogeneidad natural en el rango de variación de los rasgos analizados en cada caso.

Es importante señalar que como uno de los objetivos de la revisión es extraer señales generales de la selección mediada por polinizadores, los análisis previos incluyeron a todos los coeficientes publicados, independientemente de su significancia estadística. Al respecto, el 40.1% de los gradientes lineales, el 14.9% de los gradientes cuadráticos, y el

38.6% de los diferenciales publicados fueron significativos al nivel $P = 0.05$, indicando valores globales de significancia algo más altos que los documentados en la revisión de Kingsolver *et al.* (2001) para todos los trabajos de selección fenotípica (25% de los gradientes y diferenciales y 16% de los gradientes cuadráticos). Estos altos valores de significancia se manifiestan a pesar del reducido tamaño muestral asociado a las estimaciones de la mayor parte de los coeficientes (promedio: 133, mediana: 90), lo cual sugiere que puede existir un importante error de tipo II, que rechace la hipótesis de selección significativa debido a tamaños muestrales inapropiados. Futuros estudios debieran corregir por este efecto, usando pruebas de poder que describan el tamaño muestral requerido para detectar selección natural significativa. Sólo unos pocos estudios han efectuado tal corrección (e.g., Johnston, 1991; Medel, 2000), por lo que persiste el interrogante de si las estimaciones se han efectuado con los tamaños muestrales adecuados.

El análisis efectuado se ha basado explícitamente en los efectos independientes de las variables categóricas dejando para otra publicación las tendencias de las interacciones entre variables. Sin embargo, es posible que algunas tendencias generales de selección natural se manifiesten en relación a interacciones más que en análisis independientes. No obstante, es posible realizar análisis más particulares sobre interacciones más particulares de rasgos. Por ejemplo, el sistema reproductivo suele asociarse a variación en el tamaño floral y color de las flores (Epperson y Kleg, 1987; Karron *et al.*, 2004), por lo que se esperaría que la selección actúe con distinta intensidad en especies con distintos niveles de compatibilidad y características de las flores. En la misma línea, Bell (1985) en un influyente trabajo sugirió que corolas de gran tamaño han evolucionado en relación a la donación más que a la recepción de polen. Asimismo, se ha planteado que una manera de reducir la autofecundación por geitonogamia es favorecer la exportación de polen mediante despliegues florales pequeños en plantas autocompatibles (Lau *et al.*, 2008). Estas y varias otras hipótesis más específicas que las tendencias generales descritas en este capítulo son factibles de abordar mediante un análisis más sectorizado de los coeficientes descritos en la literatura.

La selección mediada por polinizadores no necesariamente ocurre sobre caracteres individuales sino que también puede ocurrir sobre conjuntos correlacionados de caracteres que pueden resultar en patrones bien definidos de integración fenotípica a nivel floral o intrafloral (e.g., Herrera, 2001; Herrera *et al.*, 2002a; Pérez *et al.*, 2007, ver revisión en Ordano *et al.*, 2008). Actualmente es debatido si tales patrones de correlación resultan de selección correlacional impuesta por polinizadores o reflejan restricciones de desarrollo en estructuras con origen embrionario común. El bajo número de coeficientes correlacionales descritos en la literatura no permite efectuar un análisis detallado de la importancia relativa de la selección mediada por polinizadores en la generación de la integración floral, por lo que futuros estudios debieran documentar, además de los coeficientes lineales y cuadráticos, a los coeficientes que describen la acción sobre la correlación entre caracteres florales.

Finalmente, una conclusión natural de este trabajo es la necesidad de efectuar más estudios de selección mediada por polinizadores en poblaciones naturales, cubriendo un amplio rango de condiciones. Además de permitir comprender la sutileza con la que actúa la selección en condiciones naturales, en el estado actual es necesario implementar estudios comparativos en escenarios de ambientes cambiantes ya que de esa manera es posible comprender y eventualmente manejar los efectos colaterales de

actividades extrínsecas a la interacción polinizador-planta. Específicamente, modificaciones en el paisaje inducidas por la actividad humana pueden alterar sustancialmente algunos componentes clave de los ecosistemas que transfieren sus efectos en forma de regímenes alterados de selección sobre las poblaciones. Cambios rápidos en la naturaleza de la selección y en los fenotipos resultantes pueden alterar no sólo el producto de la coevolución local y geográfica sino también su dinámica y la diversidad que desde ella se despliega.

Agradecimientos

Agradecemos a Carezza Botto y Gastón Carvallo por sus comentarios a una versión previa de este manuscrito lo cual permitió mejorar la claridad de este capítulo. Nélida Pohl contribuyó en compilar parte de la información sobre la cual se basan los análisis. Este estudio fue posible gracias al financiamiento del proyecto Anillo PBCT 34/2006 a R.M.

CAPÍTULO 5

Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales

MARÍA B. GARCÍA Y JOHAN EHRLÉN

5.1. Introducción

Las interacciones planta-animal son tan variadas y frecuentes que sería virtualmente imposible encontrar una planta sobre la tierra sin algún tipo de relación con el reino animal. Las interacciones conectan especies, los ladrillos sobre los que se construye la biodiversidad. Desde un punto de vista evolutivo, las interacciones han jugado un papel fundamental en la diversificación de la vida (véase por ejemplo Ehrlich y Raven, 1964). Desde un punto de vista ecológico, son claves para el funcionamiento de muchos organismos tanto a nivel individual como poblacional, comunitario y ecosistémico (Mulder, 1999), pudiendo ser, por tanto, tan responsables de la presencia o ausencia de especies en cada lugar como lo puedan ser los factores abióticos.

Es reconocida importancia de las interacciones en ecología evolutiva y poblacional (Stowe *et al.*, 2000; Maron y Crone, 2006), sin embargo, es difícil de evaluar, pues depende de los costos y beneficios totales de los interactuantes implicados. Esta formulación no suele cuantificarse ni en términos de eficacia biológica a lo largo de la vida completa de los organismos (en adelante *fitness total*), ni en términos de las tasas demográficas que determinan el funcionamiento de sus poblaciones (Morris *et al.*, 2007). Por ello, aunque sabemos que una variada gama de relaciones mutualistas y antagonistas pueden influir en la evolución y dinámica poblacional, la abundancia, distribución y viabilidad de poblaciones vegetales, carecemos casi por completo de la información cuantitativa que nos permita valorar y comparar de forma objetiva la importancia de cada interacción en relación a otras interacciones y a otros factores ambientales.

Los estudios de interacciones planta-animal han relacionado generalmente la abundancia de animales y los distintos niveles de intensidad de su acción con algunos componentes aislados de la *fitness* de las plantas, como por ejemplo la producción de semillas (ver no obstante Doak, 1992; Louda y Potvin, 1995). Sin embargo, esta visión puede ser demasiado simplista, pues con frecuencia las interacciones afectan a más de un componente, y sus consecuencias pueden aparecer tanto a corto como a largo plazo. La herbivoría de hojas, por ejemplo, supone una reducción en la función fotosintética que puede afectar al individuo de muy distintas formas y en distintos momentos. Tras una fuerte herbivoría foliar es frecuente un descenso inmediato en la fecundidad, pero esta consecuencia puede ser sólo un efecto parcial si al cabo de uno o dos años la planta no es capaz de florecer por no haber acumulado suficientes recursos, o incluso muere tras la dispersión de semillas. Si se trata de herbivoría de inflorescencias, la inevitable reducción en la producción de semillas tras la interacción puede también traducirse en

una extraordinaria producción de semillas en años posteriores debido a la reducción del esfuerzo reproductivo, compensando la pérdida de semillas inicial (Primack *et al.*, 1994). Incluso en el caso en que los efectos de la interacción sean más o menos directos e influyan principalmente en un solo componente de *fitness*, el enfoque tradicional limita nuestra capacidad para juzgar la importancia de una interacción de forma relativa a otros factores u otras interacciones. ¿Cómo valorar, por ejemplo, el efecto de un depredador de semillas que destruye la mitad de la cosecha el año de nuestro estudio, si se trata de una planta policárpica con numerosos eventos reproductivos?. Las semillas son sólo el principio del ciclo vital de la planta, muchas de ellas no germinarán, y muchas de las germinadas no llegarán a la fase reproductiva por el efecto de otras interacciones o por diversos factores abióticos. Una intensa depredación de semillas podría, por tanto, tener efectos muy variados dependiendo de la historia vital del organismo (desde dramáticamente negativos en una especie de corta vida sin banco de semillas, hasta prácticamente imperceptibles para un árbol de larga vida), y la existencia de otros factores abióticos más limitantes.

Por otro lado, tendemos a compartimentalizar los distintos tipos de interacciones en los análisis, lo que limita nuestro entendimiento de sus efectos si se producen sinergias o anulaciones durante la concurrencia de otras interacciones. Imaginemos una planta visitada por distintos animales a lo largo del año: polinizadores, herbívoros y depredadores de semillas. Si estamos interesados en la ecología reproductiva, es posible que paremos nuestro estudio tras la maduración de frutos y obtengamos unos sólidos resultados sobre el papel de distintos polinizadores en la cantidad y calidad de la progenie. Pero el contexto en el que dichas conclusiones son válidas se restringe si unas semanas más tarde una larva ataca las semillas ya dispersadas, impidiendo su germinación. Ciertamente el determinar el papel de los polinizadores durante la fase predispersiva es fundamental, pero sin una visión más amplia no podremos explorar cuestiones no menos interesantes como por ejemplo potenciales efectos compensatorios entre polinización y depredación de semillas, o los caminos evolutivos que sigue un organismo cuando está sometido a fuerzas selectivas opuestas.

Si nuestro objetivo es determinar cuán importante es la intensidad de una interacción en un contexto ecológico-evolutivo, es decir, en qué medida dicha interacción se traduce en cambios en la distribución o abundancia de la planta, o en qué medida constituye una fuerza selectiva que influye en la génesis de rasgos adaptativos, es necesario el uso de parámetros integradores y a largo plazo que incluyan el efecto de todos los factores involucrados, y que valoren de forma global los efectos no sólo sobre diferentes componentes de *fitness*, sino sobre la *fitness* total a lo largo de la vida de los organismos. Dichos efectos a menudo no sólo tendrán que ver con la intensidad de la interacción, sino con cuán sensible sea el sistema (la planta en este caso) a dicha interacción, lo que a su vez dependerá de la historia vital particular del organismo y del marco espacio-temporal en el que ocurra. Para poder comparar y aumentar nuestra capacidad de generalización sobre cómo los animales influyen en el funcionamiento ecológico y evolutivo de las plantas, por tanto, debemos considerar su efecto sobre los distintos procesos básicos del ciclo vital: nacimiento, crecimiento y mortalidad. Las tasas vitales son responsables de la dinámica poblacional de un organismo, y también el punto de partida para un examen comparativo y cuantitativo de las historias de vida y su evolución.

En este capítulo presentamos distintas formas de evaluar cuantitativamente los efectos de las interacciones planta-animal, tanto desde un punto de vista ecológico como evolutivo. Nuestro objetivo es mostrar la utilidad de diversas herramientas demográficas mediante la revisión de algunos ejemplos. Dado que es imposible mencionar todos los estudios relevantes en la literatura, nos centraremos básicamente en nuestra propia experiencia, así como otros casos que ilustren el interés y potencial de esta aproximación demográfica en un contexto ecológico, evolutivo, y de conservación.

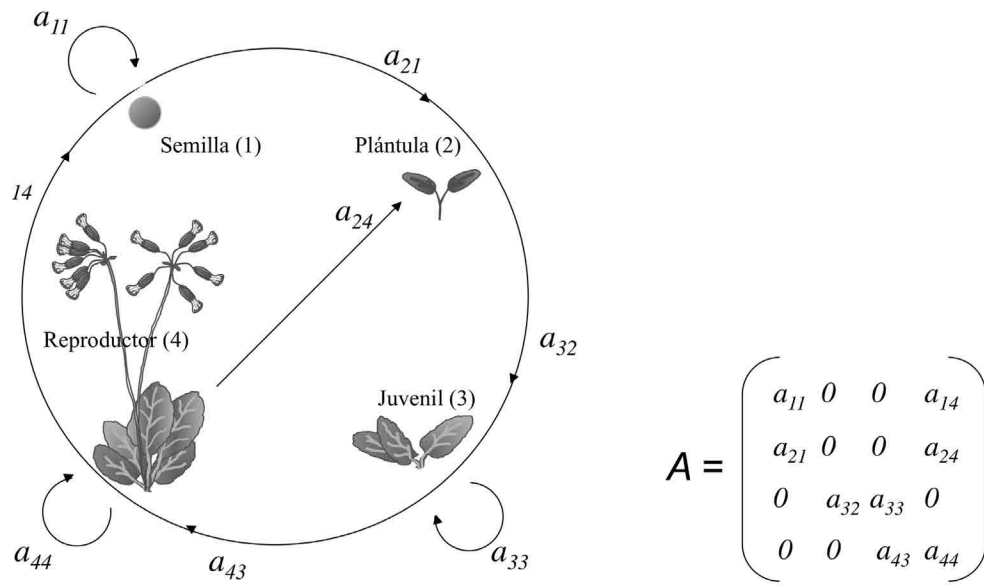
5.2. Las herramientas básicas

Nuestra herramienta serán los modelos matriciales, basados en las tasas vitales individuales de poblaciones estructuradas, aplicables a organismos en los que es posible agrupar a los individuos en distintas “clases” en función de su edad, tamaño, condición reproductiva, etc. (Figura 5.1). Los modelos matriciales tienen distintas aplicaciones en biología, habiéndose utilizado principalmente en demografía y biología de la conservación de plantas (Menges, 2000), pero apenas en ecología evolutiva (Ehrlén, 2002, 2003). Son particularmente interesantes para organismos plurianuales en los que es difícil determinar, a partir de observaciones y experimentos a corto plazo, qué factores tienen más impacto en la dinámica poblacional y la *fitness* total.

La información básica que alimenta estos modelos es la matriz de transición, también denominada matriz de proyección. Su tamaño ($n \times n$) viene determinado por el número de clases que define el observador (n), en función de los “estados” por los que una planta pasa a lo largo de su vida (en ocasiones ajustados a la disponibilidad de datos). Si creamos un ciclo vital cuyos nodos son las clases, la matriz contendrá todas las conexiones entre ellos, es decir, las probabilidades de transición relacionadas con la fecundidad, supervivencia y crecimiento experimentadas por un individuo medio de cada clase. La Figura 5.1 muestra la matriz de transición correspondiente a una planta de corta vida con 4 clases (semillas en el banco, plántulas de menos de 1 año de vida, juveniles, adultos), donde se incluyen 8 elementos matriciales (la probabilidad de una semilla en el banco de semillas de germinar o permanecer viable en el banco otro año más, la supervivencia de las plántulas, la probabilidad de los juveniles de sobrevivir y permanecer en la misma clase o convertirse en adultos, la probabilidad de los adultos de sobrevivir, y la probabilidad de dejar semillas viables en el banco, o plántulas si las semillas que producen pueden germinar durante el mismo año en que son liberadas). En definitiva, una matriz resume las tasas vitales por las que un individuo pasa a lo largo de su vida, obtenidas mediante el seguimiento todas las clases durante un solo año de vida en lugar del seguimiento de una cohorte de plántulas a lo largo de toda su vida. Caracteriza, por tanto, el comportamiento demográfico de un conjunto de individuos de la misma especie que conviven en el mismo contexto ecológico (una población o parte de ella). Esto significa que poblaciones distintas, o la misma población durante años distintos, o grupos de individuos en distintos contextos ecológicos aunque dentro de la misma población y año, resultarán en matrices distintas. Queda fuera del alcance de este capítulo describir todas las reglas y los conflictos en la construcción del ciclo vital y la matriz de proyección asociada, por lo que nos concentraremos en su utilidad. Caswell (2001) ofrece una base matemática sólida para ello, así como un amplio abanico de posibilidades de los modelos, mientras que

Horvitz y Schemske (1995) ejemplifican de forma más sencilla el procedimiento del modelo determinístico con una planta tropical.

Figura 5.1. Ciclo vital genérico correspondiente a un "individuo medio" según un modelo demográfico de población estructurada, y su matriz de proyección asociada (A). En este caso existen 4 clases (semilla, plántula, juvenil y reproductor), entre las que se han registrado 8 tipos de transiciones (a_{ij}).



¿Hacia dónde va el sistema?

Como se ha comentado anteriormente, la matriz de proyección (A) integra todas las tasas vitales observadas en un sistema estructurado con n clases (Figura 5.1) durante un intervalo de tiempo (generalmente un año en el caso de plantas). Su proyección en el tiempo ($n_{t+1} = A * n_t$, siendo n un vector columna que contiene el número de individuos en cada clase) nos informa de la abundancia futura esperable (proyectada) en cada clase. La naturaleza y las propiedades de la mayor parte de las matrices de poblaciones de plantas permiten obtener algunos parámetros intrínsecos del sistema independientes a las condiciones iniciales y que emergen en condiciones estacionarias tras un considerable número de iteraciones. El más conocido es el autovalor dominante (λ), un valor positivo que representa la tasa de crecimiento poblacional.

Desde una perspectiva demográfica, λ corresponde a la tasa determinista de crecimiento a largo plazo, de forma que si $\lambda > 1$ la población crecerá, y si $\lambda < 1$ el número de individuos decrecerá con el tiempo. Dado que λ corresponde a una situación estacionaria, no debería sorprendernos que su valor no siempre concuerde con el calculado a partir del censo real de dos años consecutivos en el área de monitorización (N_{t+1}/N_t ; siendo $N = \sum n_j$ y n_i el número de individuos en cada una de las n clases definidas). Puesto que λ es un parámetro estimado, es conveniente ubicarlo en un intervalo de confianza para saber en qué medida su desviación de la unidad refleja o no una clara tendencia poblacional, lo que puede calcularse tanto analíticamente como mediante *bootstrapping* (ver por ejemplo McPeck y Kalisz, 1993; Álvarez-Buylla y Slatkin, 1994; Doak *et al.*, 2005).

El ciclo vital y las transiciones asociadas corresponden a lo ocurrido dentro de la población estudiada durante 1 año de seguimiento, pero representan también el cami-

no seguido por un individuo medio de dicha población. La información que ofrece la matriz de transición, por tanto, no se restringe al contexto de la dinámica poblacional, sino que puede ser relevante en el contexto evolutivo, donde λ representa la *fitness* total (*lifetime fitness*) de un genotipo promedio de la especie en un contexto espacio-temporal determinado (Charlesworth 1980, Lande 1982, Caswell 1989). Esta conexión nos permitirá comparar y relativizar el efecto de cualquier factor que afecte a los distintos componentes de *fitness* integrados en el ciclo vital.

Explorando la relación entre transiciones y *fitness* total

Los modelos matriciales nos ofrecen la posibilidad de sintetizar la compleja y variada información demográfica y reproductiva correspondiente a todo el ciclo vital en parámetros simples como λ , que determinan la dirección final del sistema. En ocasiones, sin embargo, podemos estar interesados en explorar cómo ese funcionamiento general de una población depende de las distintas tasas vitales, y cómo su modificación alterará dicha dirección. Para conocer qué tasas vitales ejercen una mayor influencia en λ , o en otras palabras, a cuáles es más sensible el sistema, se calculan las derivadas parciales ($s_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij}$; correspondiendo a_{ij} a cada uno de los elementos matriciales). La matriz de sensibilidad resultante nos indica qué transiciones ejercerán una mayor influencia en la tasa de crecimiento poblacional y en la *fitness* total. Este análisis permite explorar potenciales objetivos en procesos evolutivos por su eficacia para incrementar la *fitness* total (e.g., la existencia de un banco de semillas, o un inicio más temprano o retrasado de la madurez sexual). Todas las conexiones entre clases son evaluadas en este análisis, independientemente de que ocurran o no en la realidad, ya que la pregunta es “¿cuánto cambiaría λ si...?” (Caswell, 2000). La matriz de sensibilidad se puede equiparar a un gradiente selectivo que muestra los caminos a través de los cuales se verían favorecidos procesos evolutivos, por tener un gran impacto en la *fitness* total.

Desde un punto de vista demográfico, sin embargo, esta exploración teórica suele tener poco interés. Además, y debido a que fecundidad y supervivencia se miden en unidades distintas, los valores de sensibilidad correspondientes a cada elemento matricial no son directamente comparables. Por ello, de Kroon *et al.* (1986) propusieron el cálculo de las elasticidades o sensibilidades proporcionales. Las elasticidades indican la contribución relativa de cada uno de los elementos matriciales a λ ($e_{ij} = [\partial\lambda / \partial a_{ij}] * [a_{ij} / \lambda]$), respondiendo a la pregunta de “si un elemento matricial varía en un X% mientras que el resto de los elementos se mantienen constantes ¿cuánto cambiará λ ?”. Evalúan, por tanto, la importancia relativa de variaciones en cada uno de los elementos matriciales observados en la realidad, lo que permite una comparación directa entre ellos.

El uso generalizado de elasticidades, sin embargo, se ha puesto en entredicho en la última década debido a sus limitaciones, por lo que es recomendable una aplicación más cautelosa en el futuro. Por ejemplo, este análisis no contempla la posibilidad de que se altere más de un elemento matricial a la vez a pesar que en el mundo real es frecuente que un factor afecte a más de una transición, o que se produzcan covariaciones entre ellas. Para evitar este problema, van Tienderen (1995) propuso las “elasticidades integradas”, que miden el efecto total de un cambio en la matriz teniendo en cuenta los efectos directos e indirectos. Por otro lado, los valores de elasticidad se ven afectados

por el hecho de que la tendencia poblacional sea creciente o decreciente (Silvertown *et al.*, 1996), así como por la dimensionalidad de la matriz (Ramula y Lehtilä, 2005). Además, varios autores han llamado la atención sobre la conveniencia de calcular las elasticidades de las tasas vitales (supervivencia, etc) en lugar de los elementos matriciales (a_{ij}), puesto que éstos últimos pueden ser en realidad combinaciones de varias tasas vitales (por ej., para crecer y pasar a otra clase es necesario primero sobrevivir; Zuidema y Franco, 2001; Franco y Silvertown, 2004; Morris y Doak, 2004). Finalmente, para el caso de especies en hábitats con alta perturbación y oscilaciones importantes del tamaño poblacional, es probablemente más conveniente el uso de elasticidades estocásticas (Tuljapurkar *et al.*, 2003; Morris *et al.*, 2006; Caswell, 2007).

La elasticidad mide el efecto de hipotéticos cambios proporcionales en cada uno de los elementos matriciales. Sin embargo, con frecuencia éstos tienen muy distintas varianzas en el mundo real. Si lo que nos interesa es incluir la variación ya registrada en sistemas naturales debemos recorrer el camino contrario siguiendo un método ligeramente distinto, basado tanto en la varianza de los elementos como en cuán sensible es el sistema a cada uno de ellos. Un análisis denominado “*Life Table Response Experiment*” (LTRE) es la herramienta más apropiada para este tipo de estudios, de la que se pueden encontrar formulaciones detalladas en Caswell (2001) y Horvitz *et al.* (1997). Este tipo de análisis permite, por ejemplo, investigar en qué medida las diferencias observadas en la dinámica de dos poblaciones, o de la misma población en dos años distintos, o de dos gestiones distintas en la misma zona y año, se deben al comportamiento de cada una de las clases definidas en el ciclo vital. Para ello debemos en primer lugar calcular las diferencias existentes entre los valores de cada una de las parejas de elementos matriciales, y posteriormente ponderar dichas diferencias teniendo en cuenta el impacto de cada elemento en el sistema. Esta doble entrada de información es importante porque a menudo los elementos más variables no son los mismos a los que el sistema es más “sensible” (Ehrlén y Van Groenendael, 1998; Caswell, 2000).

Una aplicación directa de este análisis en relación con las interacciones planta-animal podría ser comparar la dinámica poblacional de una especie en la que se ha registrado herbivoría en los individuos reproductores de una población con $\lambda = 0.94$, mientras que no se ha observado dicha interacción en otra población con $\lambda = 1.1$. Esta situación lleva rápidamente a cuestionarse si la herbivoría es la causa de ese ligero declive poblacional en la primera de ellas. Mediante un LTRE podemos explorar en qué medida las diferencias de comportamiento de los individuos reproductores son responsables de esas diferencias en el comportamiento poblacional.

Los LTRE ponen de manifiesto otra importante limitación de los análisis de elasticidad: una tasa vital o un elemento matricial puede ser muy variable, pero su efecto puede ser imperceptible si es poco influyente en el conjunto del ciclo vital. De forma análoga, puede ocurrir que la matriz de elasticidades señale algunos procesos o clases como objetivo de nuestra gestión (por su influencia sobre λ), cuando en realidad dichos procesos son prácticamente imposibles de modificar. Pensemos por ejemplo en una planta de larga vida en la que los individuos de gran tamaño tienen una probabilidad de sobrevivir sin cambiar de clase del 0.99. Es seguro que la matriz de elasticidades nos indicará que dicha transición es la más influyente en la dinámica poblacional, con un valor que puede incluso superar el 50%. Esto significa que podríamos reducir considerablemente la λ aumentando dicha mortalidad, pero también que es vir-

tualmente imposible incrementarla utilizando esta clase puesto que apenas podemos aumentar la tasa de supervivencia.

Un ejemplo práctico de esta situación aparece en Lehtilä *et al.* (2006), quienes exploraron el comportamiento demográfico de una planta entomófila, *Primula veris*, en una amplia gama de hábitats desde pastos abiertos al interior de bosques. Al aumentar el dosel forestal se producía un declive poblacional, al tiempo que las matrices de elasticidades indicaban un creciente papel de la supervivencia (especialmente de adultos) en la dinámica poblacional. Las diferencias interpoblacionales en la supervivencia de los adultos eran muy pequeñas, y en el caso de los bosques, ni siquiera el incremento al máximo de la supervivencia de estos individuos conseguiría que las tasas de crecimiento poblacional fueran positivas. El reclutamiento mediante semillas, que apenas almacenaba una pequeña fracción de la elasticidad total del sistema, se mostraba finalmente como una posibilidad real de evitar el declive en las poblaciones forestales.

Variabilidad temporal

Cuando se dispone de más de un año de datos por población se puede optar por calcular medias de las tasas vitales para manejar un único valor medio poblacional, pero es más interesante generar tantas matrices de proyección como años de estudio se dispone, y construir modelos que varíen en el tiempo (estocásticos). Es importante mantener la variabilidad interanual porque la proyección de una población en el tiempo es un proceso multiplicativo, y el valor de la lambda resultante en un modelo estocástico es siempre inferior al de un modelo determinista que utilice la lambda de la matriz media.

La tasa de crecimiento estocástica puede calcularse o bien de forma numérica, a partir de simulación de trayectorias poblacionales durante un período de tiempo, o bien de forma analítica, mediante la aproximación de Tuljapurkar (Caswell 2001, Morris y Doak 2002). En las simulaciones estocásticas, la forma más fácil de incluir la variabilidad ambiental es elegir al azar una matriz (de todas las generadas durante la monitorización) para cada iteración (Fieberg y Ellner 2001). Esta lambda estocástica tiene ya en cuenta las fluctuaciones poblacionales y se calcula generalmente como $\ln \lambda_s = [(\ln n_t - \ln n_j) / t - 1]$. Existen otras formas de introducir la variabilidad ambiental, como la utilizada por el paquete RAMAS/Stage, en el que una matriz media y otra con las desviaciones estándar de cada elemento matricial, son la base para generar matrices anuales según el tipo de distribución y algunas reglas de covariación entre elementos definidas previamente.

Limitaciones y extensiones de los modelos tradicionales

La disponibilidad de paquetes de software como RAMAS (Applied Biomathematics), el módulo Poptools de EXCEL (<http://www.cse.csiro.au/poptools/>), y las rutinas MATLAB incluidas en Caswell (2001) y Morris y Doak (2002), han facilitado enormemente el uso de este tipo de análisis en las últimas dos décadas. Paralelamente, nuevas aproximaciones están abriendo posibilidades para expandir y complementar los modelos matriciales tradicionales.

Para las especies que habitan lugares con frecuentes perturbaciones, así como para la comparación de distintos métodos de gestión, puede ser conveniente realizar análisis y evaluaciones a corto plazo. Se trata de situaciones en las que la demografía puede va-

riar de forma importante en un breve período de tiempo, por lo que la información de los modelos deterministas que asumen constancia en las condiciones ambientales puede quedar muy lejos de la realidad. Fox y Gurevitch (2000) propusieron una extensión al modelo clásico, centrándose en la dinámica transitoria, con el fin de describir el funcionamiento de poblaciones cuya situación quedaba lejos de la “estabilidad”, proyectando su tamaño y distribución en un corto intervalo temporal. Otra de las limitaciones de los modelos estándar se relaciona con la subjetividad en la estructuración del ciclo vital, y la dificultad de usar tamaños poblacionales suficientemente grandes como para obtener estimaciones fiables de las tasas vitales. Los modelos de proyección integral surgieron con la intención de resolver esta limitación (Easterling *et al.*, 2000; Childs *et al.*, 2004). Aunque todavía poco frecuentes, es previsible su futuro auge debido a la flexibilidad que ofrecen al basarse en funciones continuas que evitan la rigidez de las clases, con lo que también se requiere un menor tamaño muestral. Estos modelos se alimentan de funciones que describen la supervivencia, el crecimiento, la fecundidad y el reclutamiento, en función de la edad y/o tamaño de los individuos. Algunos ejemplos ilustrativos de su utilidad tanto en ecología evolutiva como poblacional, se puede encontrar en Rose *et al.* (2005) y Williams y Crone (2006).

5.3. Evaluación de la importancia de una interacción. Componentes de *fitness* v/s *fitness* total

A pesar de que los modelos matriciales constituyen un método apropiado para valorar los efectos de interacciones, y que hace casi dos décadas que dicho método empezó a aplicarse en este campo, la escasez de este tipo de información es enorme en plantas perennes, lo que limita nuestra capacidad para establecer generalizaciones sobre la importancia relativa de distintos tipos de interacciones en distintos sistemas. La primera aproximación que se realizó en este ámbito data de 1990, cuando Calvo y Horvitz utilizaron un modelo de transición para evaluar el efecto de un aumento en la producción de semillas, debido a un aumento en la disponibilidad de polen, sobre la *fitness*. Su modelo representaba la historia vital genérica de una orquídea, e incluía parámetros para describir la frecuencia de la polinización, diferencias en la producción de semillas y costos demográficos reproductivos, así como información demográfica de todas las transiciones del ciclo vital. Poco después, y siguiendo la misma aproximación, Ehrlén y Eriksson (1995) evaluaron el efecto de un incremento de polen en *Lathyrus vernus*. Encontraron que si bien las plantas a las que se había añadido polen producían tres veces más semillas que las control durante el año experimental, también reducían su tamaño y producían un menor número de flores al año siguiente. Las simulaciones matriciales mostraron que la *fitness* total de las plantas suplementadas con polen no era mayor que la de las plantas control debido a los efectos negativos que dicho suplemento tenía en el futuro crecimiento y fecundidad. Este tipo de aproximación demuestra que la limitación de recursos puede ser más importante que la de polen, y que probablemente es necesario reconsiderar la definición del concepto “limitación polínica”, tan frecuentemente utilizado cuando la adición experimental de polen lleva a un incremento inmediato de semillas (Burd, 1994; Ashman *et al.*, 2004).

Las estimaciones de los efectos directos, por lo tanto, no ofrecen una visión completa en el caso de que varios componentes de *fitness* estén correlacionados. Para el ejemplo anterior, la evaluación del efecto de un aumento en la intensidad de polinización pasaría por determinar cuantitativamente el balance entre el beneficio de un aumento en la producción de semillas durante una estación reproductiva, y el potencial futuro costo demográfico que dicho esfuerzo conlleva. En formulación matricial, el efecto neto de un cambio en dos transiciones correlacionadas, a_{ij} y a_{kl} , sería: $\partial\lambda = \partial a_{ij} * s_{ij} + \partial a_{kl} * s_{kl}$, donde s_{ij} y s_{kl} son las sensibilidades de lambda a cambios en las respectivas tasas de transición (Caswell 1989, Van Tienderen 1995). Supongamos que a_{ij} representa la producción actual de semillas, y a_{kl} la probabilidad de transición que se ve negativamente afectada por un incremento de la fecundidad (por ej., la probabilidad de floración en el siguiente año). Si dicho algoritmo se iguala a cero, el compromiso entre ambos componentes (*trade-off*) se equilibra y la *fitness* no puede incrementarse por más que aumente la producción de semillas. Puesto que la sensibilidad de los distintos componentes de *fitness* (producción de semillas en t , y probabilidad de florecer en $t + 1$) puede ser muy distinta, no es suficiente probar la significación estadística de la existencia de costos y beneficios tras una manipulación experimental. Es necesario tener en cuenta las sensibilidades del sistema a dichos componentes para poder calcular efectos totales tras cambios inducidos por un mayor esfuerzo reproductivo.

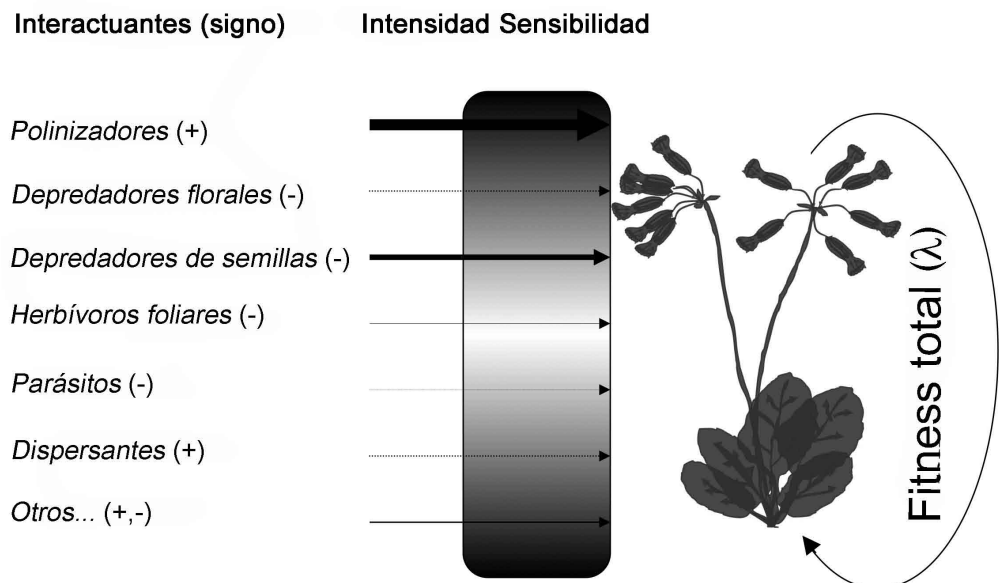
Los modelos de transición permiten también profundizar dentro de una misma interacción, comparando por ejemplo el efecto de distintos animales. Ehrlén (2002) evaluó dos tipos de herbivoría frecuentes en *Lathyrus vernus*: la producida por gasterópodos sobre meristemos, y la ejercida por ungulados sobre plantas ya desarrolladas, mostrando que sus efectos sobre la *fitness* total eran bien distintos e imposibles de predecir a partir de componentes de *fitness*. La herbivoría sobre meristemos reducía la lambda en un 16.4%, debido principalmente a un peor crecimiento y menor supervivencia de los individuos de gran tamaño. La herbivoría por ungulados, aparentemente mucho más dañina por su mayor visibilidad, redujo la lambda en menor proporción, y en este caso se debió tanto a un peor crecimiento y supervivencia de los individuos de tamaño intermedio como al componente reproductivo. En el caso de la herbivoría, no sólo su frecuencia en el tiempo, sino también el momento en el que tiene lugar durante el desarrollo del individuo, son claves para entender su efecto a largo plazo. Doak (1992) demostró que la intensa herbivoría ejercida por insectos sobre órganos vegetativos en una planta perenne podía no ser demasiado drástica si se limitaba a un evento aislado en el tiempo, ya que las reservas disponibles, o la capacidad de rebrotar, permitían mitigar los efectos negativos. Repetidos eventos anuales de herbivoría de baja intensidad, sin embargo, que podían pasar desapercibidos, podían tener peores consecuencias por una incapacidad de recuperarse de los efectos negativos acumulados en el tiempo. Incluso el mismo tipo de herbivoría, y con los mismos niveles de intensidad, puede tener consecuencias muy distintas según el momento fenológico en que se encuentren las plantas. Trabajando con *Primula veris*, una planta de larga vida común en Eurasia, García y Ehrlén (2002) encontraron que los efectos eran claramente negativos si la pérdida de biomasa fotosintética se producía durante la floración o inicio de maduración de frutos, mientras que no se detectaban efectos cuando se producía al final del período reproductivo. Además, en el caso de que lambda se redujese de forma significativa, fueron diferentes los componentes de *fitness* con mayor “responsabilidad” en dicha re-

ducción: el reclutamiento de plántulas en el caso de que la herbivoría foliar coincidiese con la floración, y la supervivencia de adultos en el caso de que se produjese durante la maduración de frutos.

5.4. Interacciones múltiples y selección de rasgos

Hemos visto que evaluar el impacto de una interacción es relativamente sencillo si se dispone de la información demográfica necesaria. A menudo, sin embargo, las plantas interactúan con múltiples organismos simultáneamente, por lo que un siguiente paso consistiría en comparar la importancia relativa de los distintos interactuantes. Para ello será necesario tener en cuenta la intensidad de su acción, y la sensibilidad de la planta a dicha acción (Figura 5.2). Polinizadores, herbívoros florales, defoliadores, y depredadores de semillas son visitantes habituales en *Primula veris*, y su papel fue experimentalmente evaluado mediante esta aproximación matricial (García y Ehrlén, 2002). La relativización del papel de los distintos actores permitió contestar a preguntas como ¿qué tiene efectos más negativos, la herbivoría de flores o de hojas?, así como ¿el aumento en la disponibilidad de polen implica una mejora en la *fitness* mayor o menor que su reducción resultante por herbivoría foliar? Tendemos a pensar que contribuciones del mismo signo, bien sea positivo (e.g., polinización y dispersión) o negativo (e.g., herbivoría, depredación y parasitismo), se suman, mientras que contribuciones de signo opuesto se restan. Sin embargo, el impacto de una interacción puede cambiar según la presencia o ausencia de otras interacciones (Leimu y Lehtilä, 2006; Morris *et al.*, 2007), por lo que sólo evaluando sus efectos de forma conjunta podremos realmente desentrañar el impacto selectivo que ejercen dichos interactuantes.

Figura 5.2. Ejemplo teórico de distintas interacciones, según signo y magnitud, actuando sobre un “individuo medio” de una población. La sensibilidad del organismo (representada mediante un filtro clarescuro) a cada interacción (representadas mediante flechas, cuyo grosor indica la intensidad) es fundamental para determinar si sus efectos son importantes (flechas sobre fondo blanco) o poco trascendentes (flechas sobre fondo oscuro). La lambda (λ), o tasa finita de crecimiento poblacional (equivalente a la *fitness* total de un genotipo promedio de la población), es el parámetro integrador que permitirá evaluar su importancia.



Los rasgos particulares de una planta afectan a la intensidad de una interacción. Las diferencias individuales que podemos encontrar para una misma interacción dentro de la misma especie de planta, no obstante, pueden ser debidas tanto a los rasgos fenotípicos como al genotipo (Zimmerman, 1980; Pettersson, 1994; Strauss y Karban, 1994). Puesto que el fenotipo óptimo dependerá de la intensidad relativa de las interacciones presentes, su variación es potencialmente importante a la hora de comprender cómo se moldean las historias vitales de las especies interactuantes. Un ejemplo que ilustra cómo la selección de un rasgo puede involucrar a más de una interacción y tener consecuencias en varios componentes de *fitness* es la variación en el número de flores de *Lathyrus vernus* (Ehrlén, 2002). En esta especie, un aumento de la producción floral conlleva un mayor éxito en la fructificación (aumenta hasta un determinado número y luego disminuye), pero también conlleva un mayor riesgo de herbivoría floral (aumento de hasta el 30%). Las plantas atacadas no sólo no producen semillas dicho año, sino que además producen menos flores al siguiente año (y por lo tanto de nuevo menos semillas). Si mediante simulaciones matriciales se incluyen los diversos costos y riesgos asociados a la producción de flores (Ehrlén y Van Groenendael, 2001), no aparecen beneficios a partir de una producción de 40 flores. De nuevo estos resultados muestran cuán limitadas son las inferencias de fuerzas selectivas sobre el fenotipo cuando se basan en componentes de *fitness* o interacciones consideradas de forma aislada. Puesto que existen evidencias de cómo los rasgos de una planta influyen en varios tipos de interacciones concurrentes (e.g., Euler y Baldwin, 1996; Brody y Mitchell, 1997; Herrera, 2000), una aproximación integradora de este tipo parece mucho más realista a la hora de evaluar cuantitativamente la intensidad de las fuerzas de selección.

5.5. Efectos de las interacciones y contexto ambiental

La mayor parte de las especies ocurren en un mosaico ecológico, donde la dinámica poblacional varía entre localidades y años debido a que las tasas vitales son contexto-dependientes. Para comprender en qué medida la abundancia y distribución de una planta se ve influida por una interacción se requiere conocer tanto su intensidad como la sensibilidad de cada población a las tasas vitales sobre las que dicha interacción influye. Desconocemos en gran medida, sin embargo, cómo el efecto de mutualismos y antagonismos se ve influido por el ambiente, y cómo esto se traduce a su vez en la dinámica poblacional: si las tasas de transición cambian, también lo hacen las sensibilidades asociadas (Ehrlén y Van Groenendael, 1998), y con ellas también la importancia de las interacciones.

La limitación de microhábitats para la germinación de semillas, y la alta competitividad en las fases de germinación y supervivencia de plántulas, por ejemplo, constituyen escenarios donde la depredación de semillas podría tener, *a priori*, una baja influencia en términos poblacionales. De forma similar, en el caso de especies de larga vida o con abundante reproducción vegetativa, la depredación de órganos reproductivos o semillas es potencialmente menos dañina que en el caso de especies de vida corta o adaptadas a colonizar nuevos ambientes (Louda y Potvin, 1995; Maron y Gardner, 2000; García y Zamora, 2003; Forbis y Doak, 2004; Weppeler y Stockling, 2006). Es por ello importante conocer las características de la historia vital de la planta, y el sistema ecológico donde ocurre la interacción, para determinar en qué medida las diferencias en la estructura y

abundancia de una especie se deben a factores abióticos y/o al efecto de consumidores sobre distintos tipos de órganos de la planta.

Apenas unos metros de distancia son suficientes para separar completamente dos hábitats donde vive un altramuz americano (*Lupinus arboreus*), de manera que la misma población está sometida a dos regímenes totalmente distintos de depredación (Kauffman y Maron 2006). En las dunas, los roedores dan cuenta de buena parte de las semillas, mientras que en los pastos próximos son más abundantes los topillos, interesados mayoritariamente en las plántulas. Los estadios iniciales del ciclo vital de una planta perenne suelen considerarse como de bajo impacto en su dinámica debido a la baja sensibilidad de dichas clases (García *et al.*, 2008). A pesar de ello, y de que el potencial efecto negativo de la herbivoría puede ser compensado por una menor competencia entre las semillas del banco y las plántulas supervivientes, en este estudio los autores demostraron el trascendental efecto de los depredadores en la dinámica de ambos tipos de ambientes.

Utilizando una escala espacial algo mayor, Kolb *et al.* (2007) cuantificaron cómo la depredación predispersiva en *Primula veris* cambiaba a lo largo de un gradiente ambiental de cobertura y luminosidad que cubría desde pastos abiertos al interior de bosques. Mediante un modelo determinístico investigaron cómo los efectos de la depredación sobre la tasa de crecimiento poblacional dependían de la variación demográfica inducida ambientalmente. Si bien la intensidad de la depredación aumentó con la cobertura vegetal, la sensibilidad de lambda a la producción de semillas descendió en dichos ambientes, lo que se tradujo en que el efecto negativo sobre lambda fue mayor en hábitats ligeramente más abiertos que en el interior de bosques (efectos no lineares). En la misma línea, pero trabajando a una escala espacial aún mayor (la Península Ibérica) con una planta de amplia distribución en Europa (*Helleborus foetidus*), García (*in prep.*) exploró el papel de distintos interactuantes (polinizadores, herbívoros, y depredadores de semillas) asociados a muy distintos hábitats: zonas abiertas, claros y bordes de bosques decídus y perennifolios. A pesar de que la presencia e intensidad de distintas interacciones varió sustancialmente entre localidades, las diferencias en la tasa de crecimiento entre poblaciones apenas estaban asociadas a los procesos en los que estos interactuantes intervenían, sino por el contrario a factores abióticos que determinaban la germinación de semillas y la supervivencia de plántulas.

La intensidad y el efecto de una interacción cambian en ocasiones como consecuencia de perturbaciones recurrentes dentro de la población, lo que genera ambientes que varían sustancialmente en el tiempo. En este caso, es frecuente que la especie presente un mosaico de poblaciones en distintas fases de perturbación, sometidas a distintas dinámicas que van evolucionando en el tiempo. Cuando la perturbación actúa, no sólo cambia la abundancia de poblaciones en distintas fases, sino también la intensidad de la interacción a nivel local, las tasas vitales, y la sensibilidad del sistema tanto a la interacción como al resto de los procesos demográficos. Horvitz *et al.* (2005) modelaron la dinámica poblacional estocástica generada por huracanes para un arbusto que sufría depredación por una polilla productora de agallas. Utilizando información empírica de la producción de semillas y su destrucción por la polilla en cada hábitat, los autores generaron escenarios con distintas tasas de recurrencia en la perturbación y de recolonización de la polilla, y exploraron cómo la tendencia poblacional cambiaba también su sensibilidad dependiendo del hábitat. Demostraron que los efectos de la interacción no sólo no deben ser evaluados sobre un componente de *fitness*, sino tampoco sobre un

único tipo de hábitat por muy frecuente que sea. Siguiendo una aproximación similar, Elderd y Doak (2006) investigaron cómo tanto la herbivoría como las inundaciones ocasionales afectaban a la dinámica de una planta de ribera. Los autores encontraron que la importancia de la herbivoría cambiaba no sólo en relación a su intensidad en distintos ambientes (con/sin inundaciones), sino también debido al cambio de historia vital de la planta en función de la disponibilidad de agua, y los consiguientes cambios de las sensibilidades de las tasas vitales.

Todos estos estudios demuestran por qué no es recomendable asociar de forma lineal la intensidad de una interacción con su efecto sobre la dinámica poblacional o la *fitness* total. La sensibilidad de un organismo a los distintos procesos es contexto-dependiente, por lo que es necesario conocer las distintas sensibilidades para poder valorar la importancia real de cada uno de ellos.

5.6. La dimensión espacial en los modelos matriciales

Los modelos de los que hemos estado hablando hasta ahora son espacialmente no explícitos (no tienen en cuenta la posición espacial de los individuos del sistema), por lo que el funcionamiento de una población estructurada se considera en un contexto espacial homogéneo donde no existe la migración, o donde se asume una entrada y salida equivalente de individuos. Cuando el papel de la dispersión es importante, sin embargo, es posible que este supuesto no se mantenga, especialmente si están involucrados animales voladores o que recorren amplias áreas. Unos pocos estudios han tratado de incorporar esta información en los modelos matriciales clásicos.

En un reciente trabajo enfocado a pequeña escala, Le Corff y Horvitz (2005) compararon la importancia relativa de semillas producidas por flores chasmógamas (abiertas) y cleistógamas (cerradas) en la dinámica y expansión poblacional de una especie de *Calathea* en Costa Rica. La aproximación metodológica se basa en la aplicación del modelo Neubert-Caswell para el análisis de velocidad de expansión de ondas. Marcando semillas de ambos tipos, que son dispersadas por hormigas, encontraron que las de flores abiertas llegaban más lejos que las de flores cerradas, que la elasticidad del reclutamiento era también mayor en ellas, y que la expansión poblacional era más sensible que la tasa de crecimiento poblacional *in situ* a las tasas vitales de la progenie de flores abiertas. Estudios como éste permiten explorar el papel de múltiples modos de reproducción como una manera de incrementar las funciones ecológicas dentro de una misma especie.

A una escala espacial algo mayor, pero todavía dentro de los límites de la población, Godínez-Álvarez *et al.* (2002) evaluaron la efectividad de murciélagos y aves frugívoras en un cacto columnar de México. Puesto que el reclutamiento sólo puede ocurrir bajo el cobijo de plantas hospedadoras, el patrón espacial de dispersión de semillas es crucial para entender la dinámica poblacional de la especie. Dicha información espacial se introdujo en los modelos separando el reclutamiento realizado por cada dispersante, y teniendo en cuenta los componentes tanto de cantidad (abundancia relativa y frecuencia de visitas) como calidad (probabilidad de depositar semillas en lugares favorables, germinación). Generando escenarios que consideraban la presencia aislada o combinada de todos los dispersantes, y contrastándolos con la situación real, los autores pudieron evaluar la importancia de cada uno de ellos.

Muchas hierbas del sotobosque asociadas a los claros se distribuyen en parches. La dinámica de estos sistemas se puede describir como una población espacialmente estructurada, de forma que su dinámica está dirigida por la del cierre del dosel forestal. Horvitz y Schemske (1986) desarrollaron un modelo de este tipo para *Calathea ovadensis* con el fin de proyectar el efecto demográfico de tres tipos de dispersión de semillas. Una aproximación similar fue utilizada por Valverde y Silvertown (1997) para una planta dispersada por hormigas y pequeños mamíferos (*Primula vulgaris*). En este último caso, utilizando información empírica de las tasas vitales bajo distintos ambientes con distinta luminosidad, y tasas de cierre de la cubierta forestal a partir de fotografías hemiesféricas, construyeron un modelo Markoviano para una megamatriz que contenía las matrices específicas de cada parche y las transiciones entre ellos. Los autores encontraron que la tasa de crecimiento poblacional aumentaba con la perturbación forestal debido a la dinámica impuesta en los claros de bosque, mientras que decrecía con la proporción de semillas movilizadas a larga distancia por algún agente dispersor.

5.7. La importancia de las interacciones planta-animal en un contexto de conservación

Como comentamos al inicio del capítulo, las interacciones conectan los ladrillos (taxa) de la biodiversidad, y por tanto son tan responsables de su mantenimiento como los propios taxa. Los cambios en la abundancia de distintas especies pueden alterar la presencia e intensidad de las interacciones, y con ello el equilibrio o incluso la persistencia de poblaciones, especies y ecosistemas completos. Identificar la importancia de los procesos que dirigen el funcionamiento de las poblaciones, así como la respuesta de las plantas a cambios en las interacciones, es por tanto crucial para gestionar la biodiversidad y las amenazas a las que se enfrenta (Schemske *et al.*, 1994).

Los análisis de viabilidad poblacional (PVA), y los modelos estocásticos en general, se han convertido en una herramienta de uso común en la evaluación del futuro de especies. Ofrecen la posibilidad de evaluar en qué medida un factor (en nuestro caso una interacción) es importante en la dinámica de una población, comparando la tasa estocástica de crecimiento poblacional o el riesgo de extinción resultante bajo distintos niveles de intensidad de dicho factor. No obstante, el valor predictivo de estos modelos se ha puesto en entredicho con frecuencia debido a su fuerte dependencia de la cantidad y calidad de los datos empíricos utilizados, el horizonte temporal modelado, y la imposibilidad de validación (Bierzychudek, 1999; Brook *et al.*, 2000). Por ello, su utilidad en términos de proyección sólo es aplicable a corto plazo, y siempre y cuando los datos sean abundantes, confiables, y la distribución de las tasas vitales entre individuos y años se pueda considerar estacionaria o de alguna manera predecible en el futuro (Coulson *et al.*, 2001). Su mayor contribución no radica en la predicción en términos absolutos, sino en términos relativos, ayudándonos a ordenar un conjunto de factores o gestiones en función de sus mejores o peores consecuencias.

Aunque todos los ejemplos expuestos hasta ahora ofrecen importante información en el contexto de la Biología de la Conservación, existe un justificado creciente interés por los estudios de este tipo aplicados a situaciones de pérdida de biodiversidad. En esta sección nos haremos eco de algunos de ellos. Como hemos visto en epígrafes anteriores,

los modelos poblacionales permiten detectar procesos a los que la población es más sensible, convirtiéndose en objetivos prioritarios de la gestión al minimizar esfuerzos a la hora de mejorar la situación de especies raras o amenazadas, y controlar a las invasoras. Estos dos tipos de especies representan situaciones extremas opuestas y problemáticas por la probabilidad asociada a cambios rápidos en su abundancia. Las especies raras, porque su existencia se presupone en mayor peligro debido a su distribución restringida y requerimientos ecológicos más específicos. Las especies invasoras, por su gran potencial para expandirse y destruir o reducir la calidad de los hábitats, las interacciones bióticas, y empobrecer la riqueza y organización de sistemas construidos a lo largo de períodos históricos (Vitousek, 1990; Wilcove *et al.*, 1998). Algunos ejemplos de estudios centrados en este tipo de especies servirán para ilustrar de qué manera los cambios en la intensidad de las interacciones planta-animal pueden afectar a su dinámica poblacional.

Plantas raras y amenazadas

Los endemismos y las especies de distribución restringida han sido, durante mucho tiempo, las “joyas” del tesoro de la biodiversidad, y el centro de atención del paradigma de las pequeñas poblaciones en Biología de la Conservación (Caughley, 1994). Desde un punto de vista teórico, las pequeñas poblaciones están sometidas a un mayor riesgo de extinción debido a procesos estocásticos, y de hecho se ha comprobado empíricamente que dicho riesgo está asociado al tamaño poblacional en algunas especies (Matthies *et al.*, 2004). Por ello, las plantas con sistemas de polinización especializados, autoincompatibles, o dioicas, cuya persistencia depende de la producción de semillas, pueden ser particularmente vulnerables a un descenso en la abundancia de polinizadores.

Borderea chouardii es una pequeña planta dioica, y una de las más amenazadas y prioritarias para la Unión Europea por mantener una única población mundial reducida a unos pocos cientos de metros cuadrados. El reclutamiento natural es extremadamente bajo debido a la dificultad de sembrar las semillas en las escasas fisuras disponibles en las paredes rocosas y extraplomos verticales donde habita (se trata de una planta estrictamente rupícola). La simulación de diversos escenarios ecológicos permitió evaluar el riesgo real de extinción en caso de reducción de dicho reclutamiento por efecto de diversos tipos de interacciones (falta de polinizadores, depredación de semillas), en relación a otros factores de riesgo. Aunque lógicamente la producción de semillas es esencial para la persistencia de la especie, el papel de los polinizadores y depredadores en la dinámica es muy reducido en este caso por la extraordinaria longevidad de la especie (superior a 300 años), cuya persistencia puede mantenerse con muy escasos eventos de reclutamiento.

La herbivoría foliar es una de las más frecuentes interacciones planta-animal, más o menos tolerada por muchas plantas, cuyo impacto sin embargo puede ser especialmente perjudicial en el caso de las amenazadas. Determinar el nivel de herbivoría “soportable” en cada caso, es decir, aquel por encima del cual la población entra en declive, constituye información esencial para su gestión. Este problema promovió un estudio con el ginseng americano, planta que ha sido históricamente recogida por su uso medicinal, y cuyas hojas, flores y frutos son actualmente consumidos por un venado. Los modelos estocásticos mostraron que la mayor parte de las poblaciones se extinguirían

en los próximos cien años de mantenerse las tasas actuales de herbivoría (McGrow y Furedi 2005). Un problema similar se ha planteado con una de las orquídeas más bellas y amenazadas de Europa: *Cypripedium calceolus*. El monitoreo durante varios años de las escasas poblaciones periféricas pirenaicas descubrió que en ocasiones se producían eventos de fuerte herbivoría por ungulados. La simulación de distintos escenarios con frecuencia variable de estos eventos mostró que el declive poblacional se produciría en caso de que tales eventos ocurriesen uno de cada dos años, así como que tan alta tolerancia se debía en parte al hecho de que la población tenía una tasa de crecimiento poblacional fuertemente positiva, probablemente como consecuencia de la expansión actual del hábitat más favorable para la especie.

Plantas invasoras

Si bien la falta de mutualistas puede tener consecuencias dramáticas para las especies de distribución restringida, también se ha sugerido que el éxito de las invasoras podría estar relacionado con la falta de antagonistas. En las últimas décadas se ha comprobado la eficacia de algunos insectos como agentes para el biocontrol de plagas, lo que convierte a esta técnica en potencialmente valiosa para la erradicación de especies alóctonas de alto poder expansivo. Modelando la dinámica poblacional de especies invasoras podemos obtener información sobre qué tipo de agente conviene utilizar para frenar su expansión.

La dinámica poblacional de un arbusto exótico en Norteamérica y Australia originario de Europa, *Cytisus scoparius*, fue investigada por Parker (2000) en diferentes hábitats y a lo largo de distintos estados de avance de la invasión. Encontró que el establecimiento de plántulas era el proceso que mejor explicaba las diferencias entre dinámicas locales. Posteriormente evaluó mediante simulaciones, la eficacia potencial de depredadores de semillas como agentes biológicos para controlar la invasión, y descubrió que sería necesario la destrucción de entre el 70% y el 100% de la producción para suprimir realmente el efecto invasor.

Al modelar la dinámica de un cardo monocárpico exótico en Nueva Zelanda, Shea y Kelly (1998) encontraron que la producción de semillas y su posterior germinación acaparaban una gran cantidad de la elasticidad del sistema, apuntando a estas transiciones como objetivos potenciales para su gestión. Las simulaciones mostraron, sin embargo, que la depredación natural de semillas por una larva específica no alcanzaba un nivel suficiente como para frenar la creciente tasa de crecimiento poblacional, a pesar de que dicho agente se había mostrado efectivo en Norteamérica. Era necesario pensar en actuaciones complementarias, y la solución vino de la mano de otra interacción mediada por otro animal: al limitar el pastoreo veraniego del ganado se reducía la disponibilidad de suelo disponible para la germinación del cardo, y la combinación de ambas interacciones resultaba ser suficiente para, al menos desde un punto de vista teórico, frenar su expansión. Unos años después, la dinámica de tres poblaciones de la misma especie se modelaba dentro de su rango nativo de distribución (Jongejans *et al.*, 2006), con el fin de identificar formas de mejorar las estrategias de gestión en las áreas invadidas. Se examinó en primer lugar el efecto aislado de la herbivoría floral por insectos, el daño de rosetas por ovejas, y las pérdidas de plántulas por estrés hídrico, generando posteriormente distintos escenarios ecológicos basados en combinaciones de estos

factores. Como en otros estudios mencionados anteriormente, poblaciones en distintos contextos ambientales mostraban una importante variabilidad en qué componentes del ciclo vital tenían mayor impacto en λ , y por tanto también en el impacto relativo de los factores mencionados anteriormente debido a su asociación a distintas partes del ciclo vital.

5.8. Consideraciones finales

Las interacciones mutualistas y antagonistas son fundamentales para comprender la diversificación, historias vitales, evolución de rasgos biológicos, y la distribución y abundancia de especies. Por ello, cuantificar y comparar el efecto de dichas interacciones sobre las plantas constituye un objetivo central en ecología y biología evolutiva. Si bien durante décadas se ha examinado la manera en que dichas interacciones influían en diversos componentes de *fitness*, sería muy conveniente que dichos efectos pudiesen ser medidos de forma que fuesen comparables. Un enfoque que evalúe cuantitativamente los efectos de los muy diversos factores que actúan sobre la *fitness* total del individuo nos permitirá establecer de forma sólida el papel relativo de distintos tipos de interacciones y otras variables abióticas según el contexto ecológico y la historia vital de la planta. Dicha información no sólo nos ayudará a entender el porqué de la diversidad biológica tanto en términos de abundancia de especies en cada lugar como en términos de evolución y adaptación a los distintos ambientes, sino también a decidir la mejor manera para gestionarla.

En este capítulo hemos intentado presentar protocolos generales para dicha evaluación, apoyándonos en ejemplos que muestran las muy diversas aplicaciones de los modelos demográficos utilizados. Sólo queda esperar que estudios como los mostrados dejen de ser anecdóticos y pasen a convertirse en rutinarios, incrementando así una información que es crucial para generar un cuerpo teórico sobre el que establecer de forma sólida cómo los animales influyen en la ecología y evolución de las plantas.

Agradecimientos

A todos los colegas del proyecto CYTED, por las estimulantes reuniones de grupo durante cuatro años de “interacciones”, y enriquecedoras discusiones sobre el término “*fitness*”. Las sugerencias de D. García, A. Valdés, A. Valiente y J. Vilellas ayudaron mucho a mejorar la comprensión de este capítulo. Muy diversos proyectos han financiado los estudios realizados por los autores durante años, enmarcándose la redacción de este capítulo en el CGL2006-08507 del Plan Nacional español.

CAPÍTULO 6

Variación geográfica y mosaicos de selección en las interacciones planta-animal

PEDRO J. REY, JULIO M. ALCÁNTARA, ANTONIO J. MANZANEDA, JOSÉ L. GARRIDO Y JOSÉ M. RAMÍREZ

6.1. Introducción

Ha sido siempre una percepción de los ecólogos, botánicos, zoólogos y, en general, de los naturalistas, que las interacciones, bióticas y abióticas que las especies mantienen en su entorno inmediato varían de un lugar a otro de su área de distribución. Esta percepción, en gran medida “intuitiva”, pero también empírica, se extiende a lo largo de diferentes escalas espaciales, abarcando la heterogeneidad entre parches, entre hábitats o poblaciones de una misma región, entre regiones y entre áreas geográficas. A pesar de la generalidad de esta percepción –y de que en ningún período de la historia de la ecología la estructura espacial de las poblaciones y comunidades haya sido completamente ignorada– puede decirse que la consideración explícita de la variación espacial en las investigaciones empíricas y/o en modelación teórica estuvo largamente ausente de la investigación ecológica y evolutiva o, al menos, vista de un modo muy diferente de como se ve ahora (McIntosh, 1991; Hanski y Simberloff, 1997). La incorporación explícita de una dimensión espacial a los procesos ecológicos se inicia con la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson, 1967), pero quizás la mejor y más extendida propuesta de la incorporación de la visión espacial a la investigación ecológica sea la Teoría de Metapoblaciones (Levins, 1969, 1970), en auge en las últimas décadas (Hanski y Gilpin, 1997). Esta última interpreta que la estructuración espacial de los sistemas naturales posee una importancia central en el entendimiento de las dinámicas ecológicas y evolutivas en poblaciones y comunidades naturales, puesto que ninguna unidad demográfica aparece, normalmente, completamente aislada de otra (Kareiva, 1990; Burdon y Thrall, 1999).

Al margen de la visión de metapoblaciones, y de sus importantes implicaciones ecológicas y evolutivas, la perspectiva geográfica ha estado siempre implícitamente presente en el pensamiento ecológico y evolutivo. Baste como prueba de ello la larga tradición en investigación sobre temas como la regla de Bergmann (Bergmann, 1847) y la propia biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), cuyas formulaciones pueden verse en cualquier tratado general de ecología, o la importancia de la distribución geográfica en la determinación de procesos de especiación (en simpatría, alopatría o parapatría, véase Coyne y Orr, 2004). Sin embargo, los esfuerzos conceptuales sobre la importancia de la variación geográfica en las dinámicas ecológicas y evolutivas de las especies son, en general, más recientes y, también, son recientes las aproximaciones empíricas que consideran el componente de variación geográfica como un aspecto particularmente relevante. Este es el caso de la investigación en la distribución geográfica de la diversidad de especies (Rosenzweig, 1995), la macroecología (Brown, 1995; Blackburn y Gaston,

2002) o el creciente interés en los fenómenos de radiación adaptativa, plasticidad fenotípica, adaptación local y diferenciación genética entre poblaciones a lo largo del rango de distribución de las especies (Schluter, 2000; Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003).

El estudio de las interacciones entre especies no ha escapado a esta reciente incorporación de la variación espacial y geográfica, bajo la tesis de que la variación geográfica de las interacciones entre especies sirve como un lente a través del cual se pueden examinar provechosamente muchas preguntas ecológicas y evolutivas aún no resueltas (Travis, 1996). La incorporación de la variación geográfica ha representado, además, un salto cualitativo en el estudio de las consecuencias evolutivas de las interacciones (véase en Herrera *et al.*, 2006, un protocolo para incorporar el contexto geográfico en el análisis de la evolución y diversificación floral mediada por polinizadores) y de su importancia en la generación y mantenimiento de biodiversidad. Ello ha sucedido a raíz de la formulación de la Teoría del Mosaico Geográfico de Coevolución (Thompson, 1994, 2005), que tiene como uno de sus pilares a la variación geográfica de las interacciones. Recogiendo gran parte de los intereses por la variación espacial y geográfica anteriormente citados, esta teoría propone que la coevolución es un proceso evolutivo tripartito que moldea la evolución de la interacción entre especies a lo largo de escalas paisajísticas y regionales. Las tres partes integrantes de ese proceso son: a) el hecho de que la selección actúa de forma diferente sobre las interacciones en diferentes comunidades (mosaico de selección); b) la selección sobre una interacción dada es recíproca en algunas comunidades (puntos calientes de coevolución) y no recíproca en otros (puntos fríos); y c) el ‘paisaje genético’ en el que la interacción evoluciona constantemente a lo largo del tiempo a través de flujo de genes entre poblaciones, deriva genética y extinción y recolonización de poblaciones (lo que se denomina re-mezcla de caracteres). Como resultado, la coevolución puede ser una fuerza crucial que organiza las interacciones a escala paisajística y geográfica sin necesidad de que ocurra cada interacción en todas las poblaciones y en todos los momentos.

La formulación de la Teoría del Mosaico Geográfico de Coevolución supuso pues disponer de un marco formal de ideas y predicciones sobre cómo se produciría la coevolución entre especies y, en general, la evolución de las interacciones. La idea principal que subyace tras esta teoría es que la evolución de cualquier interacción no puede entenderse si ésta se explora sólo localmente, sino que es necesario extender el análisis de cada interacción a múltiples localidades a través de un rango geográfico amplio. En un escenario de mosaico geográfico de selección y evolución de las interacciones, se pueden encontrar situaciones locales de ajustes finos, situaciones de aparente falta de ajuste y situaciones de mal-adaptación (Nuismer *et al.*, 1999; Gomulkiewicz *et al.*, 2000). Estas situaciones locales podrían ser consecuencia de que se den o no respuestas adaptativas locales entre interactuantes, pero serían también consecuencia de deriva genética y del flujo génico entre poblaciones más o menos alejadas que podrían causar re-mezcla de caracteres y difuminar o extender entre poblaciones la respuesta adaptativa a las fuerzas selectivas locales.

Puede decirse que es, precisamente, tras la formulación de esta teoría cuando se incorpora explícitamente la aproximación de variación geográfica en el estudio de las interacciones planta-animal. Algo más de una década después, se han acumulado estudios de parásito-hospedador, herbívoro-planta, dispersor-planta, granívoro-planta, o incluso polinizador-herbívoro-planta (Benkman, 1999; Gómez y Zamora, 2000; Herrera *et al.*, 2002b; Garrido *et al.*, 2002; Stinchcombe y Rausher, 2002, Benkman *et al.*,

2001; Zangerl y Berenbaum, 2003; Fedriani *et al.*, 2004; Rey *et al.*, 2006; Toju y Sota, 2006a; Alcántara *et al.*, 2007), manifestando la presencia de mosaicos de selección y de estructuras geográficas de la interacción acordes con la Teoría del Mosaico Geográfico. Se ha propuesto también que, en un contexto de mosaico geográfico, las interacciones entre plantas y animales cobran, si cabe, más protagonismo en la generación y, por ende, en la conservación de la biodiversidad (Thompson 1996, 2002).

Los objetivos de este capítulo son: (1) mostrar que los mosaicos de selección de rasgos vegetales, causados por variación geográfica en la identidad o función de los animales con que interactúan las plantas, son la norma en las interacciones planta-animal. Para ello efectuaremos un repaso a los estudios más representativos de mosaicos de selección y/o de estructura de interacciones acordes al mosaico geográfico; (2) mostrar distintas formas de acercarse al análisis de los mosaicos de selección y sus consecuencias ecológicas y evolutivas. Este objetivo será cubierto utilizando como caso de estudio al eléboro (*Helleborus foetidus*, Ranunculaceae), planta para la que se han descrito ya mosaicos de selección sobre rasgos vegetales en los que intervienen insectos polinizadores y herbívoros, roedores granívoros, y hormigas dispersoras de semillas; (3) derivar las consecuencias que para la conservación de la biodiversidad tienen los mosaicos de selección ejercidos por animales sobre rasgos vegetales; y (4) señalar las direcciones futuras de la investigación en estudios de mosaicos de selección en interacciones planta-animal.

6.2. Mosaicos de selección en distintos tipos de interacciones planta-animal

Dentro del estudio de las interacciones entre plantas y animales, los enfoques de mosaicos de selección se han extendido principalmente por las interacciones antagónicas de herbivoría y granivoría, donde con frecuencia plantas y animales se ven involucrados en carreras armamentistas, de defensas y contradefensas, en las que los procesos coevolutivos son aparentes y, por tanto, donde es más directo el examen de la Teoría del Mosaico Geográfico de Coevolución. Entre los ejemplos de estudios realizados con interacciones antagónicas que sugieren coevolución especie a especie destacan los trabajos de A.R. Zangerl y M.R. Berenbaum sobre las causas y consecuencias del ajuste de las defensas químicas de la pastinaca silvestre (*Pastinaca sativa*) y su herbívoro floral (*Depressaria pastinacella*). Del mismo modo, algunas relaciones entre depredadores de semillas y defensa de las plantas han sido usadas para explorar las predicciones de la Teoría del Mosaico Geográfico. Destacan los estudios con piquituertos (género *Loxia*) y coníferas de C.W. Benkman y colaboradores, y los estudios de H. Toju y T. Sota sobre la carrera coevolutiva entre las Camelias de Japón y su gorgojo. Casos conocidos de coevolución especie a especie son los sistemas de parásitos florales polinizadores y sus plantas hospedadoras, como son la polilla de la yuca y la yuca o las avispas Agaonidae y los *Ficus*. En el contexto del mosaico geográfico destaca la relación coevolutiva entre la polilla *Greya politella* y sus hospedadores, descrita por el propio J.N. Thompson.

A pesar del atractivo natural de estos sistemas que sugieren relaciones coevolutivas entre parejas de especies, es probable que, más que especie a especie, la mayor parte de las relaciones coevolutivas entre plantas y animales se configuren a través de la acción de múltiples animales interactuantes, los que ejercerían selección difusa sobre los rasgos vegetales (Strauss e Irwin, 2004). Esto, que probablemente es bastante aplicable a in-

teracciones antagónicas (Stinchcombe y Rausher, 2002; Berenbaum y Zangerl, 2006), suele ser la norma en los mutualismos planta-animal, como posteriormente veremos, aunque en el caso de los mutualismos el carácter asimétrico de muchos de ellos implica que la selección es difusa en una dirección (para una de las partes interactuantes), pero no en la otra dirección. El que gran parte de la evolución de las plantas en relación a sus animales, y viceversa, sea consecuencia de selección difusa generada a partir de múltiples animales interactuantes no es incompatible con la importancia de la estructuración geográfica de las interacciones, ni con la configuración de mosaicos de selección. De hecho, la variación en la abundancia y acción de especies auxiliares puede ser un elemento fundamental en la conformación de las diferencias geográficas en la selección y la trayectoria evolutiva de una interacción focal (Stinchcombe y Rausher, 2002; Berenbaum y Zangerl, 2006). Por tanto, incluiremos también en la revisión de ejemplos, algunos estudios que sugieren la existencia de mosaicos de selección en interacciones múltiples. Ello se ilustrará también, más detalladamente en este capítulo, usando al eléboro como caso de estudio.

La polilla *Greya politella* y sus flores hospedadoras

Es pertinente comenzar esta revisión con el sistema constituido por el parásito floral polinizador *Greya politella* (un pariente próximo de la polilla de la yuca) y sus hospedadores, ya que éste es el sistema que el propio J.N. Thompson ha usado para ilustrar su hipótesis tripartita y ensayar la mayoría de las predicciones de la misma (Thompson, 1997). Como la mayoría de las interacciones entre parásitos florales polinizadores y sus flores hospedadoras, este sistema tiene el potencial de variar entre poblaciones desde interacciones con resultado neto antagonista (mayor consumo de semillas que rendimiento en el cuajado de semillas) a mutualista (resultado neto a favor del cuajado de semillas por polinización del parásito floral). *Greya politella* conforma un grupo de poblaciones genéticamente diferenciadas que atacan a un grupo de poblaciones y especies vegetales genéticamente diferenciadas aunque íntimamente relacionados (son miembros muy emparentados del grupo *Heuchera* de las Saxifragáceas). Es decir, a diferencia de otras relaciones entre parásitos florales polinizadores y sus hospedadores, la interacción entre la polilla *Greya* y sus hospedadores no es obligada y puede alternar hospedadores, y de hecho los alterna, a lo largo de su rango de distribución. Existen tres grandes grupos geográficos de la polilla que se diferencian genéticamente y que se corresponden parcialmente con dos complejos de especies de *Lithophragma* (los complejos *parviflorum* y *bolanderi*) y un complejo de especies de *Heuchera* (Thompson, 1999). Los dos géneros de plantas muestran considerable diferenciación geográfica entre poblaciones que puede deberse a autoploidía, hibridación-introgresión, y flujo génico restringido entre poblaciones. La diferenciación da forma al patrón de uso por *G. politella*. Así, la polilla usa poblaciones de hospedadores con diferentes rasgos florales en diferentes partes de su rango geográfico (en concreto, la forma y profundidad del ovario, del estigma y su receptividad son diferentes entre el grupo de *Lithophragma parviflorum*, el resto de *Lithophragma* y el grupo de *Heuchera grossulariifolia*) y, de hecho, algunas poblaciones de *Greya* están localmente adaptadas a sus hospedadores. Hay evidencias de re-mezcla de caracteres, ya que existen formas intermedias entre los grupos de *Lithophragma*. Por último, *G. politella* es un polinizador efectivo de,

al menos, *L. parviflorum*, pero su contribución a la polinización depende de la abundancia relativa local de co-polinizadores, especialmente de bombílidos, ya que donde éstos últimos son abundantes realizan la mayor parte de la polinización de la especie. Por tanto, la interacción tiene el potencial de variar entre comunidades desde mutualismo a comensalismo o a antagonismo, dependiendo del contexto de comunidad, que incluye la presencia de co-polinizadores, la presencia de *Heuchera* como hospedador alternativo en algunas localidades y del ajuste y desajuste entre rasgos de *Greya* y *Lithophragma* (Thompson y Cunningham, 2002).

Pastinaca silvestre y sus orugas

La interacción planta-herbívoro que se establece entre *Pastinaca sativa* y las orugas de *Depressaria pastinacella* constituye uno de los ejemplos mejor documentados y convincentes de coevolución entre insectos herbívoros y defensa química de las plantas. La planta es una umbelífera que, procedente de Europa, fue introducida a comienzos del siglo XVII en Norteamérica como cultivo, y posteriormente se ha convertido en una hierba invasora. Como gran parte de las umbelíferas, tiene defensas químicas, específicamente varias furanocumarinas, que protegen sus inflorescencias. Su oruga, que es capaz de detoxificar las furanocumarinas en distinto grado, fue introducida en Norteamérica 150 años después. Desde la reasociación con su enemigo natural, la planta se ha tenido que re-adaptar incrementando sus defensas químicas en sus nuevas poblaciones (Zangerl y Berenbaum, 2005). Además de una precisa identificación de las armas de la planta y el herbívoro, este sistema constituye un ejemplo todavía único en interacciones coevolutivas planta-herbívoro por las siguientes razones. (1) Se conoce la existencia de varianza genética aditiva (i.e., el carácter es heredable) tanto para las furanocumarinas (Berenbaum *et al.*, 1986) como para las enzimas detoxificadoras en el insecto (Berenbaum y Zangerl, 1992) y cada una actúa como agente selectivo para la otra; el insecto actúa como agente selectivo que provoca incrementos en concentración y tipo de furanocumarina de la planta y la defensa de la planta selecciona hacia el incremento en la capacidad detoxificadora del insecto (Zangerl y Berenbaum, 1993). (2) Se conoce la variación geográfica de la interacción: distintas poblaciones de la pastinaca tienen distinta representación de 4 tipos de furanocumarinas, mientras que la distribución de la capacidad detoxificadora del insecto para cada tipo de furanocumarina varía también entre poblaciones y, frecuentemente, se ajusta a la distribución de frecuencias de las furanocumarinas de cada población de la pastinaca (Berenbaum y Zangerl, 1998). (3) Se confirma la existencia de diferencias entre poblaciones en la selección recíproca, provocada entre otros por la presencia de hospedadores alternativos para la oruga (Zangerl y Berenbaum, 2003; Berenbaum y Zangerl, 2006), de forma que donde la fuerza coevolutiva es más fuerte se da mayor ajuste fenotípico. (4) Existen algunas evidencias de que parte de los desajustes fenotípicos pueden deberse al flujo génico (Zangerl y Berenbaum, 2003). Todo ello confirma la mayoría de las predicciones de la Teoría del Mosaico Geográfico.

Pinos, ardillas y piquituertos

La coevolución entre la Ardilla Roja (*Tamiasciurus hudsonicus*) y una especie de pino de las Montañas Rocosas (*Pinus contorta* subsp. *latifolia*) fue uno de los estudios clásicos de

coevolución en los setenta (Smith 1970). En lugares donde los fuegos son frecuentes, el pino desarrolló conos serotinos que se acumulaban en el árbol hasta la llegada del fuego siguiente. Ello permitió que las poblaciones de depredadores de semillas se hicieran más estables y que, por tanto, pudieran ejercer una selección más intensa sobre las defensas de las piñas. Las defensas de las piñas son tan efectivas que sólo las ardillas y los piquituertos (*Loxia curvirostra*) son capaces de abrir las escamas y obtener las semillas antes de que éstas se liberen naturalmente. Las ardillas son los principales agentes selectivos sobre la defensa de las piñas allá donde ardillas y piquituertos sobreponen su distribución (en la mayor parte del rango de distribución del pino). En estos lugares, en respuesta a la selección por las ardillas, las piñas son relativamente cortas y anchas, especialmente en su base (ya que las ardillas preferentemente consumen las piñas con base estrecha y que tienen más semillas). Las ardillas, por su parte, han evolucionado con varias adaptaciones para explotar las piñas eficientemente. Cosechan y acumulan muchas piñas para sus despensas invernales poco después de su maduración, haciendo disminuir la disponibilidad de piñas para los piquituertos, los que consumen las pocas que quedan en los árboles. Los piquituertos en estos bosques tienen un tamaño de pico promedio que se aproxima al óptimo para consumir las piñas. De este modo, las Montañas Rocosas actúan como un punto caliente para la coevolución entre ardillas y pinos y como punto frío para la coevolución entre los piquituertos y los pinos.

Abandonando las Rocosas, en las poblaciones periféricas aisladas, los pinos y los piquituertos han evolucionado en ausencia de ardillas a lo largo de los últimos 6 a 10 mil años. Los piquituertos son aquí en su mayoría residentes (y hasta 20 veces más abundantes) y han aumentado la curvatura de sus picos para contrarrestar la defensa anti-ardillas de estos pinos. En estas poblaciones periféricas los piquituertos están efectuando una selección eficiente sobre las defensas de la piña. En respuesta las piñas se han estrechado en su base, se han alargado y agrandado, tienen más semillas (ya que los piquituertos al contrario que las ardillas no recolectan la piña entera), y están situadas en la parte distal protegidas por brácteas más gruesas y duras. En este caso, las poblaciones periféricas son puntos calientes de coevolución piquituerto-pino (Benkman, 1999). Este mosaico geográfico de selección por coevolución diversificante ha sido posteriormente evaluado con similares resultados en el otro extremo de Norte América (Parchman y Benkman, 2002), con otros piquituertos y otras coníferas. Asimismo, recientemente, se han encontrado patrones semejantes en la coevolución entre el piquituerto y el pino de Alepo (*Pinus halepensis*) en la región Mediterránea. En este caso el ajuste coevolutivo depende de la presencia de la ardilla europea *Sciurus vulgaris*, que está ausente en algunas islas del Mediterráneo, como algunas islas de las Baleares, donde se observa un mayor ajuste entre piquituerto y pino (Mezquida y Benkman, 2005).

La carrera armamentista entre las Camelias de Japón y sus gorgojos

La carrera coevolutiva entre los frutos de *Camellia japonica* y su consumidor obligado *Curculio camelliae* (Toju y Sota, 2006abc) constituye un magnífico y reciente ejemplo de incorporación del análisis de mosaicos de selección y de la Teoría del Mosaico Geográfico a la carrera armamentística entre planta y depredador de semillas. El pericarpio del fruto de la camelia es de considerable grosor y las hembras del gorgojo deben excavar un agujero en el pericarpio del fruto para depositar sus huevos sobre las semillas donde

se desarrollarán sus larvas. Existe una enorme variación en el grosor del pericarpio del fruto entre localidades y también una enorme variación en la longitud del rostro del gorgojo, de forma que es aparente la presencia de defensas y armas exageradas como producto de una carrera armamentística. La proporción de agujeros que alcanzan exitosamente las semillas y, por tanto, también la proporción de semillas que escapan al gorgojo es función del tamaño del rostro del gorgojo y del grosor de pericarpio (las armas en esta interacción). Experimentos de laboratorio demuestran una clara correlación entre la longitud del rostro del gorgojo y la probabilidad de excavar con éxito el pericarpio, y también que a mayor grosor del pericarpio del fruto el rostro del gorgojo ha de ser de mayor tamaño para que se infesten las semillas (se define así la interfaz fenotípica de la interacción). Un muestreo de 17 poblaciones a lo largo de 700 km en Japón revela que las armas del fruto y del depredador de sus semillas están claramente correlacionadas, y la selección natural sobre la defensa de la planta es más fuerte en las poblaciones donde tanto las armas del gorgojo como de la planta están más exageradas (Toju y Sota, 2006a). Además, existe con frecuencia un desequilibrio de armas entre depredador y planta, a favor del gorgojo, que afecta a la selección local. El proceso coevolutivo de la carrera armamentística está aparentemente estructurado geográficamente, de forma que ambas armas incrementan hacia poblaciones del sur. Estudios filogeográficos con el ADN mitocondrial del gorgojo muestran que, aunque eventos históricos afectaron también a la diferenciación geográfica del arma del gorgojo, la fuerza de la selección recíproca coevolutiva predomina sobre dichos efectos o sobre efectos climáticos (Toju y Sota 2006c).

Selección difusa y mosaico geográfico en interacciones planta-herbívoro

Algunos autores han propuesto que las diferencias geográficas en la trayectoria evolutiva de una pareja focal de planta-herbívoro están muy influenciadas por diferencias en las condiciones bióticas, esto es, diferencias en la abundancia de otras especies auxiliares que influyen sobre las interacciones entre especies focales. En este sentido, destaca el trabajo de Stinchcombe y Rausher (2002) que muestra cómo la evolución de la tolerancia de *Ipomea hederacea* a la herbivoría por ciervos puede cambiar por la abundancia de insectos herbívoros fitófagos. Mediante un diseño factorial (aplicado a líneas endogámicas) de reducciones de incidencia de insectos fitófagos y/o ataque fúngico, estos autores mostraron: (1) la existencia de varianza genética aditiva en tolerancia a la herbivoría por ciervos (por tanto, que la tolerancia es heredable y puede responder a la selección); y (2) que en presencia y ausencia de insectos fitófagos la magnitud de la selección direccional sobre la tolerancia a herbivoría por ciervos fue diferente. Aunque en ambos casos la selección direccional fue hacia una reducción de dicha tolerancia (lo que sugiere un costo de la tolerancia), la tendencia fue significativamente mayor en presencia de insectos. En definitiva, el patrón de selección natural sobre rasgos defensivos de la planta, y la probable respuesta a la selección, dependieron críticamente de la composición de la comunidad biótica. Aunque no se trata de un trabajo de variación geográfica ya que el mismo se realizó en una única localidad, su aproximación experimental de manipulación de la abundancia de herbívoros auxiliares (insectos fitófagos y hongos), proporciona una visión adecuada de cómo los cambios en la comunidad biótica (que suceden invariablemente a lo largo del rango geográfico de una especie) afectan

al resultado de una interacción focal entre parejas de especies e induce un mosaico geográfico de coevolución por selección difusa.

Mutualismos planta-animal y mosaicos de selección: flores, polinizadores y herbívoros ungulados en *Hormatophila spinosa*

Mucho menos frecuente ha sido la extensión del análisis de mosaicos de selección y de la Teoría del Mosaico Geográfico a la interpretación de la evolución de mutualismos entre plantas y animales, en particular polinización y dispersión de semillas, probablemente por su menor tendencia a reflejar coevolución especie a especie (ver, no obstante, recientes aplicaciones de la Teoría de Redes Complejas a la coevolución de ensamblajes mutualistas planta-animal, Bascompte *et al.*, 2006). Sin embargo, la evolución de los rasgos vegetales puede ser consecuencia de la respuesta a la selección mediada por sus animales mutualistas, y ésta puede variar a lo largo del rango geográfico de una especie vegetal. Como ejemplos de descripción de mosaicos de selección en polinización destacamos el estudio de Gómez y Zamora (2000) y su análisis de interferencia por ungulados en la selección de rasgos florales mediada por polinizadores en *Hormatophila spinosa* en Sierra Nevada (Península Ibérica). *Hormatophila spinosa* es un arbusto espinoso en forma de cojín de la alta montaña Mediterránea que produce muchas flores pequeñas cuya recompensa para los polinizadores es néctar. Gómez y Zamora (2000) mostraron un mosaico de selección en Sierra Nevada causado por la variación espacial en la importancia relativa que diferentes interacciones tenían como presiones selectivas. A nivel regional, este estudio mostró dos escenarios selectivos diferentes que dependían de la presencia o ausencia de ungulados. En el escenario con baja presión de los ungulados los polinizadores nectarívoros seleccionan positivamente el número de flores por planta y la densidad de éstas. En el escenario con alta presión de los ungulados, éstos seleccionan positivamente el aumento en la densidad de espinas del arbusto. Las plantas sujetas a distintos escenarios selectivos mostraban, aparentemente, diferenciación fenotípica acorde al escenario selectivo. Como veremos a continuación, los mutualismos de polinización y dispersión de semillas parecen configurarse en mosaicos de selección difusa cuando se amplía la escala geográfica a la que se examina la interacción y la diferenciación de rasgos vegetales.

6.3. El eléboro: un caso de estudio de mosaicos de selección pre y postdispersivos

El eléboro es una hierba perenne ampliamente distribuida por el oeste y suroeste de Europa. Produce una o varias ramificaciones reproductoras que florecen después de varios años de crecimiento vegetativo. En la Península Ibérica, la floración ocurre de diciembre a marzo y las flores son polinizadas por abejorros, mayoritariamente del género *Bombus* y principalmente por *Bombus terrestris* (Figura 6.1)

Los frutos tienen 1 a 5 carpelos, más frecuentemente 3, y maduran en junio y julio. Cada carpelo tiene hasta 15 semillas provistas de un elaiosoma. Las semillas son liberadas desde mitad de junio a finales de julio, momento de máxima actividad de sus dispersores hormigas. Las yemas florales, flores y frutos son consumidas por orugas de varios lepidópteros generalistas, siendo su principal consumidor *Trigonophora flammea*,

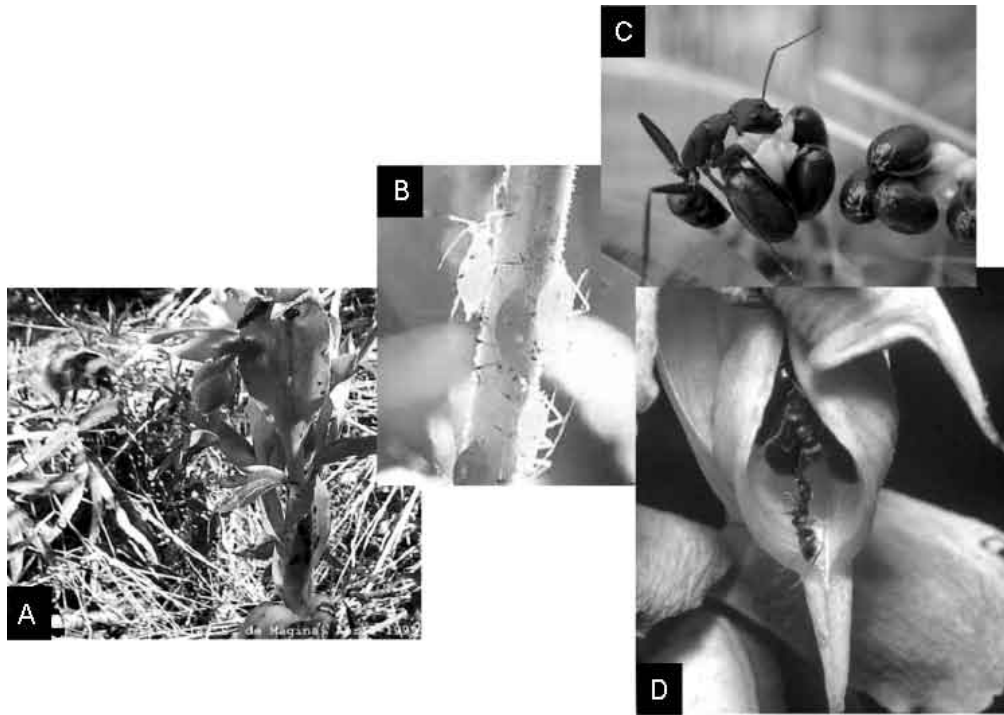


Figura 6.1. Animales del eléboro. (A) *Bombus terrestris* aproximándose a una flor de *H. foetidus*. (B) El áfido monófago *Macrosiphum hellebori* sobre el tallo de una inflorescencia. (C) Obrera de la hormiga *Camponotus cruentatus* acarreado un grupo de diásporas de eléboro (nótese el claiosoma blanquecino). (D) Obreras de la hormiga *Lasius niger* tomando las diásporas del eléboro directamente de un carpelo dehiscente. Fotos propias y/o cedidas por C. M. Herrera, A. M. Sánchez-Lafuente y X. Cerdá.

Noctuidae. El ratón de campo *Apodemus sylvaticus* también consume flores y frutos, devastando la cosecha de frutos de algunas plantas. Este roedor es asimismo el principal consumidor postdispersivo de las semillas ya liberadas en el suelo; su actividad puede, por tanto, interferir con la dispersión de semillas por hormigas. Las inflorescencias y los frutos pueden ser infestados también por áfidos, principalmente por el monófago *Macrosiphum hellebori*, que puede causar la pérdida total de semillas en plantas seriamente infestadas (Figura 6.2).



Figura 6.2. Distintos daños a frutos de eléboro causados por sus herbívoros. (A) Aspecto general de una planta de eléboro en fructificación. La flecha y círculos blancos señalan un fruto consumido por oruga de lepidóptero. (B) Frutos consumidos por orugas de lepidópteros. (C) Aspecto de las inflorescencias que han sido seriamente atacadas por ratón (se indica con una flecha blanca un fruto intacto, mientras que los frutos desaparecidos por consumo se evidencian por la presencia de pecíolos libres que han sido resaltados con círculos rojos). (D) Fruto en el suelo consumido por ratón. (E) Aspecto de los frutos infestados por áfidos.

El examen de los mosaicos de selección requiere primero una definición concreta de qué es lo que se está examinando. Consideraremos que existe un mosaico de selección sobre rasgos vegetales causado por interactuantes animales cuando, (1) la selección es diferente a algún nivel espacial o temporal y, (2) la diferencia en selección es una consecuencia de las diferencias, al mismo nivel, en el animal responsable de la selección sobre un rasgo. Las consecuencias evolutivas del mosaico de selección deberían plasmarse en (3) diferenciación fenotípica y/o genética. Mostramos aquí el mosaico geográfico de selección predispersiva (en rasgos florales y de fecundidad) y postdispersiva (sobre las semillas) del élboro y sus consecuencias evolutivas.

Mosaicos de selección sobre rasgos florales y fecundidad

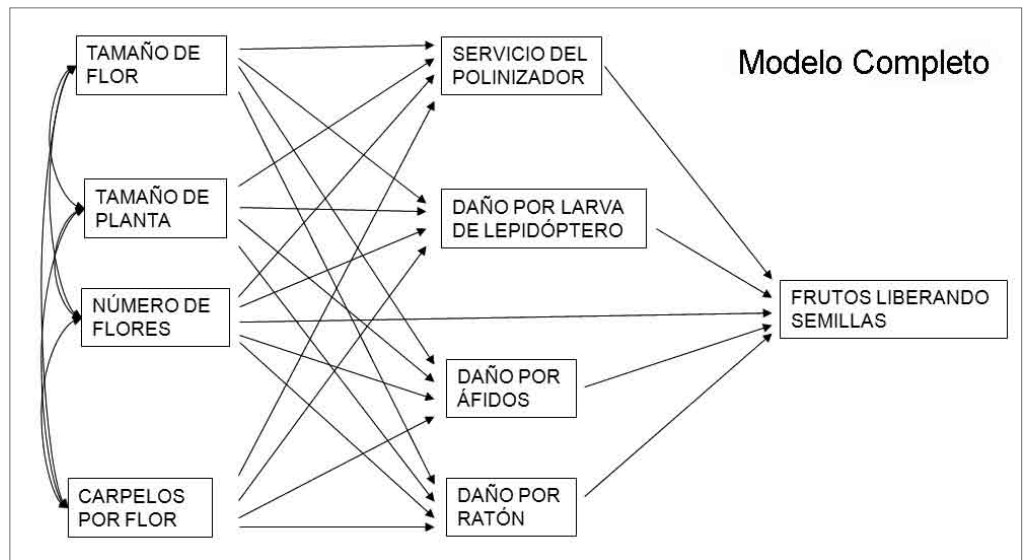
Como se ha descrito, el élboro interactúa en su fase reproductiva (floración y producción de frutos) con múltiples animales, unos antagonistas (herbívoros florales y consumidores de frutos) y otros mutualistas (los polinizadores). Puesto que se trata de una planta de amplia distribución, sus herbívoros y polinizadores son susceptibles de variar (en identidad o abundancia) regional y geográficamente a lo largo del rango de la especie. De ahí que un objetivo plausible en la investigación de la dinámica evolutiva de la especie sea examinar la estructura geográfica de la interacción entre la planta y sus polinizadores y herbívoros florales, explorando la posible existencia de mosaicos de selección causados por estos animales. Ello fue abordado por Rey *et al.* (2006) en un estudio realizado en dos años y tres regiones de la Península Ibérica (Caurel, en el norte, y Cazorla y Mágina, en el sur) alejadas entre sí 700 km. La Tabla 6.1 resume los rasgos sujetos a selección en las tres localidades.

Tabla 6.1. Signo de los gradientes de selección direccional detectados en cada localidad y año. Se indica con 0 gradientes de selección no significativamente diferentes de cero (después de estimaciones *bootstrap* de coeficientes de regresión múltiple). Los signos positivos y negativos indican selección que favorece el incremento o la disminución del rasgo, respectivamente. La selección en cada localidad fue analizada mediante modelos estándar (Lande y Arnold 1983) utilizando para cada planta el número de frutos que liberaron semillas, relativizado al promedio de la población, como estimador del *fitness* relativo del individuo. Si bien se incluyeron originalmente términos cuadráticos (para examinar la selección no lineal) en el modelo, los análisis sólo reflejaron selección direccional (lineal) sobre los rasgos, que es la que se muestra. Se ilustra con sombreado gris los gradientes de selección que resultaron diferentes (selección diferencial) entre localidades en un mismo año tras análisis de covarianza (que examinan las interacciones de rasgo * localidad).

	Año 1998			Año 1999	
	Caurel	Cazorla	Mágina	Caurel	Mágina
Tamaño de la planta	0	0	0	0	0
Carpelos por flor	+	-	0	0	+
Tamaño de la flor	0	0	+	+	0
Número de flores	+	0	+	+	+

Tres de los cuatro rasgos examinados estuvieron sujetos a selección direccional, siendo el tamaño de la planta el único rasgo para el que no se detectó selección significativa (aunque fue marginalmente diferente de cero y positiva en Caurel durante el primer año). Es más, la selección fue significativamente diferente entre localidades (en signo y magnitud) para el número de carpelos por flor (ambos años de estudio) y el tamaño de la flor y el número de flores (al menos uno de los dos años de estudio). La selección fue además temporalmente variable o inconsistente dentro de región, de forma que difirió entre años para el tamaño de la flor en Caurel y para el número de carpelos por flor en Caurel y Mágina. Para examinar la base ecológica de la selección, se elaboró un modelo de relaciones causales de selección de rasgos mediada por los interactuantes. El modelo de partida (modelo completo) supuso que en la selección fenotípica de cada rasgo pudieron estar involucradas las 4 especies de interactuantes. Dicho modelo se ilustra en la Figura 6.3.

Figura 6.3. Modelo de selección mediada por los interactores animales sobre rasgos florales y de fecundidad del élboro. El modelo explora la base ecológica de la selección (i.e. los interactores responsables de la misma) usando ecuaciones estructurales (SEM) y análisis de vías. En el modelo cada flecha indica la relación entre dos variables, estando la intensidad y el signo de la relación determinados por un coeficiente de vías, que es análogo a un coeficiente de regresión parcial; por tanto, cada coeficiente lleva asociado un error que permite estimar si es significativamente distinto de cero (en cuyo caso la relación entre las variables es significativa). La selección sobre un rasgo estará mediada por un interactuante si es posible completar una ruta estadísticamente significativa desde ese rasgo al estimador de fitness a través del efecto del interactuante. La selección por un interactuante sobre un rasgo será positiva si la multiplicación de los coeficientes implicados en la ruta da un resultado positivo, mientras que será negativa en el caso contrario. Modificado de Rey *et al.*, (2006).



La aplicación de este modelo a cada región y año contribuye a (1) explicar el resultado de la selección, (2) identificar los animales responsables del resultado selectivo observado sobre cada rasgo, y (3) determinar el porqué de las diferencias en la selección para un mismo rasgo observada entre localidades. Ilustraremos con el caso del número de carpelos por flor (el rasgo que estuvo más frecuentemente sujeto a selección diferencial entre localidades) la forma en que este modelo ayuda a resolver estas cuestiones.

En 1998 este rasgo estuvo sujeto a selección positiva en Caurel y negativa en Cazorla. El análisis de vías (véase diagramas en Rey *et al.*, 2006) mostró que en ambas regiones los ratones prefirieron flores con menor número de carpelos (coeficiente de vía desde número de carpelos a daño por ratón significativamente distinto de cero y de signo negativo), pero mientras en Caurel la actividad de los ratones tuvo un efecto negativo sobre la fecundidad de la planta (coeficiente de vía desde daño de ratón a fecundidad negativo y distinto de cero), en Cazorla el efecto fue positivo (las plantas más atacadas por roedores en Cazorla fueron menos atacadas por lepidópteros, tornándose el efecto

general de los roedores sobre la fecundidad de la planta en positivo). El resultado selectivo, en consecuencia, fue que las plantas con mayor número de carpelos por flor en Caurel fueron favorecidas, mientras que en Cazorla fueron favorecidas las de menor número de carpelos. Semejantes consideraciones con los otros rasgos explican que la selección positiva (hacia un incremento) sobre el tamaño de la flor en Mágina durante 1998 se debiera al balance entre el resultado de selección positiva mediada por áfidos y negativa mediada por roedores (a pesar de que ambos afectarían negativamente la fecundidad). Finalmente, la selección positiva sobre el número de flores en la mayoría de las poblaciones estuvo muy influida por una relación directa entre número de flores y frutos que liberan semillas, aunque en ciertas localidades (e.g., en Mágina en 1999) fue incrementado por un efecto adicional de selección positiva mediada por animales sobre este rasgo, mientras que en otras (Mágina, 1998; y Caurel en ambos años) los animales ejercieron un efecto selectivo negativo sobre el rasgo.

El último paso en la interpretación de este mosaico fue mostrar la existencia de diferenciación fenotípica entre las localidades en esos rasgos e interpretar la diferenciación a la luz de las diferencias en selección y en los animales responsables de la selección. La Figura 6.4 ilustra que el mosaico de selección fue causado por la diferente acción de los interactuantes animales y que la diferenciación fenotípica del élboro entre localidades puede ser una consecuencia evolutiva del mosaico de selección.

Este ejemplo ilustra, además, que la selección puede ser variable temporalmente (en fuerza y/o sentido) en una localidad, como fue el caso de la selección sobre el número de carpelos por flor (véase Tabla 6.1). Las consecuencias de la variación temporal en la selección sobre el mosaico de ajustes y desajustes fenotípicos es un tópico escasamente tratado en la literatura (véase Nuismer *et al.*, 2003; Thompson, 2005). Algo de esas con-

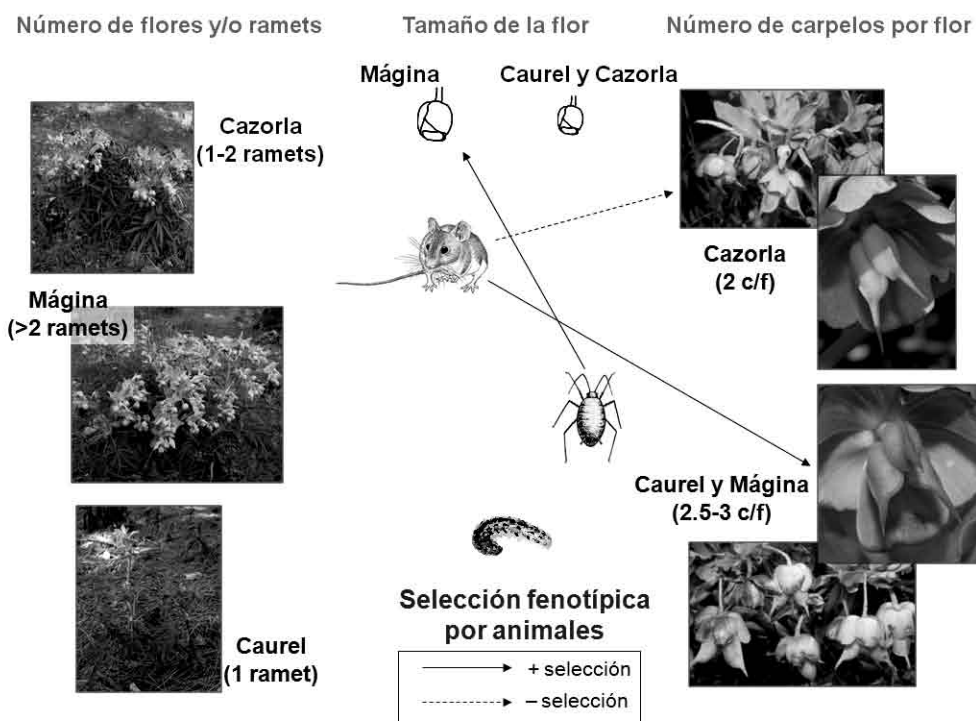


Figura 6.4. Relaciones causales entre la selección fenotípica realizada sobre rasgos relacionados con la fecundidad del élboro, los animales responsables de dicha selección y la diferenciación fenotípica entre localidades. Flechas continuas indican el resultado de la selección durante 1998 y segmentadas durante 1999. Fotos propias y/o cedidas por C. M. Herrera y A. M. Sánchez-Lafuente.

secuencias pueden vislumbrarse en el ejemplo del eléboro. En este caso, fue aparente la presencia de una respuesta adaptativa local en el número de carpelos (i.e., una concordancia aparente entre la selección y el valor del carácter) ya que el número de carpelos por flor es más alto donde se observó selección positiva sobre ese carácter. Lo que es interesante es que si el número de carpelos encontrado es resultado de una respuesta a la selección, el proceso de adaptación podría no haberse interrumpido por el hecho de que la selección fuera temporalmente variable (en este caso variable de positiva a neutra a lo largo de dos años), aunque es evidente que nuestra exploración es insuficiente para ser conclusiva. Tal cambio, en todo caso, habría retardado la respuesta (o la tasa de cambio) del carácter a la selección. Estos datos sugieren que la variación temporal en la selección puede producir un retraso en la respuesta adaptativa del carácter, pero no necesariamente ejerce un cortocircuito en dicha respuesta. Nosotros esperaríamos que la probabilidad de que ocurriera tal cortocircuito (cancelación de una dirección selectiva) incrementara con la frecuencia con la que cambie la selección sobre un carácter desde positiva a negativa. En tal caso cabría esperar un incremento en la frecuencia de desajuste fenotípico y/o el mantenimiento de polimorfismo local y regional en ese carácter. En tal dirección apuntan los resultados de modelos de simulación de coevolución en ambientes temporalmente variables (Nuismer *et al.*, 2003).

Conviene remarcar que si las consecuencias de la variación espacial de la interacción son complejas, la incorporación de las variaciones temporales incrementa la complejidad y variedad de escenarios de selección y de respuestas adaptativas. Futuros estudios en mosaicos de selección de interacciones planta-animal deberían incidir en las consecuencias que la selección temporalmente variable tiene sobre la evolución de la interacción y el ajuste fenotípico de los interactuantes.

Mosaicos de selección en la dispersión de las semillas por hormigas

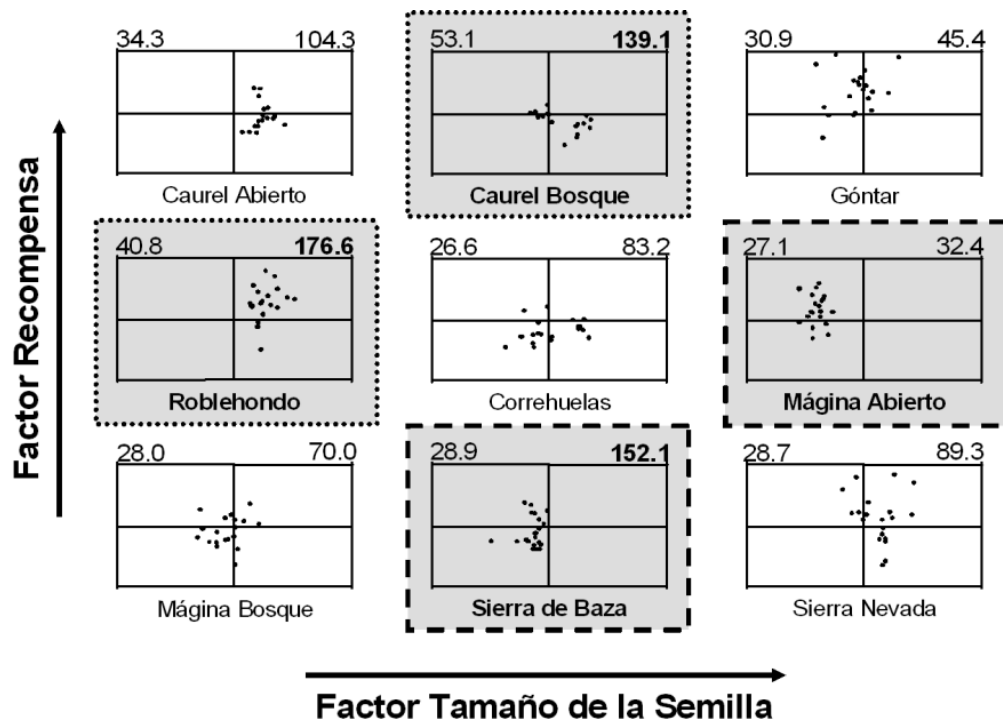
A pesar de la larga tradición en el estudio de la mirmecocoría (véase revisión en Beattie y Hughes, 2002), el examen de las consecuencias evolutivas de la interacción desde una aproximación de selección fenotípica es prácticamente inexistente. En particular, la variación espacial a escala geográfica en los ensamblajes de hormigas dispersantes (Manzaneda *et al.*, 2007) debe presumiblemente tener una gran relevancia en la evolución de los sistemas mutualistas hormiga-semilla a través de la configuración de escenarios selectivos distintos sobre las poblaciones de las especies vegetales. Sin embargo, al contrario que con las interacciones de polinización, herbivoría o granivoría, las ideas subyacentes a la visión de mosaico geográfico apenas han impregnado al estudio del mutualismo de dispersión de semillas. Entre los escasos y más representativos estudios de dispersión en el contexto de variación geográfica y mosaico geográfico de selección están los realizados con la dispersión mirmecócora del eléboro (Garrido *et al.*, 2002; Fedriani *et al.*, 2004; Alcántara *et al.*, 2007; Rey y Manzaneda, 2007). Los trabajos sobre la dispersión mirmecócora del eléboro fueron encaminados a responder la pregunta de si la variación geográfica en caracteres de la diáspora a lo largo de la Península Ibérica podía ser el resultado de variación geográfica en la selección fenotípica realizada por ensamblajes de hormigas dispersantes variables en composición y función. Para ello, (1) examinamos la estructura geográfica de la interacción (esto es el ajuste o desajuste entre rasgos de la diáspora y composición o función del ensamblaje dispersante), y (2) si

Figura 6.5. Situación de las plantas de varias poblaciones de eléboro en el plano definido por los dos componentes principales de un análisis factorial realizado con los caracteres de la semilla (variables consideradas: longitud, ancho y peso de la diáspora, peso de la semilla y elaiosoma, y la razón elaiosoma/semilla). Se muestran también un índice de tamaño de hormiga (TH) a nivel de comunidad (parte superior izquierda de cada gráfica), estimado como el promedio del tamaño de la mandíbula ponderada por la frecuencia de cada especie en la comunidad, y un índice de dispersión local (IDL) (parte superior derecha de cada gráfica), estimado como el promedio de la respuesta dispersora de las especies de hormigas ponderada por su frecuencia en la comunidad, donde la respuesta dispersora es estimada por la proporción de ofrecimientos en los que la hormiga acarrea la semilla. Se resaltan con sombreado los casos de ajuste de tamaño de hormiga a tamaño de la semilla (los ajustes de semilla pequeña y hormiga pequeña, encuadrados con línea segmentada; los ajustes de hormigas grandes a semillas grandes, encuadrados con línea de puntos). En tres de las 4 situaciones de ajuste se alcanzaron los índices de dispersión local más altos (mostrados en negrita), sugiriendo que tal ajuste puede ser el resultado adaptativo de la interacción. Modificado de Garrido *et al.* (2002).

el patrón de selección mediada por hormigas sobre rasgos de las diásporas difiere entre localidades en una forma coherente con la estructura geográfica de la interacción.

El examen de la estructura geográfica de la interacción se llevó a cabo a partir de información de los rasgos de las semillas, ofrecimientos de semillas a distintas especies de hormigas y caracteres de composición y función (tamaño de las hormigas y respuesta dispersora) de los ensamblajes de hormigas que interactuaban con el eléboro en 9 poblaciones que abarcaron un rango geográfico de 750 km. Aparentemente, las semillas se diferenciaban geográficamente (Figura 6.5) en rasgos relacionados con la recompensa relativa de la semilla para las hormigas (*factor recompensa*), que determina el mayor o menor atractivo de la semilla para los dispersantes y, por tanto, la ventaja para la dispersión, y en rasgos relacionados con el tamaño de la semilla (*factor tamaño de la semilla*), que determina positivamente la ventaja que la semilla tendrá para la germinación y supervivencia del embrión. Más aún, una prueba de Mantel mostró que la variación de las semillas no estuvo relacionada con la distancia geográfica. Así, las semillas de localidades muy distantes geográficamente fueron bastante similares (e.g., Correhuelas y Caurel Bosque: distancia de Mahalanobis = 0.82, distancia geográfica = 640 km), pero también hubo localidades con semillas muy similares que estaban muy cercanas geográficamente (e.g., Caurel Bosque y Caurel Abierto: distancia de Mahalanobis = 1.48, distancia geográfica 4 km).

Tal y como cabe esperar del amplio rango de condiciones ecológicas examinadas en este estudio, las comunidades de hormigas variaron sustancialmente tanto en composición como en el tamaño promedio de sus especies (ver también Rey y Manzaneda, 2007). Además, diversas pruebas de Mantel mostraron que dicha variación tuvo un



componente geográfico. Las variaciones en composición, abundancia y tamaño de las hormigas se trasladaron a un amplio rango de variación entre localidades del índice o probabilidad de dispersión local (IDL). Es de destacar que mientras en algunas poblaciones se observó un ajuste entre el tamaño de la semilla y el tamaño promedio de las hormigas, un rasgo funcional de la comunidad íntimamente relacionado con la probabilidad de dispersión de las semillas, en otras poblaciones no se dio tal ajuste. La existencia de localidades con ajustes y desajustes de caracteres define una estructura geográfica coherente con un mosaico geográfico de coevolución de la interacción. Ciertas evidencias apuntan hacia la idea de que tal estructura puede ser consecuencia de un mosaico de selección con puntos calientes y puntos fríos de coevolución. Así, en tres de las cuatro localidades donde se encontró el ajuste (más de lo esperado por azar) se dieron los mayores valores de respuesta dispersora, sugiriendo que tal ajuste podía ser el resultado adaptativo de la interacción. El resultado final de esta aproximación a la estructura geográfica de la interacción sugiere, por tanto, la existencia de un mosaico geográfico de ajustes y desajustes entre rasgos de las semillas y caracteres funcionales de los conjuntos locales de hormigas dispersantes. Tal mosaico sería de escala fina, poco dependiente de la distancia geográfica, donde situaciones de ajuste conviven con situaciones, próximas geográficamente, de desajuste. Este mosaico se representa en la Figura 6.6.

La demostración explícita de que semejante estructura de interacción en mosaico geográfico es el resultado de mosaicos de selección sobre los rasgos de la semilla ha sido recientemente abordada por Alcántara *et al.* (2007), usando una aproximación de pai-

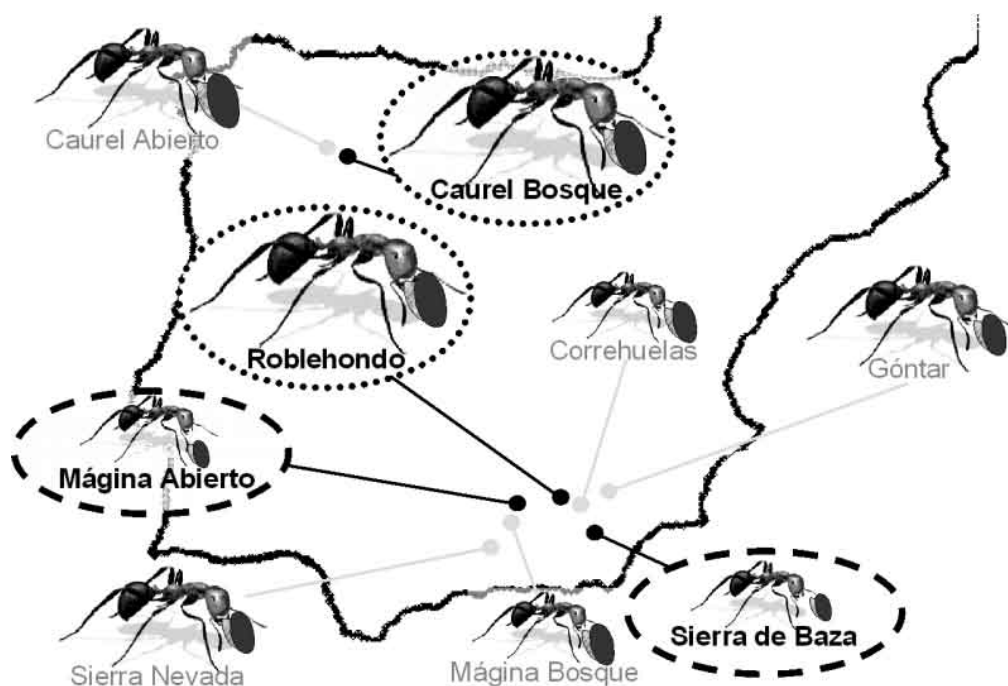


Figura 6.6. Mosaico geográfico a lo largo de la Península Ibérica del mutualismo entre las semillas de *Helleborus foetidus* y sus hormigas dispersantes. En este mosaico, situaciones de ajuste morfológico entre hormigas y semillas (ya sean de semillas grandes a hormigas grandes, como Roblehondo o Caurel Bosque, o de semillas pequeñas a hormigas pequeñas, como Sierra de Baza y Mágina Abierto) coexisten con otras situaciones de desajuste. Los desajustes se indican con letra gris, mientras que los ajustes se señalan con letra negra y rodeados de una elipse (línea segmentada cuando semillas pequeñas se ajustan a hormigas pequeñas; línea punteada cuando semillas grandes se ajustan a hormigas grandes).

sajes adaptativos. Un paisaje adaptativo describe la relación entre el carácter promedio de la población (por ejemplo, en este caso el tamaño de la semilla) y el *fitness* promedio de la población (en este caso, la dispersión promedio de los individuos de la población). La construcción de tales paisajes puede obtenerse mediante transposiciones recíprocas, entre localidades, de los objetos de la selección (las semillas de élboro). Luego de transplantar semillas entre localidades se procede a comparar el *fitness* (estimado como la tasa de remoción) del fenotipo promedio de la población local con el de otras poblaciones. En definitiva, a través de transposiciones de semillas de 5 poblaciones de ensayo a 12 localidades del sur de la Península Ibérica (incluyendo las cinco anteriores), fue posible “dibujar” el paisaje adaptativo que construyó cada grupo local de hormigas dispersantes y, posteriormente, explorar si el fenotipo promedio de la población se correspondió con el seleccionado por los dispersantes.

Los resultados de este análisis mostraron que, por un lado, el tamaño de la semilla ha experimentado mucha más divergencia entre poblaciones que el tamaño del elaiosoma. Además, a pesar de las considerables diferencias entre los grupos de hormigas, los paisajes de selección fueron notablemente similares entre poblaciones: las hormigas crearon selección disruptiva sobre el tamaño de la semilla en 10 de las 12 poblaciones (Figura 6.7). Los rasgos básicos del paisaje (curvatura y localización del mínimo) variaron geográficamente de acuerdo con el tamaño de los dispersantes. Aunque, en general, el tamaño de las diásporas locales no se correlacionó con el óptimo predicho por los paisajes adaptativos, sí hubo un acuerdo entre el tamaño óptimo y el observado de semilla (puntos calientes) en las localidades donde los dispersantes eran más abundantes (localidades de Linarejos, Fuenmayor y Puerto).

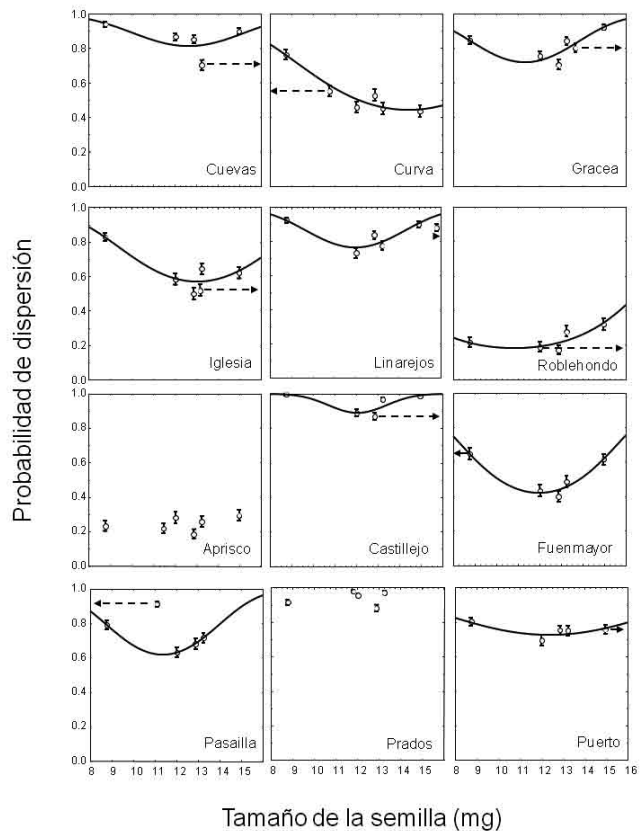


Figura 6.7. Variación geográfica en los paisajes adaptativos del tamaño de la semilla en dispersión. Los paisajes adaptativos se construyeron a partir de la tasa de remoción promedio (al cabo de 24 horas) en cada localidad de semillas de cinco poblaciones *test* (que variaban en el tamaño promedio de sus semillas) ofrecidas en 12 localidades con conjuntos diferentes de hormigas. El experimento se replicó bajo 10 plantas por localidad (véase detalles en Alcántara et al. 2007). Los paisajes representados se corresponden con la mejor aproximación cuadrática en cada lugar de estudio según modelos de regresión logística. El paisaje se muestra sólo para aquellos lugares donde el modelo ajustado fue estadísticamente significativo. El ajuste en cada localidad es sólo a partir de las poblaciones *test* (aquellas cuyas semillas fueron ofrecidas en cada localidad). Las flechas indican la dirección predicha de cambio del tamaño de la semilla de la población local. La longitud de las flechas indica la distancia del tamaño de semilla local al óptimo más cercano dado dicho paisaje adaptativo. Modificado de Alcántara et al. (2007).

En conclusión, la variación geográfica en el tamaño de semilla en eléboro está en parte ligada a la selección ejercida por los dispersantes, surgiendo un mosaico de ajustes y desajustes que se corresponde con una estructura de mosaico de selección. Los alejamientos del tamaño óptimo del paisaje selectivo generado por los dispersantes pueden surgir por varias razones: (a) la disrupción que generan el flujo génico y la deriva genética en pequeñas poblaciones sobre el ajuste fenotípico por selección local; b) el papel selectivo de otros agentes bióticos y abióticos que influyen sobre las semillas (como los depredadores, y las condiciones de germinación y supervivencia de las plántulas) que pueden redundar en posteriores componentes del *fitness* con efectos netos selectivos opuestos a la selección creada en la dispersión (Alcántara y Rey 2003); y c) el hecho de que la heredabilidad de rasgos relacionados con la fecundidad y la asignación de recursos es habitualmente baja. El papel que juegan todos estos procesos define las líneas futuras de exploración en el estudio del mosaico geográfico de selección por dispersantes en esta especie y sus consecuencias evolutivas.

6.4. Consecuencias para generación y conservación de biodiversidad

Cuantificar la biodiversidad de la Tierra no es un problema trivial y su correcta evaluación es crítica para su manejo y conservación. La biodiversidad se organiza jerárquicamente en niveles más o menos aparentes: genes, poblaciones, especies, comunidades, etc. Esa diversidad ha surgido de la diversificación de las especies e interacciones entre ellas. Aunque las interacciones han sido ignoradas durante mucho tiempo en los enfoques de conservación (véase sin embargo, Janzen 1974), en beneficio de entidades más aparentes como la especie, las visiones actuales están abogando por otorgarle un papel central en la diversificación de la vida y en su conservación (Thompson 1996). Ello refleja también el cambio de la escala espacial a la que se aplica el problema de conservación, de forma que al percibir la biodiversidad a la escala paisajística o regional, la dinámica de las interacciones entre especies ha captado mucho más el interés conservacionista. En palabras de Thompson (2002), las interacciones son el pegamento de la diversidad y actúan ligando las especies tanto localmente como a escalas geográficas superiores. Una gran fracción de la diversidad de especies y de interacciones se halla localizada en las plantas y en los animales que las consumen a través de relaciones antagonistas o mutualistas. Los distintos ejemplos que han sido utilizados a lo largo de este capítulo han mostrado que los animales y plantas están inmersos en un juego coevolutivo que es altamente dinámico y que los conecta no sólo a escala local sino también en las amplias escalas paisajística y geográfica, conformando las estructuras geográficas de las interacciones. Es aparente de estos y otros estudios que la conservación de las especies a largo plazo sólo es posible si se conservan los patrones y procesos evolutivos de gran escala que conformaron y continúan conformando dichas estructuras geográficas. La pérdida de dicha estructura geográfica resultará, probablemente, en la pérdida de especies.

Estudios de sistemas como la polilla *Greya* y sus saxífragas muestran que muchas especies ampliamente distribuidas y tachadas como generalistas en su relación con otros taxa son en realidad complejos de poblaciones especializadas. Esto no es sólo aplicable a sistemas planta-animal candidatos de establecer relaciones coevolutivas especie a especie, sino que también a sistemas aparentemente más difusos, como el del eléboro

y sus hormigas dispersoras, cuyos resultados indican que en muchas poblaciones la interacción está especializada (en una o dos especies de hormigas) mientras que en otras es mucho más generalista (Manzaneda, 2005). En otros sistemas, como el de los piquitrueros y los pinos que consumen, las poblaciones del taxón animal se han tornado en grupos de especies hermanas casi indistinguibles (el hoy denominado complejo *Loxia curvirostra*) que han especiado en una rápida radiación adaptativa conducida por especialización (en la forma de los conos) en el taxón vegetal que consumen. Minimizar la extinción de poblaciones es, por tanto de suma importancia, ya sea como una forma de minimizar la posibilidad de extinción de las especies y su capacidad adaptativa, como para maximizar la biodiversidad de interacciones (Thompson, 2006). Dado que los mosaicos geográficos de las interacciones están conformados por algunas poblaciones especializadas y otras menos especializadas y dado que la dinámica coevolutiva implica trayectorias evolutivas diferentes en cada población con posibilidades de deriva genética, mezcla de caracteres, extinciones locales o hasta procesos de rápida especiación, conservar todas o el mayor número de poblaciones es fundamental para evitar la extinción de especies y/o la merma de su capacidad adaptativa.

6.5. Direcciones futuras de investigación en mosaicos de selección

Gran parte de los análisis de selección descritos han sido análisis de selección fenotípica, desconociéndose la heredabilidad de los rasgos y/o la base genética de la selección (véase sin embargo, Berenbaum y Zangerl, 1992; Stinchcombe y Rausher, 2002). Puesto que el cambio fenotípico adaptativo requiere de una base genética heredable en el rasgo (esto es, de varianza genética aditiva), la demostración de que los rasgos aparentemente ajustados son consecuencia de selección recíproca sólo será posible después de mostrar la existencia de varianza genética aditiva en cada uno de ellos. Futuros estudios deberían pues demostrar que los mosaicos de selección se establecen realmente sobre rasgos con varianza genética aditiva. La forma más aconsejable de aproximación es la implementación de diseños de cruce de genética cuantitativa y análisis de selección genotípica local de rasgos cuantitativos (análisis de selección sobre valores de cría “*breeding values*”) (Mitchell-Olds y Schmitt, 2006). Asimismo, es fundamental el control experimental en los análisis de mosaico de selección (véase como ejemplo Stinchcombe y Rausher 2002). Aunque la covariación entre rasgos y *fitness* puede sugerir selección, no permite aislar el efecto de la covariación entre el rasgo y otros componentes del ambiente distintos del interactuante animal (Rausher, 1992; ver Medel y Nattero, este volumen), ni entre el *fitness* y el ambiente. Idealmente, parte de la aproximación experimental debería incluir trasplantes recíprocos debido a su doble ventaja en, a) permitir la construcción de paisajes adaptativos, que posibilitan examinar la existencia no sólo de selección actual sino también de la que pudo ocurrir en el pasado, erosionando la varianza genética y fenotípica actual; b) mostrar la existencia de adaptación local, que sería esperable en algunas poblaciones dentro del escenario evolutivo del mosaico geográfico (Thompson, 1999). La combinación del control experimental, trasplantes recíprocos y diseños de genética cuantitativa debería ser una poderosa herramienta para el análisis de mosaicos de selección y sus consecuencias en la determinación de patrones de ajustes recíprocos y desajustes entre plantas y animales (Mitchell-Olds y Schmitt, 2006).

Como hemos visto, en la mayoría de las estructuras geográficas de interacciones examinadas permanece por explorar el papel de la selección local, frente a flujo génico y deriva genética, en la configuración local del ajuste o desajuste en una interacción planta-animal. Igualmente, se requiere investigar el papel de las contingencias históricas sobre la divergencia fenotípica, lo que como Toju y Sato (2006c) han mostrado requiere la incorporación de información filogeográfica. El esclarecimiento del papel que tiene cada uno de estos componentes en dar forma a la interacción y a su evolución requiere de la complementación de análisis de selección con la aplicación de técnicas de ecología molecular.

Un campo de investigación que puede proporcionar considerable luz a las consecuencias de los mosaicos de selección y a su papel en la coevolución de animales y plantas es el análisis comparativo de las interacciones en poblaciones periféricas (aquellas situadas en el borde del rango geográfico de distribución de alguna de las especies de una interacción focal) y en poblaciones situadas en el centro de distribución de la especie (véase Benkman, 1999). Las áreas periféricas conllevan marcados cambios en el contexto de la comunidad en la que se desarrolla la interacción con respecto al núcleo de la distribución, y suelen implicar diferencias climáticas, interactuantes alternativos, etc., cuya importancia en la evolución de las interacciones ha sido ya señalada. Además, en áreas periféricas el flujo génico entre poblaciones e incluso entre individuos de una misma población puede verse reducido respecto a áreas centrales, mientras que la endogamia (como mecanismo de aseguramiento reproductivo), la deriva genética y la adaptación local incrementan la probabilidad de coevolución diversificante. Por tanto, se requiere más esfuerzo en esta dirección.

6.6. Consideraciones finales

Finalmente, recientes avances en la Teoría del Mosaico Geográfico la están conectando con la Teoría de Redes Complejas (Bascompte *et al.*, 2006; Thompson, 2006). Este esfuerzo, que viene de la mano del estudio a nivel de comunidad de las interacciones planta-animal, se está realizando tanto en redes mutualistas de naturaleza bipartita como antagonistas (del tipo de red alimentaria) de herbivoría y depredación de semillas (véase Jordano *et al.*, este volumen). Sin embargo, la forma en la que la variación geográfica en la estructura (compartimentada, anidada, etc.) y la topología de la red (conectancia, asimetría, etc.) afecta a la interacción entre un par focal de especies (un par planta-animal) o a la ecología y evolución de una especie (vegetal o animal) en concreto permanece virtualmente inexplorado. Futuros esfuerzos para entender los mosaicos de selección deberían pues acoplarse al conocimiento de las redes de interacciones en las que la interacción se está desarrollando en cada comunidad local, para incorporar así más adecuadamente la variabilidad debida al contexto de comunidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen las fotos cedidas por X. Cerdá, J.M. Fedriani, C.M. Herrera y A.M. Sánchez-Lafuente, así como la colaboración prestada por éstos y otros integrantes del numeroso “grupo de trabajo del élaboro”. Nuestras continuas conversaciones e intercambios con Carlos M. Herrera sobre variación geográfica de las interacciones

planta-animal han sido una continua fuente de inspiración y han servido para fijar muchas de las ideas que aquí se recogen. Este capítulo se ha visto sensiblemente mejorado por los comentarios y revisiones de Moncho Obeso, Marcelo Aizen y Beatriz Blanco y por la labor editorial de Rodrigo Medel. Las investigaciones con el eléboro recogidas en este capítulo han sido financiadas por los proyectos PB96-0856, BOS2000-1122-C03-02 y 03; BOS2003-03979-C02-02 y CGL2006-02848/BOS, del MEC y/o MCYT español.

CAPÍTULO 7

La escala espacial de las interacciones planta-animal

DANIEL GARCÍA, NATACHA P. CHACOFF, JOSÉ MANUEL HERRERA Y GUILLERMO C. AMICO

7.1. Introducción

La escala espacial es un concepto básico en ecología y se puede definir como la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio (Turner *et al.*, 2001; Wu y Li, 2006). Los ecólogos interesados en las interacciones planta-animal hablamos de granos de polen por centímetro cúbico, de densidades de semillas dispersadas por metro cuadrado, o de dominios vitales de grandes herbívoros de decenas de kilómetros cuadrados. Todos somos conscientes de que distintos elementos ecológicos (granos de polen, semillas, hojas, mariposas, aves dispersantes, unguados ramoneadores, etc.) ocupan extensiones diferentes y que distintos procesos (polinización, herbivoría foliar, depredación de semillas, etc.) tienen distintos radios de acción. Como ha ocurrido en otros campos de la ecología en las últimas décadas (Schneider, 2001; Wu y Li, 2006), existe un creciente interés en saber por qué tanto la forma de los patrones como el funcionamiento de las interacciones planta-animal tienen una escala espacial característica (e.g., Rey, 1995; Schaefer y Messier, 1995; WallisDeVries *et al.*, 1999; Kollmann, 2000; García y Ortiz-Pulido, 2004; Burns, 2004; Leiss y Klinkhamer, 2005). Además de determinar esta escala característica, es importante dilucidar los efectos de escala o la escala-dependencia, es decir, por qué un cambio de escala espacial supone la aparición, la desaparición, el reforzamiento, la dilución o, incluso, la transformación de un determinado proceso de interacción entre plantas y animales. La base mecanicista de los efectos de escala supone que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes a distintas escalas, al estar regulado por distintos factores (Wiens, 1989; Levin, 1992). Por ejemplo, un proceso como el ramoneo por unguados sobre distintos individuos de una especie de planta dentro un mismo rodal o parche de hábitat puede depender básicamente de un mecanismo relacionado con las diferencias entre plantas en cantidad de defensas químicas, siendo el patrón de diferencias sólo evidente dentro del parche, de forma que encontramos tasas de herbivoría similares cuando comparamos plantas en distintos parches. Sin embargo, si los rebaños de unguados que visitan cada parche difieren en tamaño, estructura o patrón de movimiento (es decir, si existe un mecanismo que opera a escala amplia), podríamos encontrar que las plantas difieren en su probabilidad de herbivoría sobre todo cuando se sitúan en parches distintos (e.g., WallisDeVries *et al.*, 1999).

¿Por qué es importante determinar la escala-dependencia de las interacciones planta-animal? En primer lugar, es una herramienta útil para conseguir un ajuste empírico entre patrones y mecanismos. Haciendo el camino en sentido inverso con el ejemplo anterior, un análisis de la probabilidad de herbivoría entre distintas plantas de distintos rodales que nos diga que las diferencias principales aparecen entre individuos del

mismo rodal nos sugiere que los ungulados ramonean en función de “algo” que varía “a escala” de la planta individual, como, por ejemplo, su contenido en metabolitos secundarios. En segundo lugar, identificar la escala de actuación de las interacciones es crucial para entender sus efectos ecológicos. En otras palabras, la capacidad de las interacciones para actuar como moduladores demográficos y comunitarios va a depender en gran medida de su escala espacial. Por ejemplo, un frugívoro capaz de operar a escala fina y seleccionar entre distintos frutos dentro de la misma infrutescencia o la misma planta individual afectará la competencia entre hermanos y los patrones de paternidad dentro de la población de plantas (Sallabanks, 1993; Jordano, 1995). A una escala mayor, la frugivoría selectiva entre plantas individuales dentro de una localidad puede filtrar cuantitativa y cualitativamente el aporte de semillas dispersadas en la población, afectando a su dinámica demográfica y genética (Jordano y Godoy, 2002). Este mismo efecto local puede interpretarse en términos de estructuración comunitaria, cuando los frugívoros intervienen en la dispersión de distintas especies de plantas dentro de la misma localidad (García *et al.*, 2005). A escalas aún mayores, aquellos frugívoros capaces de ejercer su papel a través de distintas unidades de paisaje pueden llegar a moldear las dinámicas de metapoblaciones y los patrones de riqueza regional (Jordano, 1993; Fragoso *et al.*, 2003; Márquez *et al.*, 2004; Burns, 2005).

La escala en que ocurren las interacciones puede también influir en su resultado evolutivo. En este sentido, las fuerzas selectivas impuestas por los animales sobre las plantas estarán fuertemente condicionadas por la manera en que los resultados netos de las interacciones se diluyen o no a merced de la variabilidad espacial y temporal (Fleming, 1992; Jordano, 1993, 1995; Rey, 1995; Herrera, 1998; Levey y Benckman, 1999; Thompson, 2002). Por ejemplo, las aves frugívoras dispersantes generaron un gradiente de selección positiva sobre el tamaño del fruto en el espino albar *Crataegus monogyna*, a juzgar por la relación entre la magnitud de la frugivoría y el tamaño del fruto en distintos árboles dentro de un pequeño rodal forestal en la cordillera Cantábrica (N. España, Martínez *et al.*, 2007). Sin embargo, el efecto del tamaño del fruto sobre la probabilidad de ser consumido por los frugívoros dispersores desapareció cuando consideramos la variabilidad fenotípica de dicha especie a escala de paisaje (Martínez, 2007).

Teniendo en cuenta las anteriores consideraciones, desarrollamos el presente capítulo con el objetivo general de evaluar, desde un punto de vista teórico y metodológico, el papel de la escala espacial a la hora de entender las interacciones planta-animal como procesos ecológicos clave en la generación y mantenimiento de la biodiversidad. Como objetivos concretos nos planteamos:

1. Desarrollar un marco teórico para interpretar la importancia de la escala espacial en la comprensión de las interacciones planta-animal.
2. Mostrar distintas aproximaciones metodológicas para evaluar el resultado de las interacciones planta-animal desde perspectivas pluriescales.
3. Resaltar la importancia de la visión pluriescalar a la hora de determinar la respuesta de las interacciones planta-animal frente a la degradación de los hábitat por causas antrópicas.

7.2. Una aproximación sintética de las interacciones planta-animal y la escala espacial

Un primer paso para entender la importancia de la escala espacial en las interacciones planta-animal es considerar dichas interacciones como filtros demográficos que actúan de forma secuencial a lo largo del ciclo de regeneración de la planta (Herrera *et al.*, 1994; Rey y Alcántara, 2000; García, 2001). Las interacciones con animales determinan distintas probabilidades de transición (entendidas como probabilidad de supervivencia o mortalidad) entre fases consecutivas del ciclo de vida, que se inicia con la etapa de óvulo en la planta madre y acaba con la de adulto reproductor (Figura 7.1). Cada una de las probabilidades de transición determinadas por las interacciones planta-animal, como ocurre con las determinadas por factores abióticos (e.g., la probabilidad de supervivencia de las plántulas frente a la sequía) varían en el espacio de forma particular. Por ejemplo, en muchos sistemas forestales o arbustivos mediterráneos, la probabilidad de sobrevivir a los depredadores postdispersivos suele ser menor bajo la cobertura de arbustos, mientras que la supervivencia de las plántulas frente a los herbívoros ramoneadores y la sequía es mayor en estos puntos (Herrera *et al.*, 1994; Schupp, 1995; Rey y Alcántara, 2000; Rey *et al.*, 2002). Cuando, como en el anterior ejemplo, las distintas probabilidades de transición muestran patrones espaciales diferentes o incluso contrarios, hablamos de que existe desacoplamiento espacial (Schupp y Fuentes, 1995; Jordano y Herrera, 1995) a lo largo del ciclo de regeneración. No obstante, una gran parte de las diferencias en la heterogeneidad espacial de las distintas probabilidades de transición se debe a que dichas probabilidades varían a escalas diferentes, más que al hecho de que estén desacopladas dentro de la misma escala (Kollmann, 2000; García y Houle, 2005; García *et al.*, 2005). Dicho de otro modo, las interacciones que se suceden a lo largo del ciclo de vida de una planta pueden estar determinadas por animales con distintas escalas espaciales de operatividad ecológica. Por ejemplo, es probable que el radio de acción de una babosa herbívora de plántulas no abarque más allá de unas centenas de metros cuadrados, mientras que un ungulado podrá ejercer su papel ramoneador sobre decenas de kilómetros cuadrados. La escala característica de cada tipo de interactante ha de depender de su tamaño corporal, de su capacidad de movimiento, del tamaño promedio de su área de aprovisionamiento y de la extensión espacial de sus poblaciones y metapoblaciones (Kotliar y Wiens, 1990; Wiens *et al.*, 1993; Holland *et al.*, 2005; Van de Koppel *et al.*, 2005). Podemos considerar que cada tipo de organismo interactuante tiene, en función de sus rasgos de movilidad y ciclo vital, una escala perceptual específica, un rango de extensiones espaciales donde el organismo es capaz de detectar y hacer frente a la heterogeneidad ambiental (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Holland *et al.*, 2004; Manning *et al.*, 2004). El grado de ajuste entre la escala perceptual del animal interactuante y la escala(s) de heterogeneidad espacial de la planta recurso determinará finalmente la escala espacial de operatividad, o escala funcional, de las interacciones planta-animal (Thies *et al.*, 2003; Tschardtke y Brandl, 2004). Por lo tanto, el segundo paso para entender los efectos de escala en las interacciones es enfrentar la jerarquía demográfica, establecida por las diferencias en importancia demográfica de distintas interacciones a lo largo del ciclo de vida de la planta, a una jerarquía de escala funcional, que represente los gradientes de extensión espacial sobre los que es más frecuente encontrar operativa cada interacción (Figura 7.1). La pregunta que po-

demos plantearnos en este punto es ¿hasta qué punto el comportamiento de ese espacio integrador, definido por jerarquías demográfica y funcional, determina la estructura espacial final de las poblaciones y comunidades vegetales?

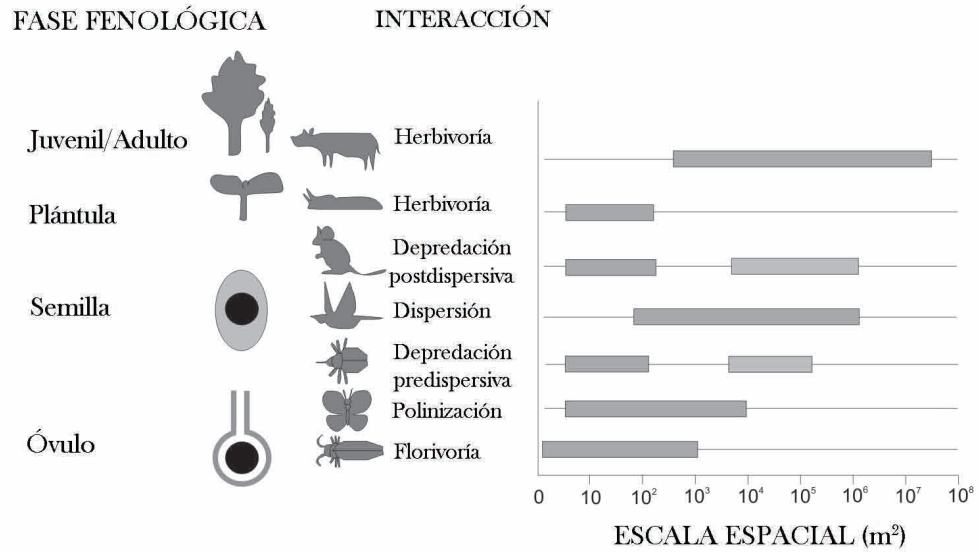


Figura 7.1. Escala espacial de las interacciones de una misma especie de planta con distintos animales, y que se suceden como filtros demográficos a lo largo de distintas fases del ciclo de regeneración natural de la planta. Se representa, con trazo grueso, el radio de acción espacial de cada interactuante (continuo o discontinuo) a lo largo de un gradiente progresivo de extensión espacial (trazo fino).

Para entender los efectos de las diferencias espaciales entre fases demográficas a lo largo del ciclo de regeneración debemos establecer primero las consecuencias del desacoplamiento espacial antes mencionado. El grado de disparidad espacial entre la abundancia de propágulos y las probabilidades de transición a lo largo del ciclo de regeneración de una planta influye, en primer lugar, en la cantidad neta de propágulos que se incorporan a la población de la planta (Schupp y Fuentes, 1995; Jordano y Herrera, 1995). Por ejemplo, es esperable un reclutamiento más intenso si la mayoría de las semillas son dispersadas a aquellos micrositios donde no actúan los depredadores, donde germinan mejor las semillas, donde sobreviven mejor las plántulas frente a la sequía, etc. (e.g., Wenny, 2000; García, 2001). En segundo lugar, el acoplamiento entre fases refuerza progresivamente los patrones espaciales de la población de la planta, determinando un reclutamiento concordante en el espacio con la distribución de las semillas o, incluso, de los adultos (Schupp y Fuentes, 1995; Jordano y Herrera, 1995; García *et al.*, 2005). Dicho de otro modo, es esperable encontrar más plántulas y juveniles reclutados en los puntos que reciben más semillas, si dichos puntos son también aquellos que permiten una mayor supervivencia postdispersiva y un mayor establecimiento (e.g., Houle, 1992; Jordano y Herrera, 1995; García *et al.*, 2005).

El resultado demográfico del acoplamiento/desacoplamiento espacial entre la abundancia de propágulos y las probabilidades de transición generadas por distintas interacciones planta-animal puede ser interpretado también a la luz de los efectos de escala. En este sentido, la concordancia espacial entre semillas y reclutas, o incluso entre plantas adultas y sus descendientes, dependerá en gran medida de las diferencias en la escala de operatividad de los distintos filtros demográficos (García *et al.*, 2005, ver García y Ehrlén, este volumen, Figura 7.2). Así, partiendo de un patrón dado de distri-

bución espacial de abundancia de propágulos de la planta en una fase demográfica (e.g., semillas dispersadas), podemos esperar distintos resultados demográficos de una misma interacción planta-animal, entendida como probabilidad de transición (e.g., probabilidad de supervivencia frente a depredadores postdispersivos), que opere a distintas escalas espaciales (Figura 7.2). Cuando la interacción opera a una escala espacial mayor, el filtro demográfico se distribuye, comparativamente a la distribución de propágulos, de forma casi homogénea y genera una distribución de propágulos en la siguiente fase (e.g., semillas supervivientes en condiciones de germinar) en gran medida concordante con la inicial, pero con cierta variación espacial a la escala amplia. Cuando la interacción opera a la misma escala y genera una probabilidad de transición acoplada a la distribución de propágulos, obtenemos una distribución final concordante, que varía a la misma escala y que potencia un mayor reclutamiento neto. Pero si la probabilidad de transición está desacoplada y opera a la misma escala, el resultado será un reclutamiento escaso, con una distribución final discordante y que, paradójicamente, varía primordialmente a una escala espacial menor. Finalmente, el producto de una probabilidad que opere a escala fina será una distribución relativamente discordante y pluriescalar, con la variación espacial repartida entre la escala original y la pequeña escala impuesta por el filtro demográfico. Como vemos, las transiciones demográficas imponen modificaciones en el reparto de variación espacial de la plantilla de propágulos a distintas escalas espaciales.

Dentro de esta visión del conjunto de interacciones planta-animal que generan un filtro demográfico, los mutualismos de polinización y dispersión merecen atención especial puesto que su efecto espacial es doble. En primer lugar, estas interacciones determinan, como ya hemos expuesto, una probabilidad de transición que puede ser heterogénea en el espacio. En este caso, el resultado de la interacción, la fertilización de un óvulo o la dispersión de una semilla, equivale en términos generales a una transición

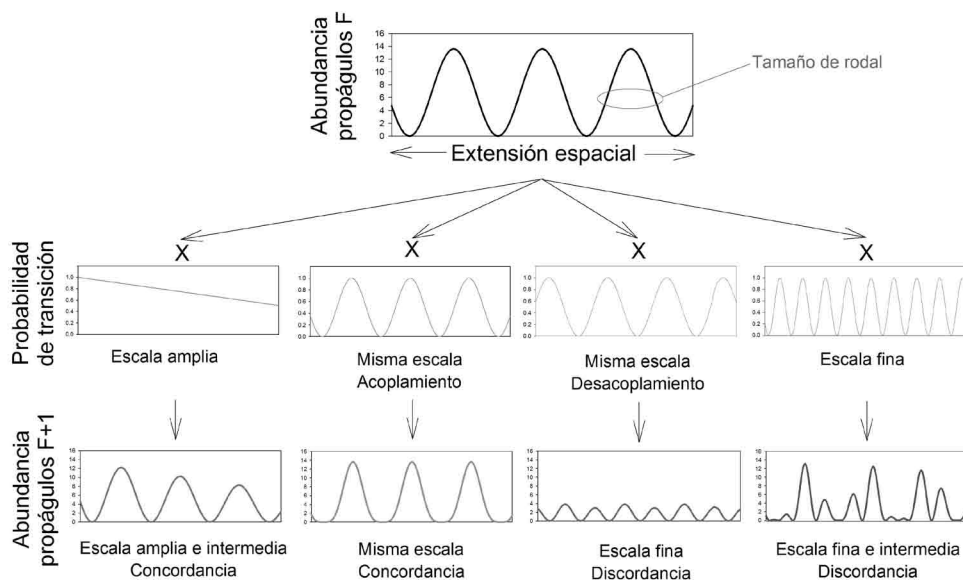


Figura 7.2. Efecto demográfico de una interacción planta-animal, representada como una probabilidad de transición (supervivencia), en función de su estructura y escala espacial, a lo largo de una extensión espacial unidimensional. El producto de la abundancia de propágulos en una fase dada (F; e.g., semillas dispersadas) por distintas distribuciones de una probabilidad de transición dada (e.g., supervivencia frente a depredadores postdispersivos) genera distintas estructuras en la abundancia de propágulos en la fase siguiente (F+1; semillas sobrevivientes en condiciones de germinar). Las distribuciones de la probabilidad de transición se diferencian entre sí en función de su escala relativa y en el grado de similitud espacial, en términos de acoplamiento/desacoplamiento, con la abundancia de propágulos en F. De forma similar, las distribuciones espaciales de la abundancia de propágulos en F+1 se diferencian entre sí en función de su escala y en el grado de concordancia/discordancia con la distribución en F.

tipo “supervivencia”, y no “mortalidad”, como ocurriría en una interacción antagónica (depredación de una semilla, consumo de una plántula, etc.). En segundo lugar, tanto polinización como dispersión de semillas implican además eventos de movilidad rápida de la planta (genes en la polinización, individuos completos en dispersión), que contribuyen de forma desproporcionada a cambiar la estructura espacial de la población vegetal. Imaginemos, en dos ejemplos extremos, una especie de planta cuyas semillas son dispersadas en su mayor parte fuera de la extensión espacial cubierta por la población de adultos establecidos, en eventos de dispersión a larga distancia (e.g., por grandes ungulados como los tapires, Fragoso 1997, 2003), y otra especie cuyas semillas son dispersadas a cortas distancias, dentro de la extensión de la población, pero concentradas en un pequeño rodal (e.g., en la base del dormidero comunitario de murciélagos frugívoros, Schupp *et al.*, 2002, o en una despensa de agutí, Silvius y Fragoso, 2003). En este caso, la interacción con los frugívoros dispersantes impondría claramente un cambio de escala en la estructura espacial de la población (al menos en la fase de semilla), ampliando la escala en la primera especie y reduciéndola en la segunda.

¿Existe una aproximación para abarcar de forma sintética el comportamiento espacial de las interacciones planta-animal, teniendo en cuenta las particularidades anteriores? Tal y como se plantea en términos generales para las interacciones tróficas entre organismos (Van de Koppel *et al.*, 2005), pensamos que es necesario un enfoque basado en las relaciones espaciales entre recursos y consumidores que represente, en primer lugar, la estructura espacial de recurso e interactuante, y, más importante, que exprese el “rastreo del recurso” o grado de ajuste entre la abundancia de recursos proporcionados por las plantas (flores, semillas, hojas, ..., incluso individuos adultos enteros) y la magnitud de interacción con los animales (medida como abundancia de interactuantes, tasas de consumo, resultados en términos reproductivos, etc.) a distintas escalas espaciales. Es esperable que cuanto mayor sea el grado de ajuste espacio-temporal entre las abundancias de organismos consumidores y organismos recurso, más nítidos serán los efectos ecológicos y evolutivos recíprocos (Fleming, 1992; Rey, 1995; Herrera, 1998; Levey y Benckman, 1999; Fauchald *et al.*, 2000; Van de Koppel *et al.*, 2005). Desde la perspectiva del rastreo de los recursos es importante resaltar, finalmente, un aspecto idiosincrásico adicional. El comportamiento espacial de las interacciones planta-animal deriva en gran medida de la respuesta de un interactuante móvil a un recurso sésil y que suele mostrar una distribución espacial agregada, jerárquica y anidada (Kotliar y Wiens, 1990; Inouye, 1999; García y Ortiz-Pulido, 2004). Dicho de otro modo, el animal se encuentra frecuentemente con recursos agregados, que se organizan dentro de agregados mayores (Figura 7.3). Por ejemplo, un frugívoro se encuentra con frutos agregados dentro de infrutescencias, que se agrupan dentro de plantas individuales, que se agrupan en rodales locales (e.g., sectores del hábitat con determinadas condiciones topográficas), que aparecen distribuidos a lo largo del paisaje (e.g., cuencas fluviales en un mismo valle). Estos niveles de heterogeneidad estructural representan, de forma implícita, distintas escalas espaciales a lo largo de un gradiente de extensión donde es presumible que la interacción opere preferentemente.

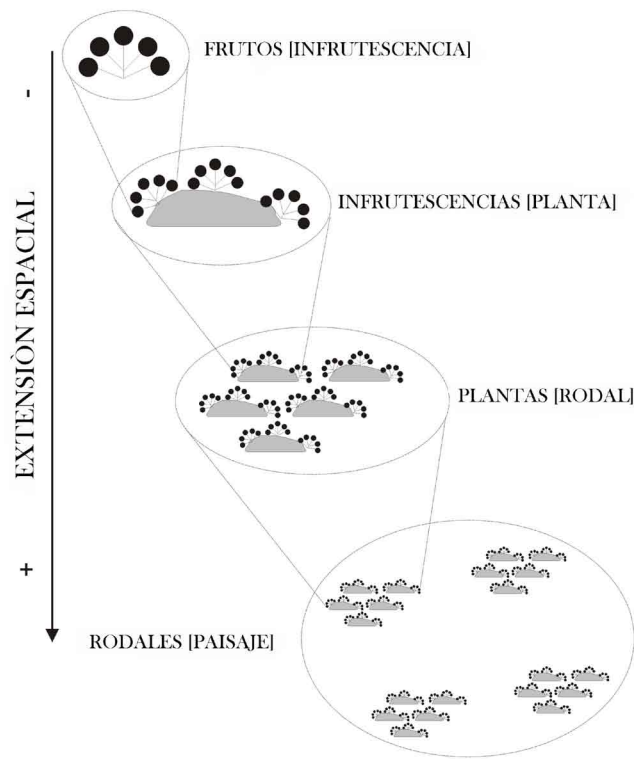


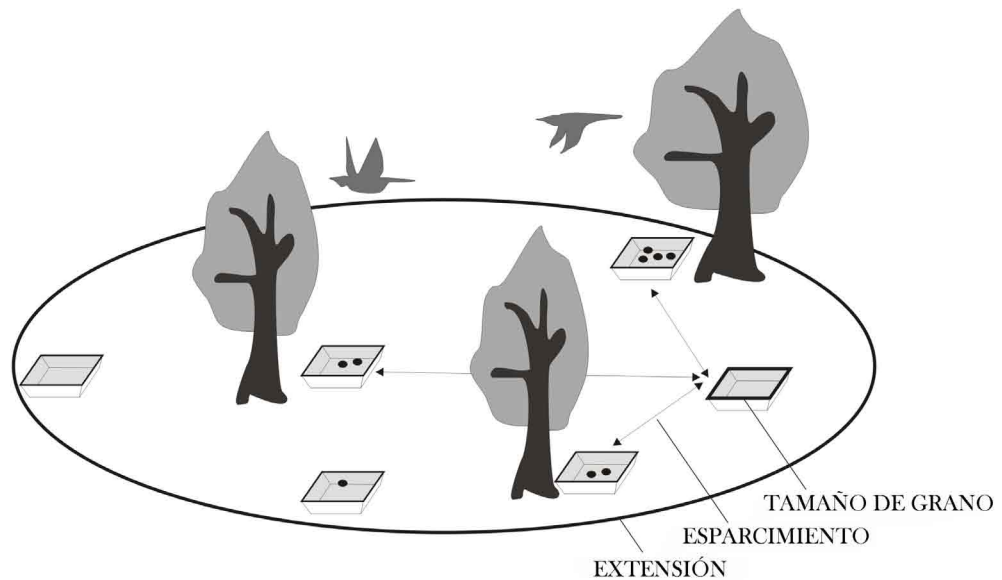
Figura 7.3. Estructura espacial jerárquica anidada del recurso vegetal. Un frugívoro consumidor de frutos ha de hacer frente a distintos niveles de agregación en el recurso frutos a lo largo de distintos niveles de heterogeneidad estructural (frutos, infrutescencias, plantas individuales, rodales, paisaje) que se ordenan sobre un gradiente de extensión espacial.

7.3. Una visión metodológica de la escala-dependencia de las interacciones planta-animal

En esta sección vamos a profundizar en el modo de evaluar la capacidad de rastreo del recurso planta por parte de los animales interactuantes a distintas escalas espaciales. Antes de comenzar a describir distintos procedimientos, repasaremos algunos conceptos básicos relacionados con la escala espacial desde un punto de vista metodológico. Para evaluar la importancia de la escala espacial en el análisis de las interacciones necesitamos descomponer el concepto de escala en tres dimensiones (Dungan *et al.*, 2002), ecológica, de muestreo y analítica. La escala ecológica representa, como antes expusimos, la dimensión real de los fenómenos ecológicos. Los ecólogos inferimos esta escala a través del muestreo y el posterior análisis. La escala de muestreo hace referencia a la extensión del área de observación y a las características espaciales de las unidades de muestreo. Por ejemplo, el área cubierta por una trampa para recolectar semillas dispersadas por aves frugívoras, o la disposición de esas trampas en una retícula mayor (Figura 7.4). La escala analítica refleja las características espaciales de las unidades de muestreo en términos de análisis, por ejemplo, cómo se distribuye la varianza de la abundancia de semillas dispersadas a lo largo de esas unidades de muestreo. Tanto la escala de muestreo como la analítica pueden definirse en términos de grano, la unidad mínima de resolución espacial que utilizamos en un estudio (Figura 7.4), extensión, la dimensión espacial máxima cubierta por el muestreo, y espaciamiento, la dimensión de la separación espacial entre una muestra y otra. Como expondremos posteriormente,

el tamaño de grano puede hacer referencia a una dimensión espacial explícita, pero también a un nivel de heterogeneidad estructural con una dimensión implícita, como puede ser una planta individual dentro de un rodal local (extensión, Figura 7.3). Nuestra capacidad de inferencia dependerá en gran medida de cómo las escalas de muestreo y análisis se ajustan a la escala real del fenómeno ecológico. Dedicaremos el resto de este bloque a exponer, a través de diversos casos de estudio, distintas aproximaciones para evaluar el rastreo de recursos por los animales mediante enfoques pluriescales, utilizando siempre como sistema focal la interacción entre plantas productoras de fruto carnoso y aves frugívoras dispersantes.

Figura 7.4. Parámetros que definen la escala espacial en un estudio de distribución de semillas en la dispersión. El tamaño de grano representa la dimensión espacial de la unidad de muestreo (trampa de semillas), mientras que la extensión es la suma espacial de todas las unidades de muestreo, o bien una superficie cubierta a grandes rasgos por la disposición de todas las unidades. El espaciamiento representa la distancia, regular o irregular, de separación entre puntos de muestreo.



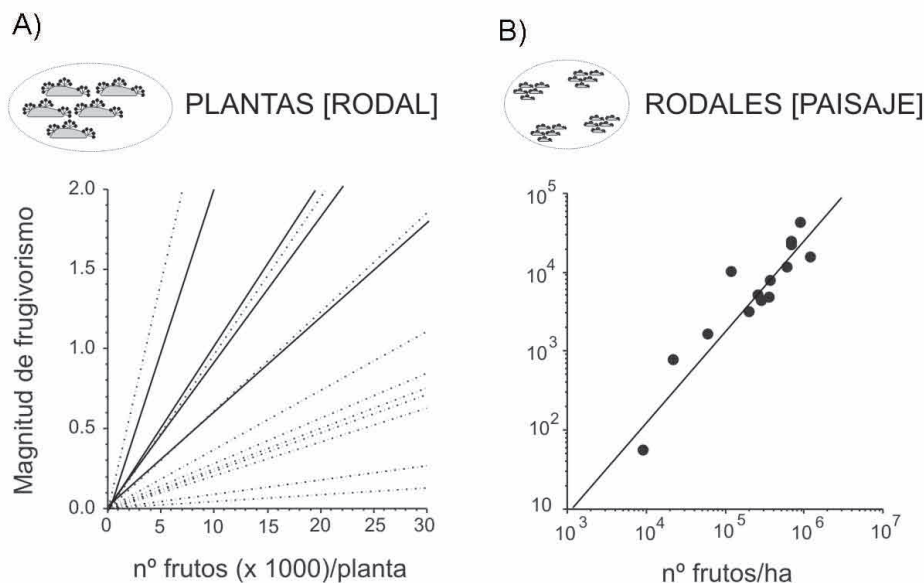
7.4. Trabajando con niveles de heterogeneidad estructural: Enebros y mirlos capiblanco en las montañas mediterráneas

El enebro común *Juniperus communis* es una gimnosperma dominante en formaciones maduras de matorral de la alta montaña en las Sierras Béticas (SE España). Cada otoño produce grandes cosechas de conos carnosos consumidos por zorzales migradores, principalmente el mirlo capiblanco *Turdus torquatus*, que dispersan las semillas en sus excrementos (Jordano, 1993). Para evaluar si la magnitud de la interacción con los frugívoros dispersores respondía positivamente a la abundancia de frutos a distintas escalas espaciales, medimos ambas variables en una treintena de plantas de un total de 14 rodales de enebreal distribuidos sobre distintas laderas de varias Sierras (ver detalles metodológicos en García *et al.*, 2001; García y Ortiz-Pulido, 2004). Nuestras escalas de muestreo fueron por lo tanto los niveles estructurales de plantas dentro de rodal y de rodales dentro de paisaje (para diseños similares con otras interacciones ver e.g., WallisDeVries *et al.*, 1999; Inouye, 1999, 2005; Rabasa *et al.*, 2005). Para transformar las unidades de muestreo de la planta individual al rodal local, se consideró el promedio de todas las plantas de cada rodal para ambas variables, además de la cobertura relativa de

plantas fructificantes en cada rodal de estudio. De esta manera, se consideró el efecto de las diferencias locales en abundancia de plantas a la hora de evaluar la variación regional en cantidad de recurso (García y Ortiz-Pulido 2004). Los resultados mostraron que el rastreo de recursos a escala fina era raro, y tan sólo en algunos rodales las plantas con más frutos soportaban una mayor intensidad de interacción (Figura 7.5A). Sin embargo, las aves parecieron capaces de rastrear, de forma muy ajustada, la abundancia de frutos a escala de paisaje, de forma que en aquellos rodales con mayor densidad de frutos, la mayoría de las plantas eran muy visitadas por los frugívoros (Figura 7.5B). Este caso nos muestra que el patrón de ajuste planta-frugívoro se diluye al descender a lo largo de la jerarquía de escalas espaciales. ¿A qué se debe la pérdida de efecto de la abundancia de frutos a escala fina? Probablemente se debe a que, dentro de cada rodal, la magnitud de interacción estuvo más determinada por las características del entorno inmediato de las plantas individuales que por su tamaño de cosecha. En concreto, en varios rodales encontramos un efecto positivo de la abundancia de posaderos de vigilancia (como rocas prominentes) y de la abundancia de frutos de otras especies leñosas (como el agracejo *Berberis vulgaris*) en un radio de 25 m alrededor de la planta focal (García *et al.*, 2001; ver también Fuentes *et al.*, 2001, para efectos del entorno en la composición del gremio de frugívoros). Estos resultados animan a considerar el peso de la estructura del hábitat y vecindad ecológica (presencia de otros organismos interactores en el entorno inmediato de los organismos focales, Carlo *et al.*, 2007) en el comportamiento de los frugívoros como un factor generador de desajustes entre plantas recurso y animales interactuantes a lo largo de los gradientes de escala espacial.

El anterior diseño pluriescalar, como otros trabajos con objetivos parecidos pero que consideran el espacio de forma explícita (e.g., Saracco *et al.*, 2004; Leiss y Klinkhamer, 2005), está sometido a una limitación analítica derivada de las diferencias de tamaño de muestreo entre escalas. Conforme se asciende en el gradiente de escalas suele reducirse considerablemente el tamaño de muestreo, por razones logísticas (es más complicado

Figura 7.5. Relación entre la abundancia de frutos de *Juniperus communis* y la magnitud de interacción con las aves frugívoras dispersoras (*Turdus torquatus*) en las Sierras Béticas (S España), considerando distintas escalas espaciales (modificado de García y Ortiz-Pulido 2004). (A) Frugivoría en distintas plantas respecto al tamaño de cosecha de cada planta, para distintos rodales (cada línea representa el ajuste de regresión de cada rodal, indicándose en trazo continuo cuando el ajuste es $P < 0.05$). (B) Frugivoría respecto a la abundancia local de frutos (regresión lineal, $P < 0.001$). Cada punto representa un rodal. La magnitud de la frugivoría se estimó a partir del recuento de excrementos de aves dispersantes bajo el dosel y en el entorno inmediato de las plantas focales.



muestrear rodales completos que plantas dentro de rodal) o de procedimiento (la extensión de muestreo es finita, y cuanto más aproximamos la dimensión del grano de muestreo a la extensión total de estudio menos muestras diferentes tendremos disponibles para estimar la variación, Fortin y Dale, 2005; Wu y Li, 2006). En términos analíticos, la reducción del tamaño de muestreo con la escala aumenta la probabilidad de cometer error de tipo II, al dejar de detectarse estadísticamente efectos que son realmente significativos. Por tanto, este tipo de diseños y análisis puede hacer que el ajuste entre plantas e interactuantes sea “menos verificable” conforme ampliamos la escala espacial.

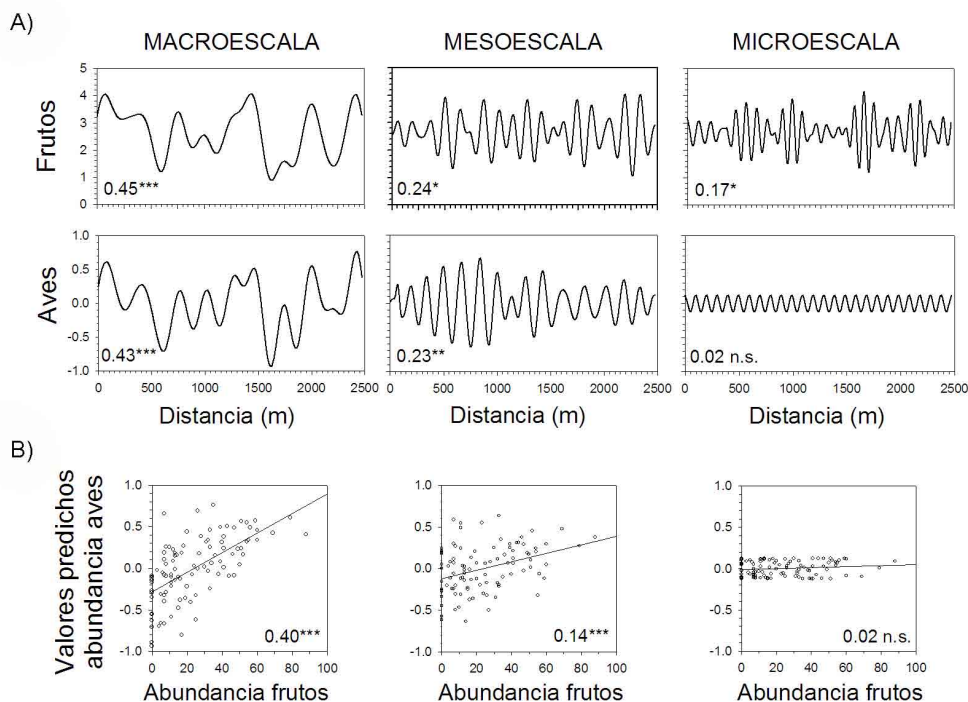
7.5. Trabajando con el espacio de forma explícita: árboles ornitócoros y aves frugívoras en bosques cantábricos

Para comprobar la covariación entre la abundancia de frutos carnosos y la magnitud de interacción con las aves a distintas escalas espaciales, hemos recurrido al denominado Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Vecinos (ACPMV, Borcard y Legendre, 2002; Borcard *et al.*, 2004; García, 2008). Este método permite desglosar la variación espacial de una variable respuesta (en nuestro caso la magnitud de interacción) a distintas escalas espaciales, y relacionarla posteriormente con una variable predictora (la abundancia de frutos), manteniendo en todo momento la misma potencia estadística. El procedimiento comienza por establecer, para un marco espacial de muestreo dado (e.g., un transecto lineal o una retícula de puntos equidistantes), una serie de vectores de coordenadas principales, a modo de vectores propios (eigenvectors) extraídos, mediante un método de ordenación, de una matriz de distancias euclidianas truncadas entre los puntos de muestreo (Borcard y Legendre, 2002). Estos vectores representan todas las posibles estructuras espaciales periódicas que podemos establecer a partir de nuestro conjunto espacialmente explícito de puntos de muestreo. Cuando, mediante un análisis de regresión múltiple, contrastamos los vectores frente a un parámetro respuesta medido sobre el marco de muestreo, éstos actúan como “plantillas” espaciales capaces de recoger, a distintas escalas, la variabilidad de dicho parámetro respuesta, y generar una serie de valores predichos que representarían la variación del parámetro respuesta exclusivamente a una escala espacial concreta.

Hemos aplicado este método de análisis a los datos de abundancia de frutos y aves frugívoras obtenidos sobre un transecto de 2.500 m que recorría una sucesión de bosques secundarios y pastizales de un área montana de la cordillera Cantábrica (Sierra de Peña Mayor, N España). Estos bosques montanos están dominados por árboles productores de frutos carnosos (principalmente acebo *Ilex aquifolium*, espino albar *Crataegus monogyna* y tejo *Taxus baccata*), que en otoño e invierno son consumidos por hasta seis especies de zorzales residentes y migradores (*Turdus* sp.). El ACPMV sobre el transecto, dividido en 100 unidades equidistantes de 25 m, proporcionó 67 vectores de coordenadas principales que fueron clasificados equitativamente para generar tres submodelos espaciales a macro-, meso- y microescala. Estos submodelos explicaron casi el 90% de la varianza espacial predecible en la abundancia de frutos y cerca del 70% en la abundancia de aves frugívoras, y mostraron que la estructura espacial de estos parámetros se hace menos predecible conforme vamos reduciendo la escala de observación (Figura 7.6A). La representación de los valores predichos por los distintos submodelos

espaciales en las distintas unidades de muestreo a lo largo del transecto nos describe el tamaño de los agregados espaciales y su estructura anidada, en ambas variables. Por ejemplo, en la representación a macroescala, se distinguen tres grandes rodales de unos 400-500 m de radio, dentro de cada uno de los cuales aparecen varios rodales de unos 100 m de radio (Figura 7.6A). Para evaluar el rastreo de recursos a distintas escalas espaciales relacionamos, mediante modelos de regresión simple, los valores predichos de la abundancia de aves a las distintas escalas espaciales, con los valores brutos de la abundancia de frutos. Estos análisis muestran un ajuste positivo entre ambas variables, el que va perdiendo fuerza conforme vamos descendiendo en la jerarquía de escalas (Figura 7.6B). Como ocurría en el caso anterior, las aves frugívoras realizan un evidente rastreo a escala de paisaje, aumentando su actividad en aquellos grandes rodales forestales con más frutos, pero cuando consideramos una escala fina, más aproximada a la extensión y el entorno inmediato de la planta individual, su abundancia se hace cada vez más impredecible por parte de la cosecha de frutos. No obstante, podemos considerar que el patrón mantiene su estructura al menos en las dos escalas espaciales más amplias, macro- y mesoescala. Esta constancia pluriescalar parece explicada por un esquema de movimiento jerárquico por parte de los zorzales, capaces de realizar, en primera instancia, desplazamientos largos en grandes bandos, y a cierta altura por encima del dosel forestal, para seleccionar los rodales paisajísticos, y, una vez dentro de los rodales, desplazamientos individuales o en pequeños grupos, en trayectos cortos y a la altura del dosel forestal, mediante los que accederían a rodales con pequeños grupos de árboles con abundantes frutos.

Figura 7.6. (A) Desglose de varianza espacial de la abundancia de aves frugívoras y la abundancia de frutos carnosos, a distintas escalas, sobre un transecto de 2.500 m dividido en 100 unidades de muestreo, en bosques secundarios montanos de la cordillera Cantábrica en otoño-invierno de 2004-2005. Se representan, a distintas escalas, los valores predichos por submodelos espaciales generados mediante ACPMV (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste de regresión de cada submodelo; n.s. $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$). (B) Ajuste de regresión de los valores predichos de abundancia de aves de cada submodelo a diferentes escalas espaciales frente a la abundancia de frutos (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$). Cada punto representa una unidad de muestreo en el transecto.



7.6. Rastreo de recursos y estructura del hábitat: arbustos ornitócoros y aves dispersoras en bosques templados patagónicos

Utilizando un método analítico similar al del apartado anterior, evaluamos el ajuste de la abundancia de aves frugívoras a distintas escalas espaciales con la abundancia de frutos carnosos y la estructura del hábitat en un sistema forestal algo más complejo que el anterior. Se trata de un área de bosque templado patagónico (Bosque de Llao-Llao, Río Negro, Argentina), donde el dosel arbóreo está compuesto por coihue *Nothofagus dombeii* y ciprés *Austrocedrus chilensis* y las plantas productoras de fruto carnoso son arbustos (principalmente maqui *Aristotelia chilensis* y laura *Schinus patagonicus*) que forman, junto con otras especie arbustivas y la caña *Chusquea culeou*, un denso sotobosque de 4-8 m de altura. Los frutos son consumidos por dos passeriformes, que ejercen de dispersores de semillas, el migrador fío-fío *Elaenia albiceps* y el residente zorzal magallánico *Turdus falcklandii* (Amico y Aizen 2005). En este caso, cuantificamos la abundancia de frutos y aves frugívoras, así como las coberturas arbórea y arbustiva y la abundancia de ramas caídas, sobre un transecto de 1.500 m dividido en 75 unidades contiguas de 20 m. Un ACPMV generó submodelos espaciales a macro, meso y microescala que recogieron cerca del 60% de la variación espacial de la abundancia de frutos y de la abundancia de aves frugívoras (Figura 7.7A). También esta vez el submodelo a macroescala acaparó siempre más varianza espacial, pero de forma más repartida entre macro y mesoescala que en el muestreo de la Cordillera Cantábrica (ver Figura 7.6). Relacionamos, mediante modelos de regresión múltiple, los valores predichos de abundancia de aves frugívoras a distintas escalas (variables respuesta) con, simultáneamente, la abundancia de frutos, la cobertura arbórea, la cobertura arbustiva y la abundancia de ramas caídas (variables predictoras). La respuesta positiva de la abundancia de aves a la abundancia de frutos sólo emergió a mesoescala, puesto que a macroescala la abundancia de aves dependió más de la cobertura arbórea (las aves fueron más abundantes en sectores de bosque denso) que de la abundancia de frutos (que tiene, no obstante, un papel marginal, Figura 7.7B). En resumen, este análisis espacialmente explícito muestra también un rastreo de recurso escala-dependiente en la interacción planta-frugívoro, y, además, corrobora el papel de la estructura del hábitat como factor de desajuste espacial entre la planta y el animal a escala de paisaje. Como se planteó en la introducción, y suponiendo que la abundancia de aves sea un buen indicador de la magnitud de interacción, un mismo proceso (frugivoría) sería capaz de generar distintos patrones (presencia/ausencia de rastreo de recurso) a distintas escalas espaciales, al estar controlado por distintos mecanismos (respuesta a la abundancia de recurso versus efectos estructurales).

7.7. Distinguiendo los patrones acumulados mediante grano y extensión: espinos y zorzales en la cordillera Cantábrica

A lo largo de los anteriores casos de estudio, hemos podido comprobar cómo el papel de la abundancia de recurso como factor regulador de la magnitud de interacción sólo se hace patente sobre ciertas escalas concretas, desapareciendo en otras por los efectos de la estructura del hábitat, generando lo que puede denominarse una situación de discordancia entre escalas en el patrón de interacción (Figura 7.8A). Pero también hemos visto cómo dicho papel podía mantenerse a lo largo de un sector más o menos amplio

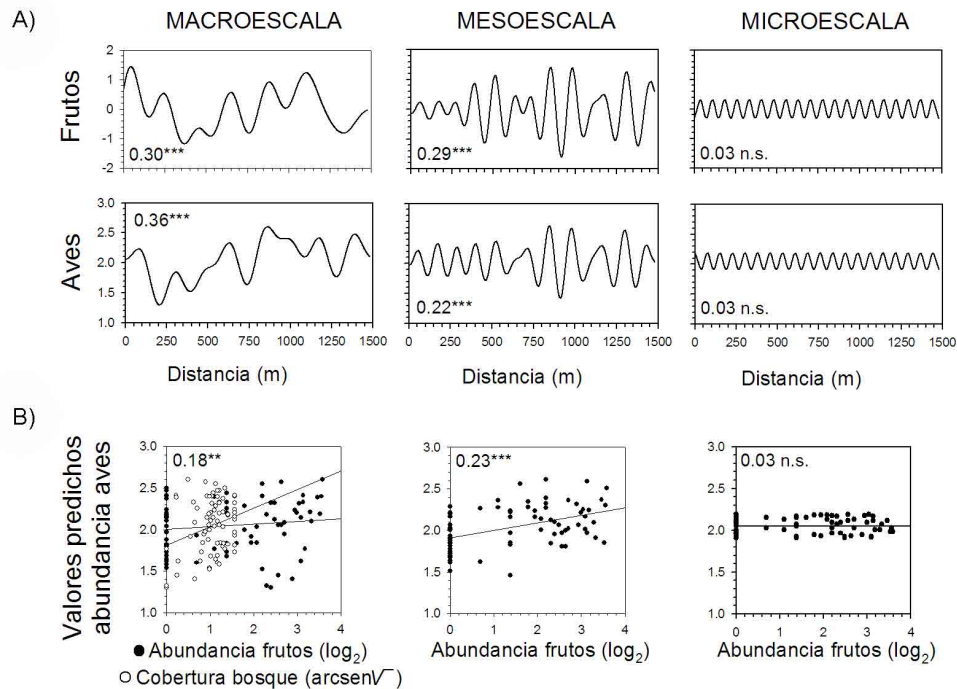
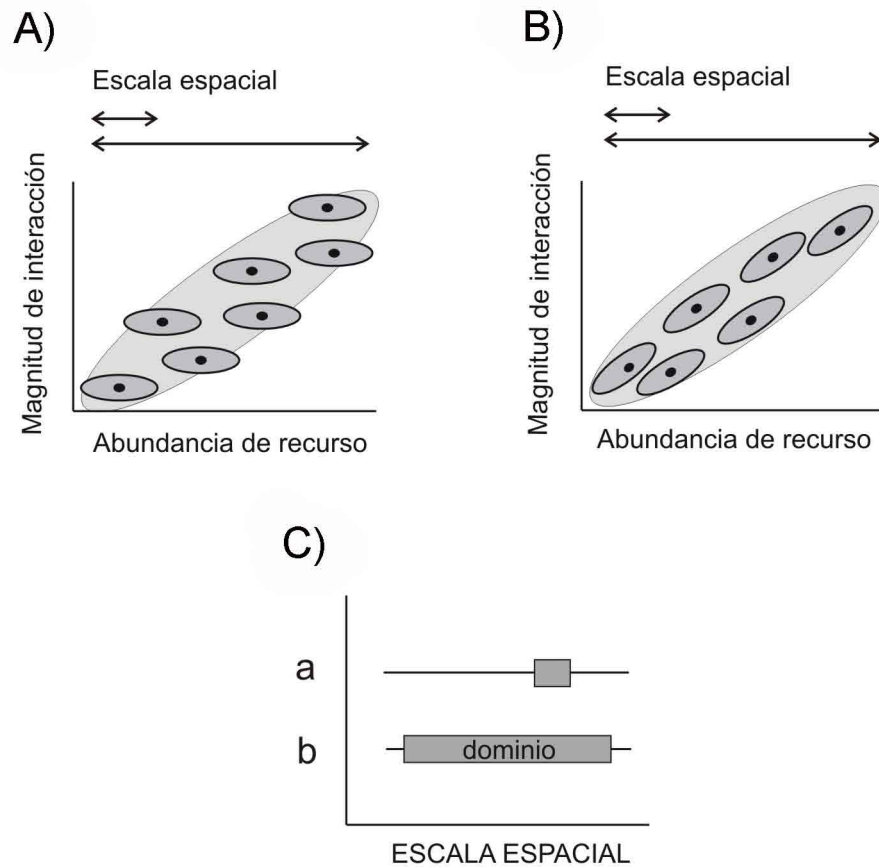


Figura 7.7. (A) Desglose de varianza espacial de la abundancia de aves frugívoras y la abundancia de frutos carnosos, a distintas escalas, sobre un transecto de 1.500 m dividido en 75 unidades de muestreo, en un bosque templado patagónico en verano de 2005. Se representan los valores predichos, a distintas escalas, por submodelos espaciales generados mediante ACPMV (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste de regresión de cada submodelo; n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$). (B) Ajuste de regresión múltiple de los valores predichos de abundancia de aves de cada submodelo a diferentes escalas espaciales frente a la abundancia de frutos, la cobertura arbórea, la cobertura arbustiva y la abundancia de ramas caídas (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste global y se representan las variables predictoras; n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$). Cada punto representa una unidad de muestreo en el transecto.

del gradiente potencial de escalas espaciales, en una situación de concordancia (Figura 7.8B). En este caso, podríamos considerar que ese sector del gradiente de escalas es un dominio de escala (sensu Wiens, 1989; ver también Schaefer y Messier, 1995 para herbívoros ramoneadores), o una región dentro del espectro de escalas donde el patrón ecológico permanece constante e independiente de los cambios de escala que se realicen (Figura 7.8C). A la hora de explicar los mecanismos que subyacen al dominio de escala, en el caso de los frugívoros que ajustaban su actividad a la abundancia de frutos carnosos, hemos considerado un punto de vista jerárquico, con el rastreo a escala superior condicionado por un tipo de movimiento de aprovisionamiento, frente al rastreo a escala inferior determinado por una respuesta de aprovisionamiento diferente. Es decir, hemos inferido que el patrón de rastreo estaba generado por unos mecanismos que, aunque respondían a un denominador común (la respuesta a la abundancia de recurso), tenían, en cierto modo, funcionamientos idiosincrásicos propios de cada escala espacial. Sin embargo, también podríamos plantearnos que si un animal interactuante es capaz de responder positivamente a la abundancia de recursos a escala fina, por ejemplo, la de la planta individual, sería esperable encontrar mayor concentración de interactuantes, y mayor magnitud de interacción promedio, en aquellos sectores del paisaje donde hay una mayor abundancia o cobertura de plantas. En este caso, encontraríamos un ajuste recurso-interactuante a escala superior que está explicado principalmente por un mecanismo que opera a escala inferior, y podríamos considerar que la concordancia entre escalas se deriva de una acumulación progresiva de patrones a lo largo del gradiente espacial (Wu y Loucks, 1995; Fauchald *et al.*, 2000; García y Ortiz-Pulido, 2004; Herrera y García, 2008).

Figura 7.8. Representación teórica de la respuesta lineal de la magnitud de una interacción planta-animal a la abundancia de recurso ofrecido por las plantas, a dos escalas espaciales (modificado de García y Ortiz-Pulido 2004, Herrera y García 2008). Las elipses representan las nubes de puntos sobre los que se establece un ajuste lineal, correspondiendo las oscuras a la escala fina y las claras a la escala amplia (determinadas por la posición de los puntos negros, que representan los valores promedio de cada uno de los niveles de la escala fina). En (A) se representa un fenómeno de discordancia entre escalas, con la aparición de un patrón de respuesta positiva a escala amplia a pesar de no existir dicho patrón a escala fina. En (B) se representa una situación de concordancia entre escalas, con un patrón de respuesta positiva que se traslada de una escala a otra y que puede venir motivado en gran parte por una acumulación de patrones desde la escala inferior a la superior. En (C) se representa el dominio de escalas (modificado de Wiens 1989) cubierto por el patrón de respuesta positiva de la interacción a la abundancia de recurso, en los casos (A) y (B).



Para tratar de identificar la aparición de estos patrones acumulativos en las tendencias pluriescales de las interacciones planta-animal, desarrollaremos una aproximación basada en un sencillo juego de cambio de grano y extensión en el proceso de escalamiento (Herrera y García 2008). Esta vez el sistema focal será la interacción entre el espino albar (*Crataegus monogyna*), una especie ornitócora del bosque secundario cantábrico, y sus frugívoros dispersores de semillas (6 especies de aves del género *Turdus*). El marco de muestreo comprendió 58 árboles distribuidos a lo largo de una superficie de unas 30 ha en la Sierra de Peña Mayor (Asturias, España). En cada árbol se estimó la magnitud de interacción con los zorzales dispersantes a lo largo del período de dispersión de semillas, así como su tamaño de cosecha y la disponibilidad de frutos maduros en todos los árboles de frutos carnoso en un área circular de radio 10 m alrededor de cada árbol focal (Figura 7.9). El estudio se desarrolló durante el otoño-invierno de 2005, un año donde *C. monogyna* fue prácticamente la única especie que produjo cosechas importantes de frutos carnosos en los bosques estudiados. Para realizar un análisis pluriescalar seleccionamos 12 de estos árboles y calculamos para ellos la disponibilidad de frutos en un área circular de 50 m de radio a su alrededor, a partir de los muestreos sobre el total de árboles (Figura 7.9). Esto nos permitió establecer 12 sectores de paisaje espacialmente independientes (no sobrepuestos) que extendían la escala de observación a partir de los árboles focales.

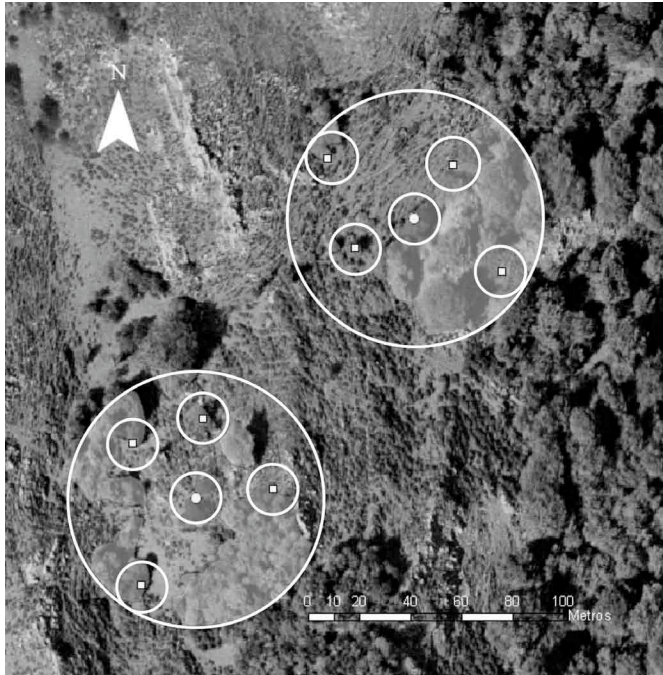


Figura 7.9. Diseño de muestreo utilizado para evaluar la relación entre la magnitud de frugivoría en *Crataegus monogyna* y la abundancia de frutos carnosos a distintas escalas espaciales, en un bosque secundario montano de la cordillera Cantábrica. Se representan árboles focales (círculos y cuadrados blancos) en los que se evaluó la frugivoría y la disponibilidad de frutos carnosos en el propio árbol focal (tamaño de cosecha) y en un área circular de radio 10 m a su alrededor. Posteriormente, alrededor de algunos de estos árboles focales se delimitaron sectores circulares de paisaje de radio 50 m, en los que se calculó la magnitud de interacción y la abundancia de frutos a partir de los valores promedio de los árboles focales contenidos y de la cobertura forestal.

Verificamos, en primer lugar, el ajuste entre la magnitud de la interacción y la abundancia del recurso a escala fina, considerando la interacción del árbol focal y la disponibilidad de frutos en el radio de 10 m. Para comprobar el ajuste a escala superior, utilizamos como valores de magnitud de interacción y de disponibilidad de frutos, los valores promedio obtenidos a partir de todos los árboles (incluido el focal) que se incluían en cada sector paisajístico de radio 50 m. De esta manera, el escalamiento consistió en un aumento del tamaño de grano simultáneo al aumento de extensión. Además, la disponibilidad de frutos a la escala de radio 50 m fue corregida por la cobertura forestal presente en la superficie del sector paisajístico, para incorporar los efectos de las diferencias en abundancia de plantas productoras de frutos en las diferencias paisajísticas en disponibilidad de frutos. Por último, para tratar de identificar un potencial caso de acumulación de patrones entre escalas, relacionamos la magnitud de interacción de los individuos focales con la disponibilidad de frutos en el radio de 50 m, excluyendo de esta medida de disponibilidad paisajística la producción aportada por el propio árbol focal. Una relación positiva en esta última prueba nos indicaría la presencia de un efecto intrínsecamente paisajístico en la magnitud de interacción que soporta una planta individual.

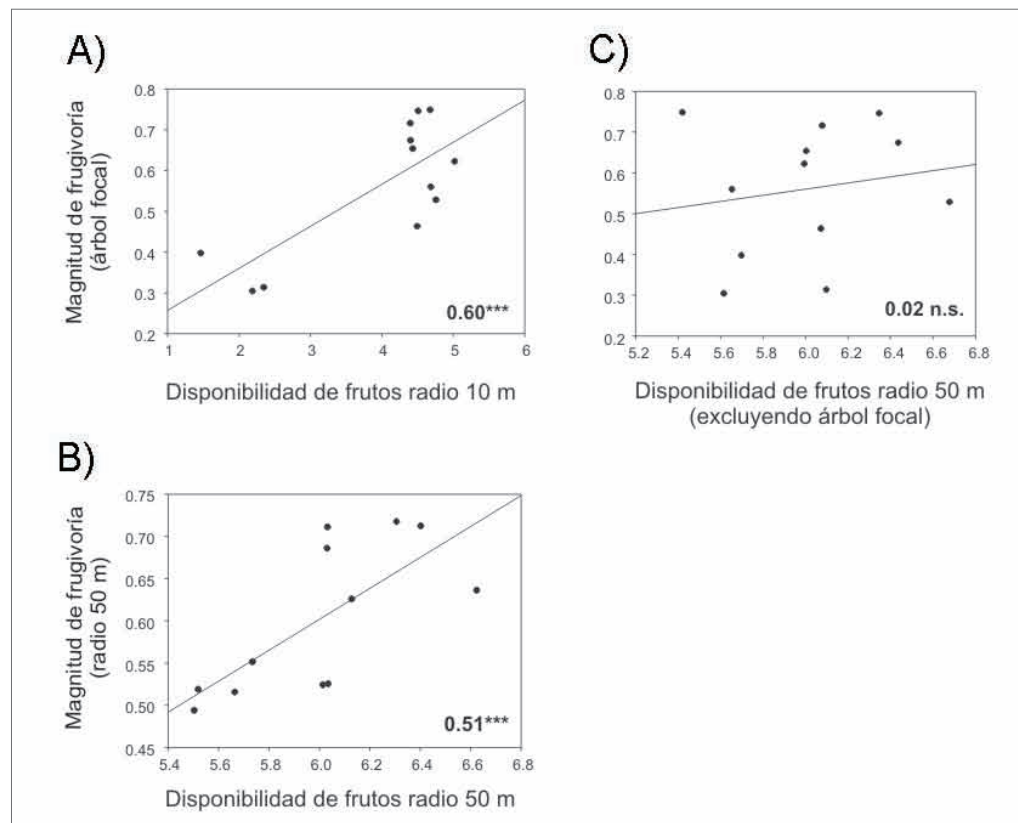
La relación entre la magnitud de interacción de los árboles focales y la abundancia de frutos a escala fina, en el radio de 10 m, fue positiva, indicando que el tamaño de cosecha individual de *C. monogyna* probablemente determinó una mayor tasa de visita por las aves frugívoras dispersantes (Figura 7.10A). Por otra parte, el ajuste entre abundancia de recursos y magnitud de interacción también fue muy marcado cuando se consideraron los sectores paisajísticos de radio 50 m como unidades de muestreo, en un patrón concordante con la escala inferior (Figura 7.10B). Sin embargo esta relación positiva desaparece al relacionar la interacción soportada por los árboles focales con la disponibilidad de frutos en un radio de 50 m, pero esta vez eliminando la cosecha del

árbol focal (Figura 7.10C). En otras palabras, la intensidad de frugivoría de la planta individual dependió de la cantidad de recursos aportada por dicha planta, pero no de la cantidad de recursos aportada por el contexto paisajístico. Basándonos exclusivamente en la relación entre los valores promedio de interacción y los de abundancia de recurso en las extensiones más amplias de muestreo concluiríamos que las aves están ejerciendo un rastreo a escala paisajística, además de un rastreo in situ de las plantas con mayores cosechas de frutos. Sin embargo, nuestro juego de grano y extensión en el escalamiento nos permite concluir que, en este caso, el patrón paisajístico no es sólo consecuencia de un “mecanismo paisajístico”, sino que deriva en gran parte de la acumulación del efecto de rastreo de frutos a una escala inferior. Este efecto está probablemente condicionado por una alta conectividad estructural en este sistema de estudio, en tanto que las aves serían capaces de desplazarse con facilidad, mediante vuelos cortos, entre distintos árboles dentro de ciertos sectores del paisaje, de forma que el rastreo secuencial de los árboles en fruto determinaría finalmente una mayor magnitud de interacción en aquellos sectores del paisaje con mayor densidad o cobertura de la especie ornitócora.

7.8. La importancia de la escala espacial en la respuesta de las interacciones a la degradación del hábitat

Una vez expuestos los fundamentos del funcionamiento espacial multi-escala de las interacciones planta-animal, pretendemos evaluar las repercusiones de dicho funcionamiento en la respuesta de las interacciones a la degradación de los hábitats naturales.

Figura 7.10. Juego de grano y extensión en un diseño pluri-escalar para evidenciar patrones acumulativos a lo largo de los gradientes de escalas. (A) Respuesta lineal de la magnitud de frugivoría (medida mediante el recuento de frutos con marcas de pico de los frugívoros, caídos bajo su dosel) en árboles focales a la abundancia de frutos a escala fina (área circular de radio 10 m alrededor del árbol focal). (B) Respuesta lineal de la frugivoría a la abundancia de frutos a escala amplia (promedios de árboles contenidos en áreas circulares de radio 50 m alrededor de los árboles focales de (A)). (C) Relación entre ella frugivoría en árboles focales y la abundancia de frutos a escala amplia (excluyendo el tamaño de cosecha del árbol focal). Se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación de cada ajuste de regresión (n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$).

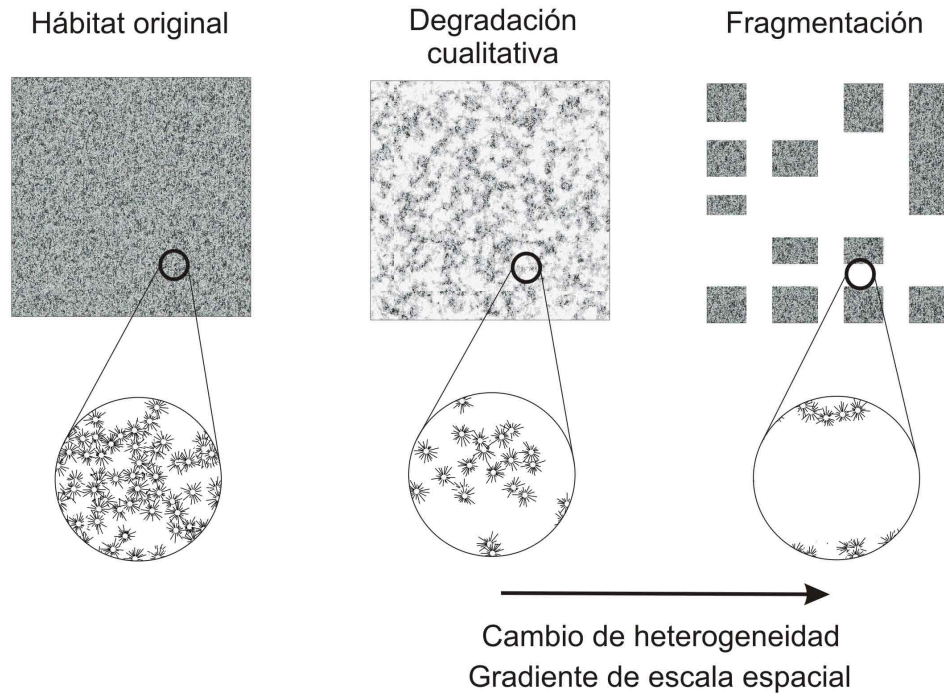


Para ello, definiremos degradación ambiental como el desorden estructural y/o funcional de un sistema ecológico ocasionado por la modificación antropogénica de los atributos de individuos, poblaciones y/o comunidades naturales. Desde un punto de vista espacial, interpretaremos los procesos de degradación como modificaciones en la configuración de las poblaciones y comunidades y en la heterogeneidad de los mosaicos de hábitat (Wiens *et al.*, 1993; Wiens, 2002; Lindenmayer y Fisher, 2006). Clasificaremos, además, los tipos de degradación en función del tamaño de grano del proceso de modificación. Así, consideraremos como degradación cualitativa aquellas modificaciones de la estructura interna de los hábitats, a pequeña escala, y que no se asocian necesariamente a una alteración patente de su representatividad a escala de paisaje (Figura 7.11). En otros hábitats, sin embargo, hablamos de degradación cuantitativa para referirnos al conjunto de procesos conocidos como fragmentación, y que implican modificaciones de la cantidad neta del hábitat principal y de la configuración espacial de los hábitats remanentes (Haila, 2002; Fahrig, 2003; pero ver Lord y Norton, 1990, Kattan y Murcia, 2003; para el concepto de fragmentación estructural, Figura 7.11). Desde el punto de vista de las interacciones planta-animal, proponemos que la aproximación a los procesos de degradación de hábitats se base en evaluar cómo los cambios escala-dependientes en la estructura espacial de las poblaciones de animales y plantas afectan al resultado de las interacciones. Visto desde la perspectiva del rastreo de recurso, trataremos de determinar cómo los animales, en función de sus escalas perceptuales particulares, son capaces de responder a esos nuevos marcos de heterogeneidad espacial impuestos por la degradación ambiental, tanto en el recurso “planta” como en las características estructurales del contexto inmediato de dicho recurso. Además, la alta agregabilidad espacial a diferentes escalas propia de los sistemas de interacción planta-animal (ver Figura 7.3) supone ya, de algún modo, cierto grado de “fragmentación natural” en tanto que el recurso se encuentra distribuido en rodales separados por un espacio sin recurso, y en tanto que las distancias relativas entre rodales de recurso determinan considerablemente la dinámica de interacción local y regional. Por lo tanto, la estructura espacial “natural” de las interacciones predispone a que cualquier modificación estructural de los hábitats tienda a imponer efectos biológicos clasificables como procesos de fragmentación, al exacerbar los efectos de configuración espacial.

7.9. Fragmentación, escala e interacciones planta-animal

El proceso de fragmentación se define como la disgregación de un hábitat original, de extensión relativamente continua, en un conjunto de rodales o fragmentos, progresivamente empequeñecidos y aislados entre sí por un hábitat degradado denominado matriz (Haila, 2002; Fahrig, 2003). Las interacciones planta-animal, como muchos otros procesos ecológicos, se ven afectadas cuantitativa y cualitativamente por la fragmentación a través de sus tres efectos biológicos principales. En primer lugar, la fragmentación provoca una pérdida neta de hábitat que cercena las poblaciones de plantas y polinizadores, dispersores de semillas y herbívoros (e.g., Aizen y Feinsinger, 1994a; Cordeiro y Howe, 2001; Arnold y Asquith, 2002). En segundo lugar, la fragmentación incrementa el aislamiento espacial entre subpoblaciones de plantas y animales, alterando sus dinámicas de dispersión y colonización (e.g., Aizen y Feinsinger, 1994; Steffan-Dewenter y Tschardt, 1999; Cordeiro y Howe, 2003; Aguilar *et al.*, 2006). Y en tercer lugar, la

Figura 7.11. La degradación de un hábitat natural original (izquierda, e.g., un bosque) puede ser cualitativa (centro, bosque aclarado), cuando altera su estructura interna sin modificar su representatividad ni configuración a escala espacial amplia, o cuantitativa (derecha, bosque talado a matarrasa), cuando modifica mayormente su representatividad y su configuración espacial a escala amplia (fragmentación). Observados a escala fina (detalle sobre área circular interior que identifica la posición de organismos individuales, e.g., árboles) ambos tipos de degradación pueden considerarse como procesos de fragmentación (cambios en la heterogeneidad, agregación y distancias relativas entre los árboles) a lo largo de un gradiente de espacial (el aclareo aumenta las distancias promedio y el aislamiento entre árboles, la tala deja fragmentos con la misma distancia promedio entre individuos pero impone grandes distancias entre fragmentos).



fragmentación incrementa el efecto de borde, provocando un aumento del contacto relativo entre el hábitat original y el matricial, que determina la imposición de condiciones típicas de la matriz desde el borde de los fragmentos hacia su interior y que incide negativamente en los ciclos de vida de los organismos de los fragmentos (Murcia, 1996; Laurance *et al.*, 2002). La alteración de las interacciones debida a los efectos de borde puede ser de tipo indirecto, cuando se reduce el *fitness* de las plantas o los animales de los fragmentos como resultado de la modificación de factores físicos (e.g., mortalidad de plantas por desecación, Laurance *et al.*, 2002) lo cual altera posteriormente el resultado de las interacciones, o bien de tipo directo, cuando el incremento de contacto con la matriz provoca, *per se*, un aumento en la intensidad de las interacciones antagónicas entre animales propios de la matriz (depredadores de semillas, herbívoros, etc.) y plantas de los fragmentos (e.g., Jules y Rathcke, 1999; Kollmann y Buschor, 2002; Donoso *et al.*, 2003; Lienert y Fischer, 2003).

Como sugerimos anteriormente, todo proceso de fragmentación de hábitats puede entenderse como un cambio de configuración espacial que se produce a una escala determinada. Los efectos biológicos de la fragmentación van a depender, por tanto, del nuevo grano de heterogeneidad espacial impuesto por el proceso de degradación, de la escala perceptual de los organismos y de su capacidad para hacer frente a ese nuevo escenario (Keitt *et al.*, 1997; D'Eon *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; García y Chacoff, 2007). Podemos predecir que los efectos de la fragmentación tendrán diferente magnitud en función del tamaño de grano de fragmentación (tamaño de grano promedio de los rodales degradados y/o de los fragmentos remanentes) y de las escalas de percepción y respuesta de los distintos organismos de los fragmentos (Figura 7.12). Es esperable que los efectos negativos sean más patentes cuando la escala de fragmenta-

ción sea superior a la escala perceptual y de respuesta de los organismos, de forma que la pérdida del hábitat suponga una disminución importante del número de individuos de una población y que, además, imponga distancias entre los fragmentos del hábitat que sean difícilmente abarcables por los organismos remanentes (Keitt *et al.*, 1997; D'Eon *et al.*, 2002). Sin embargo, no todos los efectos biológicos de la fragmentación variarán del mismo modo a lo largo de un gradiente de tamaño de grano. Al aumentar el grano sería esperable que incrementasen los efectos de la pérdida neta de hábitat y, especialmente, los efectos de cambio de configuración espacial (Figura 7.12). Por el contrario, los efectos de borde serían más probables en esquemas de fragmentación de grano fino e intermedio, que promoverían una mayor cantidad de borde para una misma superficie de hábitat original (Figura 7.12). No obstante, los efectos de tamaño de grano son complejos de predecir, dada la interacción entre la cantidad de área y los efectos de borde a lo largo de los gradientes de pérdida de hábitat (Fahrig, 2003; Ewers *et al.*, 2007).

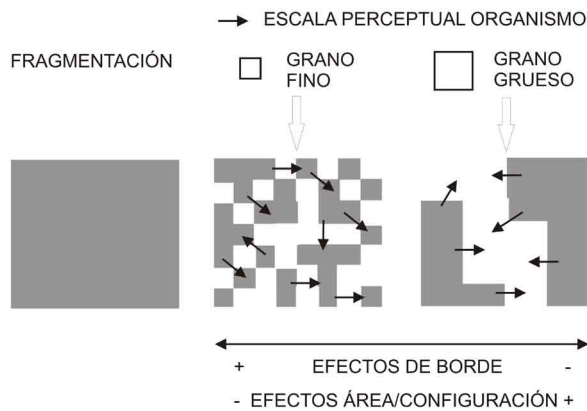


Figura 7.12. Escenarios de fragmentación de grano fino (centro) y grueso (derecha.) a partir de un mismo hábitat original continuo (izquierda). Los efectos negativos de la fragmentación dependerán del ajuste entre el tamaño de grano de fragmentación y la escala perceptual y de respuesta de los organismos. Para un organismo con la escala perceptual representada, el escenario de grano fino no colapsaría su desplazamiento y su aprovisionamiento a lo largo de toda la extensión del hábitat, pero no así el de grano grueso, que impondría aislamiento biológico entre fragmentos. No obstante, el escenario de grano fino promoverá los efectos de borde en mayor medida que el de grano grueso que favorecerá los efectos de pérdida de área y aumento de aislamiento.

¿Qué evidencias tenemos sobre la escala-dependencia de los efectos negativos de la fragmentación sobre las interacciones planta-animal? Tal y como mostramos en otras secciones de este capítulo, se pueden utilizar dos tipos de aproximaciones metodológicas para evaluar la dependencia de la escala. En primer lugar, y bajo una consideración implícita del espacio, se pueden comparar simultáneamente los efectos de la fragmentación sobre niveles estructurales progresivamente más amplios (e.g., Bowers y Dooley, 1993, 1999; Stephens *et al.*, 2004), a escala “de borde” (a lo largo de un gradiente de distancia al borde o comparando el interior del fragmento con el exterior matricial), a escala “de fragmento” (a lo largo de un gradiente de tamaños de fragmento) o a escala “de paisaje” (a lo largo de un gradiente de contextos paisajísticos con distinto grado de cobertura de hábitat). En segundo lugar, podemos detectar la escala a la que se hacen evidentes los efectos de la fragmentación relacionando la respuesta biológica de unidades muestrales concretas (individuos, poblaciones) con las características espaciales de un contexto fragmentado (e.g., disponibilidad de hábitat, tamaño promedio de fragmentos, cantidad de borde, etc.) que se mide sobre extensiones espaciales progresivamente mayores (e.g., en áreas concéntricas de radios crecientes, Ricketts *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2004). El segundo tipo de aproximación ha sido el más utilizado para

evidenciar que las interacciones planta-animal sufren los efectos de la fragmentación a escalas espaciales concretas (e.g., Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Thies *et al.*, 2003; García y Chacoff, 2007). Por ejemplo, Thies y colaboradores (2003) evaluaron la herbivoría floral por escarabajos especialistas en individuos de la crucífera *Brassica napus*, en 15 localidades que representaban distintos contextos paisajísticos. Los autores relacionaron la intensidad de herbivoría con la proporción de hábitat natural en el contexto paisajístico, midiendo dicha proporción en áreas circulares concéntricas progresivamente mayores, desde 0.5 a 6 kilómetros de radio. Encontraron una relación negativa, que indicaba una mayor incidencia de la herbivoría en los paisajes más degradados y fragmentados, y esta relación fue mucho más marcada cuando se asoció con la proporción de hábitat en el radio de 1.5 kilómetros, indicando la escala funcional de la fragmentación sobre la herbivoría.

7.10. Efectos escala-dependientes de la fragmentación sobre distintas interacciones en la cordillera Cantábrica

El estudio de los efectos de la fragmentación sobre las interacciones planta-animal se complica al considerar el carácter secuencial de las interacciones sobre el ciclo de vida de las plantas. Un mismo paisaje fragmentado puede afectar negativamente a interacciones de distinto signo, atenuando un mutualismo (como la polinización) pero también reduciendo simultáneamente la importancia de un antagonismo (como la depredación, e.g., Aizen y Feinsinger, 1994a; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Chacoff *et al.*, 2004). En este caso, los efectos globales de la fragmentación en términos de eficacia biológica y potencial de regeneración de la planta pueden llegar a ser inocuos, al compensarse los efectos sobre las distintas interacciones sucesivas. Por el contrario, cuando las interacciones afectadas son del mismo signo, podemos esperar que los efectos de la fragmentación sean aditivos (e.g., Valladares *et al.*, 2006). También en este contexto, es importante considerar las cuestiones de escala, pues es esperable que distintos interactores tengan distintas escalas de respuesta a la fragmentación. En este sentido, Steffan-Dewenter y colaboradores (2001) evaluaron, mediante un diseño espacialmente explícito similar al descrito anteriormente, la respuesta a la fragmentación a distintas escalas espaciales de los polinizadores (abejas silvestres, abejas melíferas y abejorros) y los depredadores predispersivos de semillas (larvas de microlepidópteros y de dípteros tefrítidos) de la hierba perenne *Centaurea jacea*. Encontraron ciertas diferencias en la respuesta a la fragmentación de polinizadores y depredadores, en tanto que en los polinizadores se producía sólo a escala fina mientras que en los depredadores abarcaba todo el abanico de escalas considerado en el muestreo. Como resultado aparente de esta coincidencia espacial de efectos negativos sobre interacciones de distinto signo, encontraron que el éxito reproductivo de la planta era independiente del grado de fragmentación del contexto paisajístico. En este caso, esa coincidencia de escalas se vio probablemente favorecida por las similitudes en ciclo de vida, tamaño corporal y movilidad entre los dos tipos de interactores.

En el ejemplo anterior hemos considerado dos tipos de animales interactores con una misma especie de planta, que compartían semejanzas biológicas es escala perceptual y de respuesta a la heterogeneidad. Sin embargo, en la mayoría de los casos, y como hemos expuesto reiteradamente, es esperable que distintos animales interactores

tengan escalas perceptuales muy diferentes. Para comprobar la escala funcional de la fragmentación en interactores de diferente signo biológico y perceptualmente muy dispares, realizamos un estudio centrado en la red que el espino albar *Crataegus monogyna*, mantiene con sus polinizadores (moscas, sírfidos y abejas), sus dispersantes de semillas (zorzales frugívoros) y sus depredadores postdispersivos de semillas (roedores del género *Apodemus* que consumen las semillas dispersadas por los zorzales), en la cordillera Cantábrica (García y Chacoff, 2007). Estos animales difieren fuertemente en tamaño de área de aprovisionamiento y capacidad de movimiento, por lo que predijimos que la escala funcional de la fragmentación sería progresivamente mayor en roedores, insectos y aves. El diseño de muestreo consistió en evaluar la magnitud de las tres interacciones en 60 árboles distribuidos a lo largo de una extensión de 80 ha y relacionar dicha magnitud con el grado de fragmentación (porcentaje de cobertura forestal) en el entorno, considerando tres extensiones concéntricas alrededor de cada árbol focal, con radios de 10 m, entre 20 y 50 m, y entre 50 y 100 m. Encontramos que la fragmentación afectó a todas las interacciones, con un efecto negativo aditivo en términos de eficacia biológica de la planta. Así, la tasa de producción de frutos, una medida de eficacia cuantitativa y cualitativa de la polinización, y la intensidad de visita por aves frugívoras disminuyeron considerablemente al disminuir la cobertura forestal en el entorno de las plantas focales (Figura 7.13). Por el contrario, la tasa de depredación postdispersiva respondió negativamente a la cobertura forestal, indicando que las semillas dispersadas bajo plantas en contextos más fragmentados sufrieron mayor ataque por los roedores (Figura 7.13). La escala funcional de los efectos de la fragmentación difirió, como esperábamos, entre in-

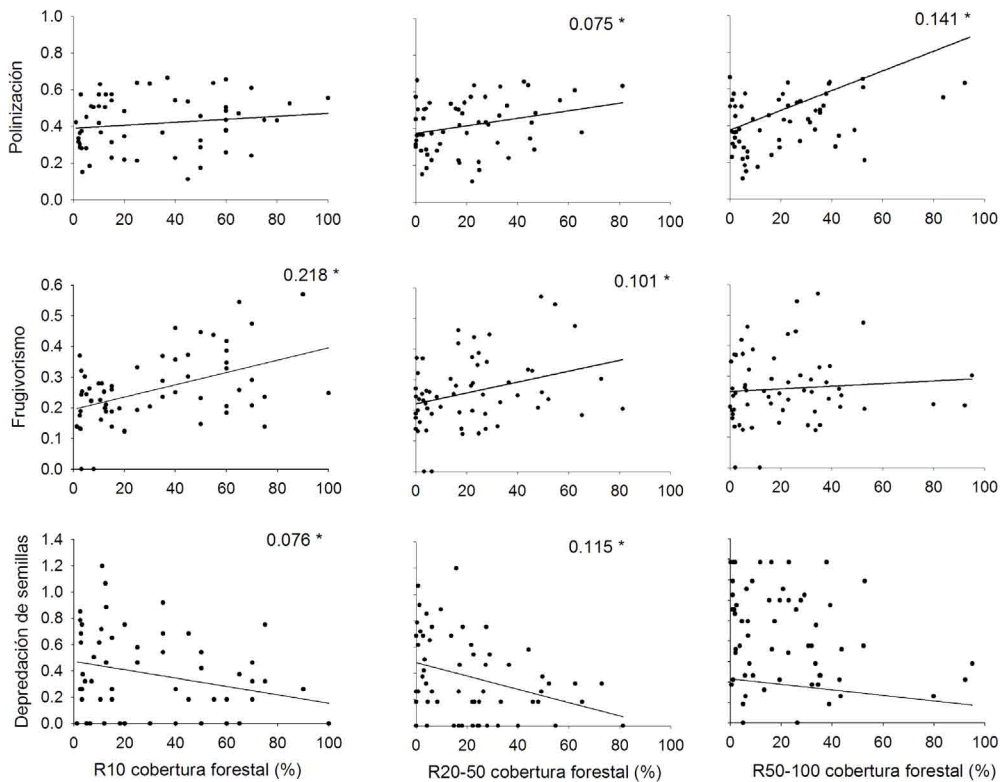


Figura 7.13. Magnitudes de polinización, frugivoría y depredación postdispersiva de semillas en árboles de *Crataegus monogyna*, en función del porcentaje de cobertura forestal en el entorno de dichos árboles, medido en tres áreas circulares concéntricas de radio 10 m. 20-50 m y 50-100 m (modificado de García y Chacoff 2007). La polinización se evaluó mediante la proporción de flores que maduran fruto (tasa de cuajado de frutos), la frugivoría mediante la proporción de frutos con marcas de pico de los frugívoros bajo el dosel respecto al total de frutos caídos, y la depredación mediante la proporción de semillas consumidas por los roedores de soportes experimentales bajo el dosel. Se indica el valor del coeficiente de determinación (R^2) en aquellos ajustes de regresión lineal significativos (* $P < 0.05$).

teracciones. Sin embargo, no se cumplieron todas nuestras expectativas en el ranking de escalas y, sorprendentemente, los efectos de la fragmentación sobre la frugivoría fueron mucho más patentes a escala fina, desapareciendo a escala amplia (Figura 7.13). Gracias a su gran capacidad de rastreo de recurso a escala paisajística (ver apartado Árboles ornitócoros y aves frugívoras en bosques cantábricos) las aves frugívoras parecen no verse afectadas por las discontinuidades de hábitat a escala de paisaje. No obstante, una vez dentro de los rodales forestales, las aves parecen preferir aprovisionarse en aquellos árboles que ofrecen, en su entorno inmediato, frutos adicionales y doseles protectores, viendo su actividad afectada por la fragmentación estructural. Por otra parte, las escalas fina e intermedia fueron las más importantes en el caso de la depredación de semillas, mientras que los efectos de la fragmentación sobre la polinización sólo fueron evidentes a escala amplia. En resumen, este caso ejemplifica que distintas interacciones secuenciales sobre la misma especie de planta sufren los efectos de la fragmentación a distintas escalas espaciales, lo que complica enormemente nuestra capacidad de predicción sobre el efecto global de la degradación del hábitat sobre el potencial de regeneración de la planta.

7.11. Consideraciones finales

La capacidad del hombre para modificar, degradar y destruir los sistemas naturales abarca todas las escalas espaciales donde opera la biodiversidad en nuestro planeta, desde la escala microscópica donde se organizan proteínas y ácidos nucleicos, a la escala macroecológica global donde se regulan los ciclos biogeoquímicos. Por lo tanto, el conocimiento de la escala espacial donde emergen los patrones y funcionan los procesos ecológicos parece un requisito fundamental para desarrollar la biología de la conservación (Noss, 1992; Wiens, 2002). La escala, un “concepto unificador no reduccionista en ecología” (Peterson y Parker, 1998), nos ayuda, en primer lugar, a entender mejor cómo actúan los principales factores de pérdida de biodiversidad y, en segundo lugar, a establecer propuestas de gestión y restauración basadas en el grado de ajuste entre la estructura espacial requerida para el mantenimiento de poblaciones y comunidades naturales viables y la estructura real del paisaje modificado. A lo largo de este capítulo hemos tratado de mostrar la importancia de la escala espacial a la hora de comprender el funcionamiento y el resultado de las interacciones planta-animal. Las interacciones planta-animal tienen una escala funcional, un rango de extensiones espaciales donde sus efectos son más patentes, que difiere entre distintos tipos de interactores. Esta escala funcional parece depender en gran medida de la respuesta de rastreo de los interactores sobre los recursos ofrecidos por las plantas, y del papel de la estructura del hábitat como condicionante escala-dependiente de dicho rastreo de recursos. Como en cualquier otro proceso ecológico (Noss, 1992), la conservación de las interacciones planta-animal ha de reconocer que su funcionamiento depende de distintos factores actuando a distintas escalas espaciales y temporales. Por ejemplo, como vimos anteriormente, la abundancia de aves frugívoras del bosque templado patagónico parece depender, a una escala paisajística, de la disponibilidad de bosque, mientras que dentro del bosque, a una escala más fina, está determinada por la abundancia de frutos en el sotobosque. Por tanto, hemos de ser conscientes de que nuestras decisiones de manejo y conservación deberán abarcar cuestiones muy

diversas, desde cómo se estructuran las plantas individuales dentro de un rodal hasta cómo se configura el hábitat común de plantas e interactores a lo largo de los paisajes regionales (ver también Grand y Mello, 2004; Tellería *et al.*, 2005). En otras palabras, la gestión ha de plantearse mediante una perspectiva pluriescalar y, a menudo, jerárquica, con actuaciones idiosincrásicas de cada escala espacial.

En este capítulo también hemos ejemplificado cómo los efectos de la degradación ambiental pueden depender del modo en que los animales interactores, en función de sus escalas particulares de percepción ambiental, son capaces de responder a esos nuevos escenarios de heterogeneidad, tanto en la cantidad de recurso como en la estructura del hábitat, generados por los cambios cualitativos y cuantitativos del hábitat. Los efectos ecológicos de la degradación pueden, en gran medida, evaluarse desde la perspectiva de cómo las modificaciones de hábitats y paisajes regionales desajustan espacialmente a los consumidores de sus recursos y por lo tanto modifican los efectos recíprocos en las redes tróficas (Van de Koppel *et al.*, 2005). Por lo tanto, las aproximaciones pluriescales son una herramienta fundamental para comprender el efecto de la estructura del paisaje en el rol de las interacciones bióticas como moduladores de las dinámicas locales de poblaciones y comunidades (ver también Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Tewksbury *et al.*, 2006).

Como conclusión, queremos plantear algunas cuestiones hacia las que pensamos debería orientarse la investigación en la escala espacial de las interacciones planta-animal y su aplicación en la respuesta de las interacciones a la degradación ambiental. Una primera cuestión es evaluar si existen tendencias generalizables en las escalas funcionales de distintas interacciones planta-animal, que puedan explicarse en función de las características de las plantas, los distintos tipos de interactores y la estructura del paisaje. Para ello, necesitamos estudios espacialmente explícitos en sistemas que incluyan distintos tipos de interactores alrededor de una misma especie de planta focal (o pequeños grupos de especies de plantas con interactores compartidos). Estos diseños pueden replicarse en distintas áreas geográficas que ofrezcan sistemas de interacciones que, aunque muestren disparidad taxonómica, sean estructuralmente similares (por ejemplo, tanto las especies focales de la cordillera Cantábrica como las del bosque templado patagónico son plantas polinizadas por himenópteros y dípteros, productoras de frutos carnosos de tamaño medio, dispersadas por aves de tamaño pequeño-medio y cuyas semillas dispersadas son depredadas fundamentalmente por pequeños roedores). El estudio comparado de sistemas geográficamente dispares puede contribuir a poner de manifiesto el peso de la estructura interna de los hábitats en el ajuste espacial entre plantas e interactores, pues frecuentemente la fisionomía del hábitat tiene una fuerte componente local o regional. Por otra parte, el estudio de la respuesta de las interacciones a los gradientes espaciales de degradación ambiental requiere también de visiones integradoras capaces de determinar la importancia del encaje espacial de distintas interacciones mutualistas y antagónicas. No sólo es importante identificar cuál es el “tamaño de grano” de los efectos de distintos tipos de degradación ambiental sobre distintas interacciones planta-animal, sino también llegar a estimar cómo el colapso funcional de las interacciones se traduce en desbarajustes demográficos, escala-dependientes, en las poblaciones, metapoblaciones, comunidades y metacomunidades de plantas.

Agradecimientos

Algunos de los resultados aquí expuestos forman parte de un trabajo de investigación más amplio, realizado en colaboración con Regino Zamora, Luis Matías y Mariano Rodríguez-Cabal. Las investigaciones que sintetiza este trabajo se han financiado con los proyectos BIOCON03-162 (Fundación BBVA) y CGL2004-2936/BOS (Ministerio Español de Educación y Ciencia) a DG, el proyecto CYTED XII-6 (coordinado por Regino Zamora), un contrato del Programa Ramón y Cajal (MEC-Fondo Social Europeo) a DG, una beca de la Fundación Carolina y una beca post-doctoral de CONICET a NPC, una beca de FPI (MEC) a JMH, y una beca de movilidad de la Universidad de Oviedo a GCA. Susana García, Daniel Martínez, Mariano Rodríguez-Cabal y Alicia Valdés colaboraron en los muestreos en la cordillera Cantábrica y el bosque templado patagónico. Marcelo Aizen proporcionó apoyo logístico en el Laboratorio Ecotono de Bariloche. Pedro J. Rey y M. Begoña García hicieron acertados comentarios sobre una versión inicial del texto.

CAPÍTULO 8

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

ANNA TRAVESET, MANUEL NOGALES Y LUIS NAVARRO

8.1. Islas como puntos calientes de biodiversidad a nivel mundial

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

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

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

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

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

Recuadro 8.1. Tipos de islas según su origen.

- a) Islas oceánicas: son aquellas que han emergido sobre placas oceánicas y que nunca han estado conectadas con el continente. Ejemplos: Hawái, Canarias, Galápagos, Tristan da Cunha, Islandia.
- b) Islas paraoceánicas (*sensu* Alcover *et al.*, 1998) (equivalentes a los denominados “fragmentos continentales”, según la clasificación de Alfred Russell Wallace; Whittaker y Fernández-Palacios (2007): son aquellas que aún habiendo estado conectadas en un pasado al continente tienen características biológicas similares a las islas oceánicas, bien porque la conexión isla-continente tuvo lugar durante un pasado remoto, porque dicha conexión duró un período relativamente corto, o bien porque la transferencia de taxa fue escasa (e.g., debido a un istmo demasiado estrecho). Ejemplos: Madagascar, Nueva Caledonia, Nueva Zelandia, Jamaica, Cuba, Islas Baleares, o Córcega-Cerdeña.
- c) Islas continentales: son aquellas localizadas en placas continentales. Muchas de ellas han estado conectadas al continente durante la era cuaternaria, aislándose durante la transición del Pleistoceno al Holoceno (aproximadamente hace 11.500 años). Ejemplos: Islas Británicas, Newfoundland, Tierra del Fuego, Irlanda, Chiloé.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

8.4. Riqueza y abundancia de mutualistas en islas

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Incidencia y evolución de la reproducción cruzada en islas

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Redes de interacción de polinización en islas

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

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

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

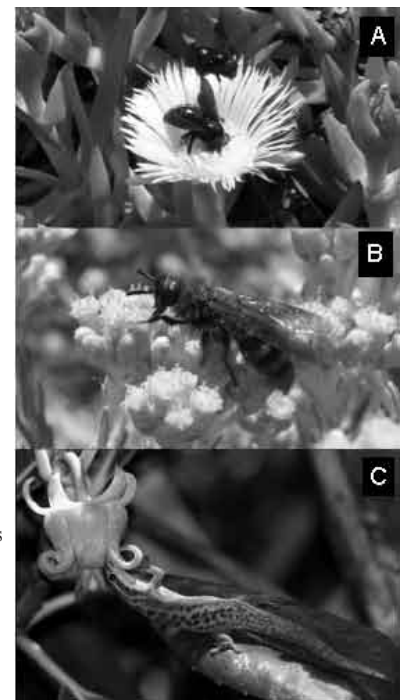


Figura 8.1. (A) Las flores de la especie sudafricana *Carpobrotus edulis*, altamente invasora en las costas mediterráneas, son normalmente polinizadas por insectos generalistas, tales como diferentes especies de coleópteros y abejas, como *Xylocopa violacea*. Fotografía: Anna Traveset. (B) *Dasyscolia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

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

Sistemas de polinización inusuales que han evolucionado en islas

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

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

8.7. Sistemas de dispersión de semillas en islas

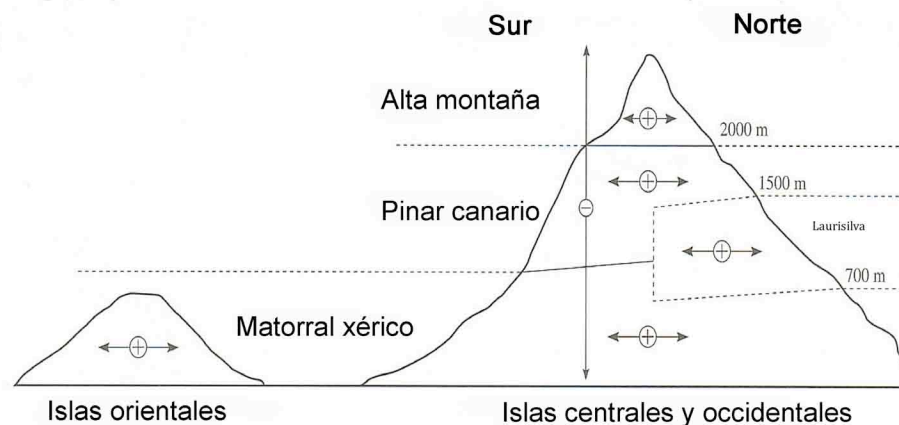
La dispersión de semillas es un proceso ecológico crucial en el ciclo de vida de las plantas, permitiendo que los ejemplares jóvenes puedan colonizar lugares distantes de sus progenitores, al mismo tiempo que aumentan su probabilidad de supervivencia y de establecerse como plantas adultas reproductoras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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

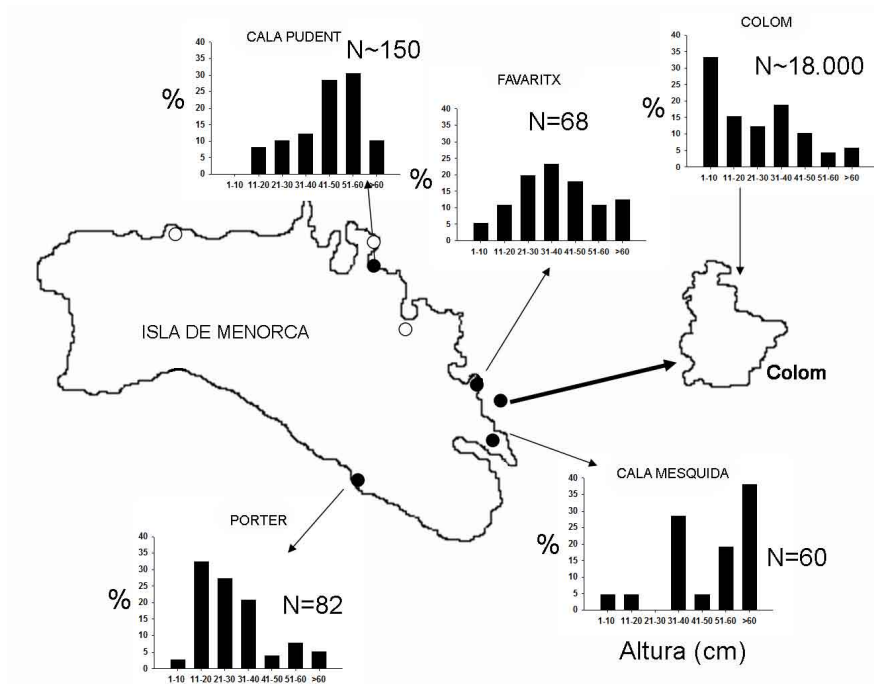


Figura 8.3. Distribución actual del endemismo balear *Daphne rodriguezii*. Debido a la falta de dispersión por parte de la lagartija, actualmente extinta en Menorca, algunas de las poblaciones han desaparecido o tienen un bajo reclutamiento de juveniles. La interacción planta-dispersor sobrevive únicamente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

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

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

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

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

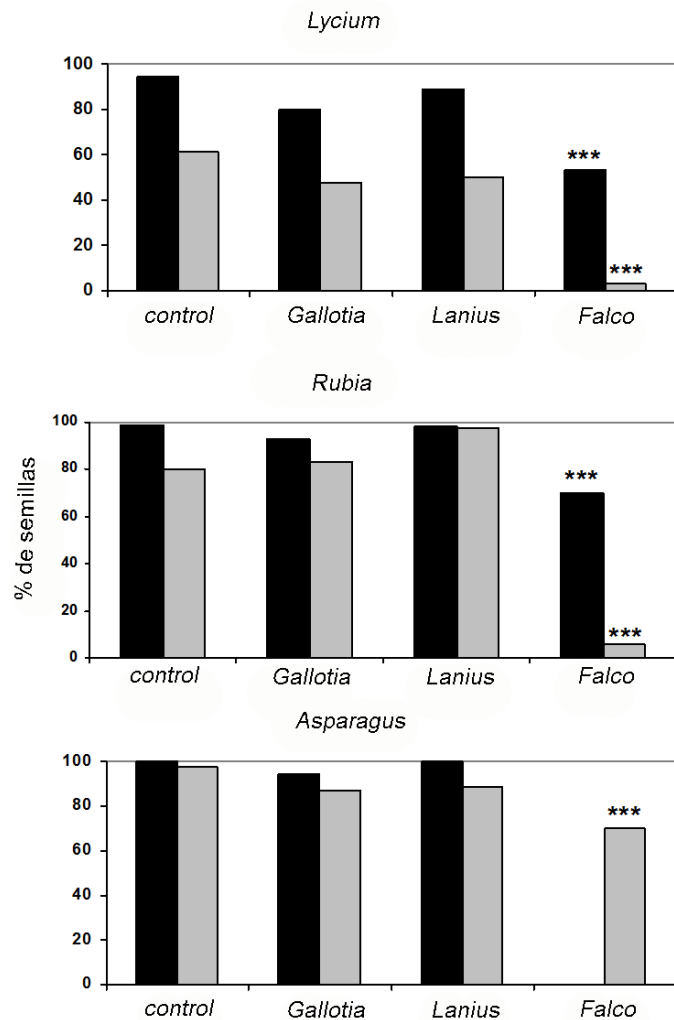


Figura 8.4. Viabilidad (barras negras) y germinación (barras grises) observada en los distintos tratamientos del sistema de dispersión secundaria de semillas del espino de mar (*Lycium intricatum*), el tasaigo (*Rubia fruticosa*) y la esparraguera (*Asparagus nesiotis*) en las islas orientales del Archipiélago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

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

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

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

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

8.10. Riesgos actuales de interrupciones mutualistas planta-animal en ecosistemas insulares y previsible consecuencias.

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

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

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

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

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

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

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



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

8.11. Consideraciones finales

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

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

CAPÍTULO 9

Interacciones positivas planta-planta, reglas de ensamblaje y la conservación de la diversidad

ALFONSO VALIENTE-BANUET, ELENA BARAZA, REGINO ZAMORA Y MIGUEL VERDÚ

9.1. Introducción

Las interacciones ecológicas intra e interespecíficas han sido consideradas centrales para entender la evolución biológica y el mantenimiento de la diversidad en la naturaleza (Thompson 1994). Por ello, la conexión entre las diferentes interacciones ecológicas que ocurren a lo largo del ciclo de vida de los organismos, ha desafiado a los ecólogos para comprender los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies, pregunta fundamental de la ecología de comunidades y conocimiento central en cualquier propuesta de conservación y de manejo de la diversidad.

El objetivo de este capítulo es presentar un análisis de los últimos avances acerca del papel de la facilitación en la estructuración de las comunidades para finalmente utilizarlo como punto central en la conservación y la restauración ambiental. Para ello, realizamos en primer lugar un recorrido histórico sobre la ecología de comunidades que ilustra las causas del retraso en la incorporación de la facilitación en la teoría ecológica: la preponderancia de la competencia en el estudio de las comunidades y la aproximación metodológica reduccionista consistente en estudiar conjuntos muy limitados de especies analizando principalmente las relaciones sólo entre pares de ellas. Posteriormente argumentamos no sólo que es necesario abordar la facilitación como interacción importante en la estructuración de las comunidades sino que ésta ocurre entre múltiples especies, incluyendo terceros organismos como animales u hongos. Finalmente, ejemplificamos la manera en que este conocimiento se puede trasladar a casos reales de restauración.

9.2. Un obstáculo ¿vencido?: la preponderancia de la competencia en el estudio de las comunidades

Históricamente, los ecólogos de comunidades asignaron a la competencia el papel primario en la coexistencia de especies, siendo este paradigma atribuible a Darwin (1859) quien basado en la teoría Malthusiana, supuso a la denso-dependencia como la conexión lógica del mecanismo universal de la selección natural (Den Boer, 1986). Darwin supuso que la competencia afectaría por completo los procesos numéricos en las poblaciones, en tanto que a nivel de la comunidad, la competencia sería mucho más intensa entre especies emparentadas, haciendo casi imposible su coexistencia. Durante y a partir de este período, la concepción de que las comunidades están estructuradas por interacciones de índole negativa ha sido la preponderante por más de 100 años (Bruno *et al.*, 2003).

Sin embargo, el repunte de investigaciones mucho más recientes, principalmente a partir de la década de los noventa, empezó a examinar el papel de la facilitación o

interacciones positivas en la organización de las comunidades. En este tipo de interacciones, al menos uno de los participantes se ve beneficiado por la presencia de otras, no causándoles daño, pudiendo considerarse mutualismo cuando las especies involucradas se benefician mutuamente de la interacción (Stachowicz, 2001). Aunque bien documentadas en una amplia variedad de ambientes, y con un largo historial de desarrollos teóricos iniciados desde finales del siglo XIX y principios del XX (Kropotkin 1902), este tipo de interacciones no fueron de interés para los ecólogos sino hasta finales del siglo pasado. Los tratados de Kropotkin (1902) y Kostitzin (1934), claramente relacionados con posiciones políticas socialistas de colaboración mutua, hicieron que estas ideas perdieran terreno rápidamente durante prácticamente todo el siglo pasado (Boucher *et al.*, 1982), y principalmente durante el período inmediatamente posterior a la Segunda Guerra Mundial, cuando se sentaron las bases de la teoría ecológica moderna. Esto contrastó fuertemente con los desarrollos teóricos impulsados por Volterra y Lotka acerca de la competencia y la depredación, el modelo de Gause sobre la exclusión competitiva, e inclusive el desarrollo del concepto de nicho que surge dentro del paradigma competitivo (Hutchinson, 1957; Boucher *et al.*, 1982; Bruno *et al.*, 2003). Sin embargo, a pesar de su tardía e insuficiente inclusión en la teoría ecológica (Bruno *et al.*, 2003; Michalet *et al.*, 2006), el papel de la facilitación en la organización de las comunidades ha adquirido un estatus robusto que amerita su incorporación en la teoría ecológica (Bruno *et al.*, 2003), un aspecto que avanza a pasos agigantados.

9.3. Un obstáculo a vencer: el reduccionismo cartesiano a nivel de las comunidades

Tradicionalmente, el entendimiento acerca de la forma en cómo se mantiene la diversidad ha estado fuertemente influenciado por el estudio de las adaptaciones de las especies a un ambiente particular. Por ejemplo Noy-Meir (1973) definió a los ecosistemas desérticos como controlados por agua, por lo que supuso que todos los procesos biológicos incluyendo la diversidad en estos ambientes estarían controlados por los pulsos de agua. En el caso del estudio de las interacciones ecológicas, es evidente que ha sido analizado a través del estudio de las interacciones en pares, siendo muy raros los estudios en los que se considera el total de especies. Una razón plausible para explicar esta forma preponderante de aproximación metodológica, está relacionada con la obvia necesidad de simplificar el problema, y sin duda también fuertemente influenciada por los modelos de Lotka (1925) y Volterra (1926) en donde las interacciones son pareadas. Sin embargo, su origen también podría ser asociable a un antiguo debate filosófico que ha acompañado el desarrollo de la ciencia en general y en particular a la ecología desde sus inicios y que ha cuestionado si los diferentes niveles de integración como átomos, moléculas, células, organismos, poblaciones y comunidades, están separados por discontinuidades reales con propiedades emergentes. La visión preponderante de que estos niveles no son más que la suma de los comportamientos individuales de sus partes constituyentes se la debemos a René Descartes, quien en el siglo XVII, y fuertemente influenciado por la invención del reloj mecánico, planteó que el funcionamiento de una máquina podría ser entendida bajo el estudio de las partes que la constituyen. En este sentido, cada engranaje y su papel en la movilidad de las manecillas permitirían enten-

der el funcionamiento del todo. De esta manera, en el mundo cartesiano, los fenómenos son la consecuencia del comportamiento individual de los componentes individuales, cada uno con sus propiedades intrínsecas propias, las cuales en su conjunto determinan el comportamiento del sistema (Levins y Lewontin, 1985). En consecuencia, las relaciones de causalidad van de las partes al todo, del átomo a la molécula, de la molécula al organismo, del organismo a la población y finalmente de este último hacia la comunidad. En este último caso entonces, las relaciones de causalidad han sido buscadas en las especies. Así, la concepción preponderante acerca de la naturaleza de la comunidad se la debemos a Gleason (1926), quien consideró que las comunidades están constituidas por especies independientes que coexisten debido a las similitudes de hábitat dadas principalmente por sus adaptaciones a esas condiciones específicas y por lo que su presencia es considerada como un mero suceso aleatorio. Esta visión supone por tanto la llegada individualista de las especies y el papel regulador de la competencia, la cual definirá las especies que forman parte de la membresía de la comunidad, una posición que subyace a los modelos teóricos vigentes en ecología de comunidades, que sólo consideran el efecto de las interacciones competitivas y de los eventos estocásticos (Crawley, 1997a; Tofts y Silvertown, 2002).

El reduccionismo cartesiano nos lleva también al “Método Cartesiano” el cual consiste en separar al todo en sus partes o piezas para desde allí reconstruir al sistema (Levins y Lewontin, 1985). Aunque extraordinariamente exitoso en la física, química y la biología, especialmente la biología molecular, el método a nivel de la ecología de comunidades nos ha llevado a la consideración de subconjuntos muy limitados de estudio, casi siempre restringidos a una o pocas especies y en el caso de las interacciones interespecíficas, el estudio sesgado a pares y cuyos resultados en ocasiones han sido extrapolados al todo. Aunque muchas veces exitosos, estos estudios han permitido dilucidar mecanismos muy específicos de interacción entre especies. Sin embargo las propiedades emergentes de las comunidades surgen cuando los resultados netos de una interacción entre pares de especies son modificados por la presencia de terceros interactuantes que modifican el resultado de la misma (Paine, 1966). Consecuentemente, una posición adecuada en la búsqueda de las propiedades emergentes de las comunidades es la necesidad de pasar de una visión preponderantemente limitada a pares de especies, a una multiespecífica, un aspecto que si bien plantea complicaciones metodológicas evidentes, constituye sin duda la única forma de transitar al ámbito real de las comunidades.

9.4. Facilitación y reglas de ensamblaje

La pregunta acerca del porqué ciertas especies forman parte de una comunidad determina claramente la naturaleza de las comunidades y es la base para explorar si éstas constituyen entidades reales con propiedades emergentes (Gotelli y McCabe, 2002). Las especies de una comunidad son extraídas de la poza regional, de la cual constituyen un subconjunto. Su identidad está modelada en primer lugar por las características físicas del ecosistema, las que limitan el número de especies, y por las características de sus diásporas que determinan su dispersión (Roughgarden y Diamond, 1986; Morin, 1999). Una vez que el ambiente físico ha filtrado a ciertas especies, la identidad y sus rasgos pueden mostrar una cierta organización tanto como producto del filtro ambiental o como resultado de las interacciones que se suceden una vez que las especies han

ingresado a la comunidad (Diamond, 1975; Drake, 1990; Keddy, 1992; Webb *et al.*, 2002). Cuando las comunidades están estructuradas, se supone que la interacción entre especies es el factor responsable de esta organización (Diamond, 1975; Case y Sidell, 1983; Wilson y Whittaker, 1995), y a la composición y permanencia de las especies determinadas por un tipo particular de interacción se le conoce como regla de ensamblaje (Keddy, 1992). Así, interacciones competitivas (Diamond, 1975; Toffs y Silvertown, 2002), de depredación (Paine, 1966; Morin, 1999) y la secuencia de llegada de especies (Drake, 1991) han sido propuestas como responsables de la estructura de las comunidades. En el caso de la competencia, el resultado predecible de distribución espacial de los individuos es aquel semejante a un tablero de ajedrez, en el que las especies ocupan de manera uniforme cuadros negros o blancos y se considera como un mecanismo de exclusión de especies (Valiente-Banuet y Verdú, 2007). Sin embargo, y hasta muy recientemente, las reglas de ensamblaje no consideraban la existencia de mecanismos en los que la presencia de una especie(s) pueda incrementar la adecuación de otra cuando coexisten en el mismo lugar y por ende sea un mecanismo de inclusión de especies dentro de la comunidad (Valiente-Banuet y Verdú, 2007).

De hecho, la evidencia recabada durante las últimas décadas provee evidencia cuantificable en varios cientos de estudios (Callaway, 2007) sobre los diversos mecanismos de facilitación entre especies que favorecen la entrada de otra(s) a la comunidad. Los mecanismos involucrados son variados, destacando la disminución del estrés ambiental producido por diversas especies facilitadoras que afectan el microclima bajo su copa, formando de islas de fertilidad bajo el dosel de las plantas, lo cual es aprovechado por las facilitadas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Callaway, 1995). La gran mayoría de los trabajos brindan evidencia de que este tipo de interacción predomina en ambientes de alto estrés o elevada perturbación ambiental (Bertness y Callaway, 1994), incrementando el número de especies al expandir su nicho realizado (Hacker y Gaines, 1997; Michalet *et al.*, 2006; Valiente-Banuet y Verdú, 2007). Esto se contrapone a la competencia en el sentido de que la facilitación constituye un mecanismo de inclusión de especies. Una revisión reciente (Bruno *et al.*, 2003) ha señalado que la inclusión de la facilitación a la teoría ecológica aún está por hacerse, lo cual necesariamente desafiará la teoría actual sobre la estructura de las comunidades determinada por el conflicto y la privación de recursos entre especies.

9.5. Facilitación y conservación del nicho de regeneración a través del tiempo evolutivo

Inmerso dentro del paradigma competitivo, diversos ecólogos de comunidades se concentraron en determinar el papel de la competencia, pero también en la forma cómo ésta se evitaba para explicar la coexistencia de especies (Valiente-Banuet y Verdú, 2007). En este contexto, el concepto de nicho acotado inicialmente en referencia al hábitat por Grinnell (1917) y posteriormente definido por diferentes dimensiones de utilización de recursos por las especies (Hutchinson, 1957) fue particularmente útil y de amplia utilización. Para Hutchinson (1957), el nicho es el conjunto de condiciones abióticas y bióticas bajo las cuales una especie es capaz de persistir y mantener poblaciones viables. Haciendo la distinción entre nicho fundamental y realizado, en el primer caso hizo referencia a las condiciones abióticas bajo las cuales la especie persiste, en tanto que en

la otra describe las condiciones bajo las cuales la especie persiste ante la presencia de interactuantes (competidores y depredadores). La distinción hecha con esta categorización es que el nicho realizado sería siempre más restringido que el fundamental por el efecto de interacciones negativas, lo que metodológicamente constituyó un importante avance en los diseños experimentales subsecuentes para demostrar la existencia y el impacto de la competencia en las comunidades (ver Fonteyn y Mahall, 1981). De hecho, se supuso que los nichos de las especies que formaban parte de una comunidad de alta diversidad, deberían tener poca sobreposición cuando se analizaban multidimensionalmente (Pianka, 1978). De estos estudios resultaba evidente que la teoría predominante fallaba en poder explicar inconsistencias en el seno de las comunidades que mantenían una considerable diversidad. Dentro de este contexto, Grubb (1977) plantea el concepto de nicho de regeneración, señalando que las múltiples formas y diferencias en los patrones de regeneración de las especies en las comunidades vegetales, así como la complementariedad entre las mismas, hace que algunas especies provean a otras con los requerimientos necesarios favoreciendo la coexistencia (Grubb, 1977). Así, las diferencias interespecíficas en el nicho de regeneración constituye una explicación clásica para el mantenimiento de la riqueza específica en las comunidades (Valiente-Banuet y Verdú, 2007).

La evidencia cada vez mayor de que especies cercanas con distribuciones disyuntas han mantenido características de su nicho fundamental a través del tiempo evolutivo (Peterson *et al.*, 1999; Wiens y Graham, 2005) ha sido un tema central bajo el cual se han logrado avances muy importantes en los procesos que organizan a las comunidades en los últimos años y a lo cual se le ha denominado conservación del nicho (Wiens y Graham, 2005). Por ejemplo, Ricklefs y Latham (1992) en un trabajo ya clásico encontraron que la distribución de especies herbáceas que divergieron entre 10 y 30 millones de años (Ma) muestran patrones de distribución similares en Asia y Norte América. Ellos interpretan esta similitud como la conservación de rasgos ecológicos que afectan la distribución actual de las especies. De hecho, el desarrollo de la biología comparada, en un riguroso contexto filogenético ha renovado el enfoque del análisis de los patrones de similitud y divergencia entre especies emparentadas (Ackerly, 2003).

Un aspecto central en este sentido ha sido dilucidar si esta memoria histórica del nicho fundamental genera patrones biogeográficos y ecológicos actuales, ya sea determinando los límites geográficos de las especies, o a nivel ecológico estructurando a las comunidades al ser los patrones de regeneración determinantes en la coexistencia de especies. Al estar las comunidades actuales constituidas por mezclas de elementos florísticos que se originaron en diferentes tiempos geológicos y por tanto bajo diferentes escenarios ambientales, Valiente-Banuet *et al.* (2006) hipotetizaron que el nicho de regeneración podría ser conservado. Esto implicaría la concordancia entre las características del ambiente en las que taxa particulares evolucionaron con las características contemporáneas del nicho de regeneración de dichas especies. Con esta base, Valiente-Banuet *et al.* (2006) encontraron que la mayoría de los taxa leñosos presentes en las comunidades en ecosistemas mediterráneos de origen Terciario (65 a 2 Ma antes del presente) y que evolucionaron bajo un ambiente boscoso, regeneran por facilitación bajo la copa de arbustos. De hecho, los autores señalan que las interacciones de facilitación fueron particularmente críticas durante la transición de un ambiente húmedo durante el Terciario, a un ambiente árido Cuaternario sin precedente, cuando la mayoría de

los desiertos del mundo se formaron. Este cambio ambiental promovió la formación de nuevas taxa, que evolucionaron bajo condiciones de aridez y se caracterizan por ser tolerantes al estrés y tener la capacidad de regenerar en espacios desprovistos de vegetación. Al hacerlo y generar microambientes más benignos bajo su copa favorecen la regeneración de elementos Terciarios durante la sucesión, proceso que debió haber ocurrido durante las migraciones altitudinales de los sistemas mediterráneos cuando al ambiente se hizo cada vez más árido (Valiente-Banuet *et al.*, 2006).

La facilitación pudo ser el proceso histórico que permitió persistir a antiguos linajes durante un cambio climático sin precedentes en la historia de la tierra (Valiente-Banuet *et al.*, 2006), lo cual concordaría con el hecho de que las interacciones de facilitación incrementan en intensidad e importancia cuando el nivel de estrés abiótico lo hace (Hacker y Gaines, 1997, Bertness y Ewanchuk, 2002, Michalet *et al.*, 2006). Asimismo, la facilitación incrementaría la diversidad biológica al hacer más propicias áreas de alto estrés (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Callaway, 1995; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004), mediante de la expansión de los nichos realizados de los linajes más antiguos y al mismo tiempo menos tolerantes a condiciones estresantes (Bruno *et al.*, 2003; Baumeister y Callaway, 2006).

9.6. Facilitación y estructura filogenética de las comunidades

Con el relativamente reciente surgimiento de métodos moleculares y analíticos que hacen posible determinar las relaciones filogenéticas entre las especies, los ecólogos han podido entrar a una nueva dimensión, en la cual se concilian dos campos del conocimiento que tradicionalmente han tenido desarrollos independientes, la ecología y la biología evolutiva (Webb *et al.*, 2002). El fundamento principal que relaciona los aspectos filogenéticos y la coexistencia de especies fue inicialmente señalado por Darwin (1859) quien reconoció dos aspectos centrales: (1) “que las especies emparentadas mantienen grandes similitudes en hábitat y en constitución”, es decir que existen caracteres que se mantienen a lo largo del tiempo evolutivo (conservación del nicho fundamental) y (2) “que la competencia entre especies dentro del mismo género sería mucho más intensa que entre especies de distintos géneros”.

La disponibilidad de filogenias a nivel de toda la comunidad basadas en métodos de construcción de superárboles filogenéticos (Webb *et al.*, 2005) con lo cual se puede determinar la distancia filogenética (DF) entre diferentes especies medida en millones de años, ha permitido determinar la estructura de las comunidades desde un punto de vista de las relaciones de ancestro-descendencia de las especies que coexisten. De esta manera si el proceso mediante el cual las especies son incluidas a la comunidad es el filtro ambiental y las especies exhiben conservación del nicho, entonces especies emparentadas que comparten aquellos rasgos que les permiten sobrevivir y reproducirse en dicho ambiente coexistirán más comúnmente que lo esperado por azar, produciéndose un agrupamiento filogenético (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Valiente-Banuet y Verdú, 2007). En cambio, si la competencia y por ende la exclusión competitiva, es la fuerza organizadora, y ésta ocurre más frecuentemente entre especies cercanas limitando su coexistencia, haría que especies distantes constituyan a la comunidad más comúnmente que lo esperado por azar, redundando en una sobredispersión filogenética (Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007).

Recientemente y basados en la evidencia de que la facilitación de elementos Terciarios por los Cuaternarios contribuyó al mantenimiento de la diversidad en los sistemas mediterráneos, Valiente-Banuet y Verdú (2007) hipotetizaron que el nicho de regeneración podría ser conservado a través del tiempo evolutivo y que la facilitación ocurriría entre especies distantes filogenéticamente (e.g., elementos Terciarios vs. Cuaternarios). Al construir una base de datos consistente en 429 especies pertenecientes a 225 géneros y 74 familias abarcando ambientes mediterráneos, zonas áridas y semiáridas, así como sabanas tropicales, encontraron que especies cercanas tienen nichos de regeneración similares, indicando que los nichos son conservados. Asimismo, al comparar la distancia filogenética promedio (DFP) entre nodrizas y especies facilitadas en comunidades en donde hasta el 97% de las especies requieren de facilitación para su establecimiento, encontraron que ésta era mayor que la esperada por azar. Esto indica que la facilitación ocurre entre especies lejanas y con lo cual se incrementa la diversidad filogenética de la comunidad (Valiente-Banuet y Verdú, 2007). Espacialmente, este proceso se ve reflejado en la formación de parches de vegetación rodeados por espacio abierto con un número variable de especies, contrastando con lo predicho por la competencia en donde las especies se distribuyen en un patrón similar a un tablero de ajedrez como producto de interacciones antagonísticas entre las especies. Aunque notorio y previamente documentado para diversas comunidades (Eccles *et al.*, 1999), este patrón multiespecífico de parches ha sido ignorado de tal manera que por lo general se ha seguido suponiendo interacciones pareadas cuando en la realidad las especies interactúan de manera múltiple.

9.7. Hacia una visión integradora: el balance entre interacciones positivas y negativas

Los debates que han acompañado el desarrollo de la ecología acerca de los procesos biológicos en las comunidades, se han desarrollado casi siempre basadas en opciones dicotómicas entre puntos de vista opuestos, dándole peso a una u otra opción y en raras ocasiones buscando opciones integradoras de las diferentes posiciones. Por ejemplo, el debate filosófico acerca de la naturaleza de las comunidades se basó en la posición individualista de Gleason (1926) en contrapartida con el paradigma idealista del superorganismo de Clements (1916). Este debate fue desafortunado desde que Clements consideró que las comunidades representaban una cierta expresión de armonía o balance de la naturaleza plagada de virtudes cívicas que hace que éstas se desarrollen hasta llegar al clímax, una condición de máxima productividad y estabilidad (Levins y Lewontin, 1985). De estas posiciones, la de Gleason fue la que ocupó un estatus preponderante por más de 50 años, considerando que la comunidad se constituye por el conjunto de individuos pertenecientes de diferentes especies que se distribuyen de acuerdo tanto a sus propios requerimientos fisiológicos como a la competencia. En cambio el superorganismo Clementsiano entró cada vez más en desuso, aunque conceptos, como el de clímax, aún siguen siendo utilizados hasta nuestros días, aun cuando existe suficiente evidencia de que este determinismo en escalas de tiempo ecológico no es tal cuando se analizan dinámicas de la vegetación de largo plazo en escalas de tiempo geológico.

Sin embargo, la evidencia que especies vegetales pueden incrementar la adecuación de otras indica que las interacciones positivas tienen efectos estructuradores de la comunidad (Valiente-Banuet y Verdú, 2007), lo cual genera un debate acerca de la

importancia de una u otra posición. Sin embargo, más que optar por apoyar a una u otra opción, y sabiendo que ambos tipos de interacciones actúan simultáneamente, un avance conceptual importante ha sido el centrarse en determinar la importancia relativa de cada uno de ellos (Hacker y Gaines, 1997; Holmgren *et al.*, 1997), por lo que su balance se considera central en la explicación del proceso de estructuración de las comunidades (Bertness y Callaway, 1994; Brooker y Callaghan, 1998). Los estudios empíricos realizados hasta el momento indican que las interacciones de facilitación incrementan en intensidad e importancia conforme lo hace el estrés abiótico, en tanto que las interacciones negativas prevalecen bajo ambientes más benignos (Bertness y Callaway, 1994; Greenlee y Callaway, 1996; Hacker y Gaines, 1997; Callaway *et al.*, 2002; Michalet *et al.*, 2006). Asimismo, a una escala temporal, diversos estudios han encontrado que interacciones de facilitación pueden cambiar a competencia a lo largo de la ontogenia de la interacción (McAuliffe, 1998; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Gasque y García-Fayos, 2004; Miriti, 2006), por lo que su balance neto es fundamental en la determinación de la membresía de especies. La limitación de estos estudios (aunque véase Eccles *et al.*, 1999; Valiente-Banuet y Verdú, 2008) es que todos ellos se han centrado en muestras sesgadas de las especies estudiadas, y además suponen que una sola interacción opera y explica los patrones observados. Sin embargo, la interacción aislada de dos especies en la naturaleza no ocurre, sino que es un conjunto de interacciones el que determina la composición de las comunidades. De hecho, las interacciones mantenidas por las plantas con otros organismos también pueden ser determinantes en los procesos de facilitación y competencia entre plantas y por tanto en la estructuración de la comunidad vegetal.

9.8. Interacciones planta-planta mediadas por un tercer organismo

Las plantas establecen relaciones simbióticas, mutualistas y antagónicas con un sinnúmero de organismos que determinan en gran medida su establecimiento y desarrollo. Por tanto estos terceros interactuantes (animales mutualistas o antagónicos, otras plantas, micorrizas, etc.) pueden ser determinantes a la hora de establecer el balance entre facilitación y competencia entre plantas vecinas. Un ejemplo claro de ello lo tenemos en el efecto de la herbivoría sobre las interacciones planta-planta (Huisman y Olf, 1998; Olf *et al.*, 1999; Rebollo *et al.*, 2002). La disminución del riesgo de sufrir daños por herbívoros gracias al efecto de la vegetación circundante se ha denominado resistencia por asociación, defensa por asociación, refugio por asociación o gremios defensivos de plantas (Tahvanainen y Root, 1972; Atsatt y O'Dowd, 1976; Hay, 1986; Pfister y Hay, 1988; Holmes y Jepson-Innes, 1989; Huntly, 1991), el cual es ciertamente un modo de facilitación entre plantas (Callaway, 1995; Callaway y Pugnaire, 2007). De hecho, para ciertas especies, en un escenario con una alta probabilidad de sufrir daño por herbívoros (e.g., ambientes con alta densidad de herbívoros), su único nicho de regeneración posible es bajo la protección de determinadas plantas que gracias a su toxicidad o por contar con espinas, actúan como barrera o escondite frente a los herbívoros (Callaway *et al.*, 2000; Milchunas y Noy-Meir, 2002). Así, una relación de competencia entre dos especies de plantas puede convertirse en la facilitación de una especie palatable por una no palatable en presencia de herbívoros (Callaway *et al.*, 2000). De este modo, la distribución de las especies más palatables se verá restringida a la presencia de sus

especies protectoras (Hulme, 1996; Watson, 1999; Rousset y Lepart, 1999; Milchunas y Noy-Meir, 2002). En este caso, la interacción planta-herbívoro estará modulando las relaciones de facilitación entre plantas, favoreciendo ciertos tipos de asociación. Por lo tanto, la densidad de herbívoros puede llegar a determinar la calidad de una especie como nodriza, ya que ésta no sólo dependerá del incremento en la probabilidad de germinación y supervivencia de la especie facilitada, sino también de la disminución de la probabilidad de ser consumido por herbívoros (Baraza *et al.*, 2006).

A nivel de comunidad, las especies no palatables gracias a su papel facilitador como “refugios vivos” posibilitan una mayor diversidad vegetal bajo alta presión de herbívoros (Milchunas y Noy-Meir, 2002; Callaway *et al.*, 2005). Por otro lado, la presencia de herbívoros puede determinar un cambio de estructura de tal modo que se pase de una distribución homogénea a una distribución agregada de las especies palatables bajo la protección de las no palatables (Olf *et al.*, 1999; Rebollo *et al.*, 2002). Así, en zonas semiáridas las relaciones de competencia y facilitación de especies herbáceas establecidas bajo la copa de los matorrales llega a ser determinada por la presencia de herbívoros, de modo que la diversidad, abundancia e identidad de las herbáceas que crecen bajo los mismos varía al eliminar el pastoreo.

También organismos que establecen relaciones simbióticas con las plantas pueden favorecer a las plantas vecinas generando así un proceso de facilitación indirecta (Callaway y Pugnaire, 2007). Por ejemplo, la atracción de polinizadores y dispersores de semillas puede ser denso-dependiente, de modo que la cercanía de otras especies en floración o fructificación puede aumentar el número de visitas de polinizadores y dispersores respectivamente (Moeller, 2004; Hansen *et al.*, 2007; Von Zeipel y Ericsson, 2007). Esto es aún más marcado en el caso de especies no productoras de néctar que dependen para su fertilización de las visitas casuales de polinizadores que son atraídos por otras especies (Lavery y Plowright, 1988; Lavery, 1992). Este es el caso de *Podophyllum peltatum*, cuya polinización depende de las poco frecuentes visitas de abejas reina. La poblaciones de esta especie que crecen cerca de poblaciones de *Pedicularis canadensis* en flor producen una mayor cantidad de frutos y semillas que aquellas lejanas a éstas o cercanas a plantas sin flor (Lavery, 1992). Este tipo de facilitación indirecta entre plantas muy atractivas para los polinizadores y especies que florecen al mismo tipo pero poco atractivas, podría estar bastante extendido en las comunidades, pudiendo ser un proceso clave en el aumento de la diversidad florística de la comunidad (Lavery, 1992; Johnson *et al.*, 2003; Toräng *et al.*, 2006).

Otro caso interesante es el efecto de la presencia de micorrizas en las interacciones de competencia y facilitación entre plantas (Miller y Allen, 1992; Dickie *et al.*, 2005). La facilitación entre plantas mediada por micorrizas se debe fundamentalmente a dos procesos: por un lado la planta facilitadora puede actuar como fuente de propágulos para la planta facilitada y por otro, las micorrizas pueden generar redes de unión entre plantas a través de sus hifas propiciando la transferencia de nutrientes o carbohidratos entre las plantas a las que está unida (Miller y Allen, 1992; Simard y Durall, 2004). Las redes formadas por micorrizas tienen el potencial de influir en los patrones de establecimiento de plántulas, la competencia y facilitación entre plantas y por tanto en la dinámica de las comunidades (Simard y Durall, 2004; Selosse *et al.*, 2006).

En todos los casos anteriormente descritos el balance entre la facilitación y la competencia entre las dos especies de plantas ya no sólo dependerá de sus características y

las condiciones ambientales sino que también estará fuertemente influida por el comportamiento y las características del tercer interactuante (McNaughton, 1978; Booth, 2004). Por lo tanto, la composición de la comunidad vegetal se verá afectada por los procesos de facilitación y competencia entre especies, no sólo directos sino también mediados por otras especies.

9.9. Las interacciones planta-planta como mecanismos para la recuperación de la biodiversidad

La recuperación de interacciones ecológicas es tanto un objetivo en sí mismo, como un medio para acelerar el proceso de restauración de la organización y función ecosistémica en hábitats degradados. Recuperando especies que son interactuantes clave, la biodiversidad y la funcionalidad ecosistémica pueden recuperarse en breve espacio de tiempo. Un aspecto central es conocer las limitaciones a los procesos ecológicos de “construcción” e identificar a las especies clave que desempeñan papeles más relevantes para impulsar la sucesión ecológica. Construcción y destrucción son dos procesos que tienen una clara asimetría temporal: la degradación se puede producir muy rápido, mientras que la construcción requiere de un proceso muchas veces lento de sucesión ecológica (Margalef, 1981). En este sentido, las interacciones ecológicas pueden considerarse como mecanismos de autoorganización en las redes tróficas y en última instancia, motores de la sucesión ecológica.

A continuación planteamos dos escenarios donde ponemos de manifiesto la manera en que las interacciones planta-planta y planta-animal pueden favorecer la recuperación de la biodiversidad:

Escenario 1: Casi no existen plantas pioneras y se trata de iniciar la sucesión primaria

Los factores que limitan la regeneración natural en lugares altamente degradados son la pérdida de suelo, cambios en los parámetros físico-químicos, competencia con especies herbáceas de crecimiento rápido, o incremento de depredación postdispersiva (Nepstad *et al.*, 1991, 1996; Reiners *et al.*, 1994). Dos barreras fundamentales para la regeneración son la falta de semillas en el banco del suelo y la escasa llegada de semillas, sobre todo por dispersión zoócora (Nepstad *et al.*, 1991; Zimmerman *et al.*, 2000; Cubiña y Aide, 2001).

En hábitats que han sido intensamente modificados, y que carecen de capacidad para su propia recuperación natural, son claves las interacciones ecológicas determinantes de la llegada de propágulos. Dos técnicas que pueden utilizarse para acelerar este proceso son el transporte de suelo con banco de semillas a determinados puntos del área degradada, y la colocación de perchas artificiales para fomentar la llegada de aves dispersantes, y por consiguiente, la lluvia de semillas (Reis *et al.*, 2003).

Los primeros animales mutualistas en actuar deben ser especies de lugares abiertos, que toleran las grandes fluctuaciones de temperatura, radiación, etc, como las hormigas y los pequeños paseriformes (Handel, 1997). Si los hábitats del entorno están muy degradados, y apenas pueden actuar como fuentes proveedoras de semillas, la restauración puede potenciarse mediante el establecimiento de núcleos de dispersión

dentro de la zona degradada para atraer polinizadores y dispersantes (Reis *et al.*, 2003). Las actuaciones que potencian la sucesión ecológica en parches concretos dentro de la matriz, con la idea de que posteriormente, los núcleos ya consolidados expandan sus propágulos a la matriz más degradada del entorno son una herramienta de gran potencial (Rey-Benayas *et al.*, 2008).

Los árboles y matorrales productores de fruto carnoso pueden desempeñar un papel muy importante en la recuperación de zonas degradadas, potenciando la restauración de diferentes maneras. Por un lado, los árboles y arbustos producen frutos que atraen a las aves frugívoras, además de servir de posadero a las aves (Guevara y Laborde, 1993; Toh *et al.*, 1999), y por tanto pueden convertirse en puntos que reciben una mayor lluvia de semillas (Nepstad *et al.*, 1996; Carrière *et al.*, 2002; Guevara *et al.*, 2004). Su grado de atracción para las aves depende de los rasgos intrínsecos de la percha, como cantidad y calidad de comida que ofrezca, y extrínsecos, como la distancia a la fuente de alimento más próxima. Cuanto más alejado esté el árbol del borde del bosque, menos atractivo será para las aves, y por consiguiente, menos lluvia de semillas recibirá (Robinson y Handel, 1993; Martínez-Garza y González-Montagut, 1999; Luck y Daily, 2003). En segundo lugar, los árboles aislados generan condiciones microclimáticas bajo sus copas que pueden tener efectos positivos para la germinación y el establecimiento de plántulas (Uhl *et al.*, 1982; Guevara *et al.*, 1986, 1992; Elmqvist *et al.*, 2001). Los efectos combinados de atracción y concentración de semillas, junto con una mejora de las condiciones de germinación, establecimiento y supervivencia potencian el efecto benefactor de los árboles y otras estructuras que pueden actuar como “posaderos” para la restauración de la vegetación en las áreas degradadas.

Escenario 2: las plantas pioneras están ya establecidas, y se trata de favorecer la sucesión secundaria hacia estadios más maduros

Son cada vez más numerosas las evidencias empíricas y experimentales que demuestran que las plantas pioneras tienen en general un efecto positivo sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas y brinzales de especies arbóreas, tanto en montañas mediterráneas (Castro *et al.*, 2002, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004), como en hábitats semiáridos (Maestre *et al.*, 2001, 2003; Gasque y García-Fayos, 2004), e incluso en hábitats méxicos de montaña (García y Obeso, 2003).

Las primeras investigaciones dirigidas a utilizar plantas nodrizas con objetivos de restauración se llevaron a cabo en el Sur de España al final de los años 90 (Castro *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; ver revisión en Padilla y Pugnaire, 2006). Con objeto de desarrollar una técnica de repoblación forestal que reprodujese el patrón espacial de reclutamiento natural (es decir, los juveniles asociados espacialmente a matorrales), en el período 1997-2001 se llevaron a cabo en Sierra Nevada una serie de experimentos de campo. En total se plantaron más de 18.000 plantones de 16 especies arbóreas y arbustivas en 34 parcelas distribuidas a lo largo de un amplio gradiente altitudinal (400-2000 m). En cada parcela, los plantones se colocaron en dos microhábitats, bajo la copa de los arbustos (utilizando siempre las especies más abundantes en cada sitio) y en los espacios abiertos libres de vegetación más próximos (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004). Los resultados muestran que el uso de matorrales como plantas nodriza incrementó considerablemente la supervivencia de los plantones en relación con la técnica convencional,

al tiempo que no disminuyó su crecimiento. El incremento de la supervivencia se obtuvo además para un amplio rango de condiciones ambientales, de especies nodriza, y de especies repobladas (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004).

Los resultados pusieron también de manifiesto que la magnitud del efecto facilitador varía a lo largo de gradientes espaciales y temporales, dependiendo del grado de estrés ambiental. En un gradiente espacial de altitud y orientación, la magnitud de la facilitación fue mayor en exposiciones ecuatoriales y a menor altitud. En estos escenarios, las bajas precipitaciones, unidas a altas temperaturas, provocaron un largo e intenso período de sequía estival, de manera que la supervivencia de las plántulas y juveniles se vio fuertemente beneficiada por la reducción de estas condiciones extremas bajo la copa de los matorrales pioneros. Por el contrario, a mayores altitudes y en exposiciones norte, con temperaturas más bajas durante el verano y, sobre todo, mayor precipitación, la sequía estival resultó mucho menos acusada. En estos escenarios, la reducción del estrés abiótico permitió a las plantas captar recursos y competir entre ellas, por lo que la facilitación del matorral resulta mucho menos evidente. Con respecto a la variabilidad temporal de la facilitación asociada a la precipitación anual, encontramos que la fuerza de la facilitación es mucho menor en años lluviosos que en años secos. Por ejemplo, el verano de 1997 fue templado y húmedo en comparación con los veranos de 2000 y 2001, y por tanto la disponibilidad de agua en el suelo en pleno verano fue significativamente mayor. Esta mayor disponibilidad de agua pudo haber disminuido el estrés en las plantas de dicho año, permitiendo su supervivencia hasta la llegada de las lluvias de otoño. Consecuentemente, el beneficio de vivir en la sombra de los matorrales fue menos evidente en el año “húmedo” (1997) que en los años “secos” (2000 y 2001), ver Gómez-Aparicio *et al.* (2004).

Los matorrales pueden también proteger a los juveniles frente a los herbívoros. Por ejemplo, Baraza *et al.* (2006) en un experimento con dos especies arbóreas, una de baja palatabilidad (*Pinus nigra*) y otra de alta palatabilidad (*Acer opalus* subsp. *granatense*), encontraron un claro efecto del microhábitat en el que fueron plantados (bajo matorrales de palatabilidad contrastada y suelos desnudo) sobre la probabilidad de daño por herbívoros ungulados. Los autores encontraron una asociación positiva entre el porcentaje de brotes dañados de los matorrales y de los juveniles de *A. opalus* subsp. *granatense* plantados bajo ellos, lo que indica que la probabilidad de que un plantón sea consumido estuvo relacionada con lo atractivo que resultó para el herbívoro el matorral bajo el cual se situó. De este modo, la probabilidad de que un plantón de una especie palatable sea comido es menor bajo matorrales poco palatables que bajo matorrales muy palatables (Baraza *et al.*, 2006). Sin embargo, lo contrario ocurrió para los plantones de *P. nigra*, que fueron mayormente dañados cuando se situaron bajo la copa de matorrales. Gómez *et al.* (2001), encontraron un resultado similar con *P. sylvestris*. Asimismo, Rousset y Lepart (1999) encontraron que los juveniles de *P. sylvestris*, debido a su escasa palatabilidad, son capaces de colonizar zonas de pasto más rápido que *Quercus humilis*, gracias a que los ungulados rechazan los juveniles de *P. sylvestris* pero dañan severamente a los de *Q. humilis* localizados en hábitats no protegidos. Así, para especies poco palatables pareciera ser ventajoso crecer fuera de los matorrales a pesar del posible efecto nodriza de los matorrales.

El consumo de los juveniles no sólo estuvo condicionado por la palatabilidad del juvenil y los matorrales bajo los que fueron plantados, sino también por las condiciones

ambientales, como la densidad de herbívoros en la zona o la disponibilidad de otros recursos tales como el pasto (Baraza *et al.*, 2006). Así por ejemplo, el papel protector de los matorrales para los plantones de *A. opalus* subsp. *granatense* se vio fuertemente reducida cuando la presión por herbivoría fue alta, o las condiciones abióticas desfavorables forzaron a los animales al consumo de especies poco palatables (al final de la sequía estival). Por tanto, el papel protector de los matorrales sobre los juveniles de especies leñosas varía en función de la palatabilidad del juvenil y del matorral y la presión de herbívoros (Milchunas y Noy-Meir, 2002; Baraza *et al.*, 2006).

En resumen, la fuerza de la facilitación aumenta según aumenta el estrés ambiental y/o la presión de herbívoros en la montaña mediterránea, siendo proporcionalmente más relevante en cotas bajas y en años secos o zonas con alta presión de herbívoros, lo que enfatiza su potencialidad dada la irregularidad de precipitaciones en la región (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Castro *et al.*, 2002; Baraza *et al.*, 2006). El uso de matorrales como plantas nodriza surge así como una técnica de restauración alternativa que, además de incrementar el éxito de la repoblación, minimiza el impacto sobre el ecosistema, y de hecho imita la sucesión natural desde matorrales pioneros hasta formaciones boscosas.

9.10. Consideraciones finales

Como síntesis de lo aquí expuesto, podemos concluir que las comunidades ecológicas son estructuradas de una manera compleja a través de interacciones de signo positivo y negativo entre múltiples organismos. Gracias a la facilitación, las comunidades ven incrementados varios de los componentes de la biodiversidad, como son la riqueza de especies y la de interacciones. Ahora sabemos además que las comunidades mediadas por facilitación se ensamblan de tal manera que acaban maximizando las distancias filogenéticas entre especies y, por lo tanto, incrementando también la diversidad filogenética. Si la conservación y restauración de la biodiversidad son los fines perseguidos, el uso de especies diversas filogenéticamente junto a la aplicación de los mecanismos que subyacen a la facilitación deberían ser prioritarios en las actuaciones previstas.

Agradecimientos

Gracias a M. Ríos por sus comentarios a la primera versión de este escrito. Estos trabajos han sido financiados por el proyecto PAPIIT de investigación (*Proyectos IN-227605; IN-224808*) otorgado por la DGAPA a Alfonso Valiente-Banuet. Proyecto DINAMED (CGL2005-05830-CO3) del MEC a R. Zamora. Gracias a la *Fundación Ramón Areces* por la beca otorgada a E. Baraza.

S E C C I Ó N

2

Interacciones
en un mundo
cambiante

Introducción

Las interacciones planta-animal juegan un papel primordial en la integridad y funcionamiento de la gran mayoría de los ecosistemas del planeta, en la conservación de la biodiversidad, y, en forma más directa, en nuestro sustento cotidiano mediando la productividad de una parte de nuestra agricultura. Sin embargo, estas interacciones son susceptibles a distintos tipos de perturbaciones de origen antrópico entre las que se incluyen la destrucción y fragmentación de hábitat, cambios en los regímenes de fuego, uso de agroquímicos, la invasión de especies, y el cambio climático global. La evaluación de la importancia de las interacciones planta-animal en la dinámica de las poblaciones y comunidades y el estudio de los efectos de las distintas actividades humanas sobre estas interacciones se han constituido en temas centrales de investigación en el área de la ecología de las últimas dos décadas.

El desarrollo de estos aspectos “aplicados” de las interacciones planta-animal ha estado estrechamente ligado al desarrollo de distintos aspectos conceptuales y metodológicos, muchos de los cuales han sido presentados y explorados en la primera parte de este libro, y que nos han permitido ir más allá de un enfoque fenomenológico en el estudio de cómo el hombre altera las interacciones planta-animal. Por ejemplo, el descubrimiento que las redes mutualistas planta-animal se caracterizan por una estructura asimétrica y anidada (Capítulo 1) nos permite comprender por qué la reproducción sexual de las especies de plantas especializadas en uno o pocos polinizadores son similarmente afectadas por la fragmentación de hábitat que aquellas especies de plantas más generalistas (Capítulo 10), un resultado *a priori* contraintuitivo. También, el desarrollo de modelos matriciales y bayesianos aplicados al estudio de la demografía poblacional (Capítulo 5) nos permite evaluar como la alteración cuanti y/o cualitativa de las interacciones planta-animal, como es el caso de la polinización y dispersión de semillas, puede afectar la supervivencia de distintas especies claves, paraguas, o emblemáticas o incluso modular las tasas de expansión de especies invasoras limitadas por estos mutualismos. Aplicados al terreno de la conservación, este tipo de modelos permite simular los efectos de distintas alternativas de manejo que contemplan estas interacciones, proveyendo la clase de información predictiva-cuantitativa exigida por gestores ambientales y tomadores de decisiones. En su conjunto, los capítulos de esta sección (10-16) pretenden dar una visión actualizada y sintética de la importancia de las interacciones planta-animal en conservación y en nuestra propia supervivencia como especie.

Existe una profusa literatura que examina tanto a nivel empírico como teórico de qué forma las interacciones planta-polinizador son modificadas por las perturbaciones de origen antrópico, particularmente la fragmentación de hábitat. Así como las islas oceánicas poseen una menor diversidad de especies que áreas con condiciones ambientales comparables en el continente, los fragmentos de hábitat también poseen una capacidad disminuida en sustentar biodiversidad con respecto al hábitat continuo original. La disrupción de interacciones claves, como los mutualismos de polinización y dispersión de semillas, y la alteración de otras como la herbivoría y los mecanismos de regulación de los herbívoros por parte de niveles tróficos superiores, pueden explicar parte de la pérdida de la biodiversidad en ambientes fragmentados así como el reem-

plazo de especies especialistas por otras más generalistas. El Capítulo 10 provee una revisión actualizada de la evidencia de los efectos de la fragmentación sobre los distintos tipos de interacciones planta-animal, proveyendo una discusión detallada de los mecanismos responsables. Este capítulo también identifica vacíos de información que creemos servirán de disparadores de nuevos proyectos en esta área.

Las interacciones planta-animal pueden ser críticas no sólo en entender las trayectorias evolutivas de las especies participantes, sino también, como se mencionó más arriba, en predecir las trayectorias demográficas, particularmente de la contraparte vegetal de estas interacciones. En el Capítulo 11 se describe un estudio de caso, el de la dispersión de semillas de *Cryptocarya alba*, una especie arbórea endémica del matorral de Chile Central, dispersada por aves y mamíferos. Los resultados descriptos en este capítulo muestran que la eficiencia e importancia de distintos dispersores puede variar dependiendo del contexto ambiental, demostrando la importancia de preservar ensamblajes diversos y aparentemente redundantes de animales mutualistas.

La invasión de especies es otra de las grandes perturbaciones de origen antrópico que pueden alterar las interacciones planta-animal. Al colonizar un sitio, estas especies de origen exótico interactúan con la biota local modificando en muchos casos la forma en que las especies nativas interactúan entre sí y la estructura de las redes de interacciones mutualistas y antagonistas que éstas integran. Hay dos preguntas relacionadas que son abordadas por el Capítulo 12: ¿Cómo se integran estas especies a las redes de interacciones locales, y cómo modifican las interacciones entre mutualistas nativas? Se desprende de la lectura de este capítulo, que las especies invasoras cooptan frecuentemente el servicio de los mutualistas locales modificando la naturaleza e intensidad de las interacciones entre especies nativas. Los mecanismos a través de los cuales las especies exóticas pueden modificar los mutualismos locales son múltiples y en muchos casos de una gran sutileza. Muchos de estos mecanismos, algunos de los cuales involucran una serie de interacciones indirectas, recién comienzan a ser estudiados en el contexto de las especies invasoras lo que augura que ésta será un tema de investigación de un gran auge en un futuro cercano.

Nuestra capacidad de prevenir y manejar invasiones está claramente relacionada a nuestra capacidad de “predecir” invasiones. Esta predicción está estrechamente relacionada a la identificación de rasgos que hacen que una especie introducida se convierta en una invasora exitosa. En el caso de las plantas con flor, algunos de los rasgos principales son reproductivos y están relacionados a su dependencia de mutualistas animales para su polinización o dispersión de semillas. La incidencia de estos rasgos en las plantas invasoras es explorada en el Capítulo 13. Si bien no existe un solo tipo de rasgo, o combinación de rasgos, que identifiquen a las invasoras exitosas, los resultados basados en el análisis de la extensa base de datos recopilada por los autores demuestran que existen ciertas características altamente frecuentes y otras ausentes que podrían explicar en parte el alto potencial invasivo de estas especies.

Las interacciones planta-animal son también susceptibles a perturbaciones de gran escala, como es el cambio climático global. Aunque todavía tenemos evidencia escasa de sus efectos, podemos anticipar que los cambios a nivel ecofisiológico y fenológico asociados a este fenómeno pueden afectar no sólo interacciones particulares, sino la estructura de distintas redes de interacción. El Capítulo 14 provee una revisión detallada de los efectos directos e indirectos del cambio global sobre las interacciones planta-ani-

mal, un área donde existe una gran diversidad de oportunidades para nuevos proyectos de investigación. En este capítulo, los autores también exploran las consecuencias que tienen estos efectos en el manejo y la conservación.

Las interacciones planta-animal son relevantes en el funcionamiento ecosistémico y preservación de la biodiversidad de prácticamente todos los biomas del planeta, pero posiblemente en pocos sea más aparente que en los bosques tropicales lluviosos. El Capítulo 15 enfocado en las interacciones planta-animal de la selva Amazónica ejemplifica claramente esta relevancia y explora cómo las perturbaciones antrópicas están alterando estas interacciones en este y otros ecosistemas tropicales. Este capítulo provee también claves para la preservación de las interacciones planta-animal, promoviendo el uso racional de los productos de estas relaciones (e.g., miel, frutos, insectos, etc.) y la transferencia del conocimiento científico a las comunidades locales.

Las interacciones planta-animal no sólo tienen una relevancia crítica en el mantenimiento de la biodiversidad, sino que afectan de diversas maneras la productividad de nuestros sistemas agrícolas. En el caso particular de la polinización animal, esta interacción puede ser considerada como un “servicio ecosistémico” por los beneficios directos que proveen los polinizadores, tanto manejados como silvestres, a un gran número de cultivos que dependen de este mutualismo para alcanzar altos rendimientos. El concepto del mutualismo de polinización como servicio ecosistémico y el papel que juegan los remanentes de sistemas naturales y seminaturales como fuente de polinizadores para cultivos aledaños son explorados en el Capítulo 16. La evidencia evaluada en este capítulo contribuye a afianzar el concepto que la preservación de paisajes heterogéneos podría contribuir a un aumento del rendimiento de los cultivos a través de un incremento de la polinización y a la preservación de la biodiversidad remanente.

Creemos que la amplitud de los temas aplicados relacionados a las interacciones planta-animal presentados de esta segunda parte serán de interés a una diversidad de lectores. Por un lado, los investigadores interesados en el área de conservación encontrarán una variedad de interrogantes que esperan respuesta y que pueden servir de simientes para el desarrollo de nuevos proyectos científicos. Por otro lado, aquellos lectores más involucrados con la gestión de los recursos naturales podrán encontrar información actualizada y varios ejemplos demostrando que la preservación de la diversidad específica debe estar íntimamente asociada a la preservación las interacciones planta-animal que la sostienen. Es nuestro objetivo promover la visión que dentro del concepto amplio de “biodiversidad”, las interacciones planta-animal juegan un papel preponderante y que las acciones de manejo tendientes a preservar especies deben estar basadas en un conocimiento profundo, tanto teórico como empírico, de las mismas.

CAPÍTULO 10

Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados

RAMIRO AGUILAR, LORENA ASHWORTH, LUCIANO CAGNOLO, MARIANA JAUSORO,
MAURICIO QUESADA Y LEONARDO GALETTO

10.1. Introducción

Desde los dos últimos siglos el crecimiento de la población humana y la consecuente expansión a gran escala de las fronteras agrícolas, el desarrollo industrial y las aglomeraciones urbanas han resultado en la eliminación de grandes extensiones de vegetación natural, alterando la estructura, distribución y funcionamiento de los ecosistemas (Saunders *et al.*, 1991; Jules *et al.*, 1999; Hobbs y Yates, 2003). Estos cambios, persistentes y generalizados, afectan los patrones estructurales del paisaje, ocasionando un proceso de fragmentación cuyas principales e inmediatas consecuencias son la pérdida de hábitat y la formación de parches de vegetación nativa de variadas formas y tamaños, separados entre sí por una matriz de características muy distintas al sistema original. Generalmente, estos cambios van acompañados de una reducción en los tamaños poblacionales y un aumento en el grado de aislamiento de las poblaciones en los fragmentos remanentes (e.g., Saunders *et al.*, 1991; Rathcke y Jules, 1993; Andrén, 1994; Murcia, 1996; Jules y Rathcke, 1999; Fahrig, 2003).

La fragmentación de hábitat puede modificar la composición, distribución y abundancia de las especies alterando numerosos procesos ecológicos tanto a nivel poblacional como de la comunidad (e.g., Rathcke y Jules, 1993; Andrén, 1994; Fischer y Matthies, 1998; Jules *et al.*, 1999; Harrison y Bruna, 1999). La reducción y el aislamiento de las poblaciones confinadas a los parches de hábitat remanente están a menudo ligados a un aumento de la endogamia, una disminución en el flujo génico y eventos de deriva génica, lo cual puede conducir a una pérdida de diversidad genética (Ellstrand y Elam, 1993; Young *et al.*, 1996; Young y Clarke, 2000). De esta manera, en sucesivas generaciones se esperaría que la aptitud de los individuos remanentes en parches de bosque disminuya haciéndolos más susceptibles a los cambios que se producen en su entorno biótico y abiótico, aumentando así la probabilidad de extinción de estas poblaciones (e.g., Ellstrand y Elam, 1993; Murcia, 1995, 1996; Young *et al.*, 1996; Jules y Rathcke, 1999; Jacquemyn *et al.*, 2002). Estas extinciones locales pueden constituir nuevos nichos vacantes, favoreciendo el establecimiento de especies antes no presentes, como podría ser el caso de especies introducidas y/o invasoras, produciéndose cambios en la composición específica en una región particular (Simberloff, 1988; Harrison y Fahrig, 1995).

Las especies vegetales y animales forman parte de una compleja red ecológica, por lo que si se consideran las intrincadas tramas de interacciones entre los diversos organismos, las consecuencias de la pérdida de alguna especie pueden trasladarse con un efecto en cascada de manera indirecta sobre otros miembros del ecosistema (e.g., Aizen y Feinsinger, 1994a; Murcia, 1996; Dukes y Mooney, 1999; Memmott, 1999). Sin embargo, el efecto que la pérdida de una especie particular pueda tener sobre una interacción dependerá

en gran medida de la estructura de la red de interacciones y del grado de redundancia ecológica de la especie extinta (Bascompte y Jordano, 2006). Las especies vegetales en particular presentan diversas interacciones en diferentes momentos de su ciclo de vida. Tanto las interacciones antagonistas como la depredación, la herbivoría, o el parasitismo y las interacciones mutualistas como la polinización y la dispersión de semillas pueden modelar la dinámica de sus poblaciones en el tiempo y el espacio (e.g., Kearns *et al.*, 1998). En este sentido, las interacciones más críticas para la persistencia de las poblaciones en el largo plazo son aquellas que afectan directamente la reproducción y el reclutamiento de las especies vegetales (Murcia, 1996; Kearns y Inouye, 1997; Kearns *et al.*, 1998). Por estas razones los estudios que evalúan los efectos de fragmentación y pérdida de hábitat sobre los procesos ecológicos que involucran la interacción entre plantas y animales son particularmente importantes para intentar identificar patrones de respuesta de los organismos frente a estas alteraciones antrópicas y, eventualmente, comprender los mecanismos involucrados (e.g., Saunders *et al.*, 1991; Davies *et al.*, 2001; Primack *et al.*, 2001).

En el contexto de la biología de la conservación, es fundamental intentar arribar a generalizaciones acerca de cuán importantes y consistentes son los efectos de fragmentación sobre las interacciones planta-animal a lo largo de una amplia variedad de sistemas. Esto permitirá descubrir patrones emergentes o excepciones que puedan generar conocimiento aplicado a la conservación de la biodiversidad.

Los estudios que evalúan los efectos de la fragmentación sobre distintas interacciones planta-animal se iniciaron a mediados de los años ochenta pero recién en la década de los noventa se ha producido un incremento sustancial en la producción de literatura en esta área. No obstante, el conocimiento que ha surgido de estos estudios no se ha desarrollado de forma pareja entre las diversas interacciones que involucran a plantas y animales. En el caso de los mutualismos, existe una mayor cantidad de trabajos que han evaluado los efectos de fragmentación sobre las interacciones planta-polinizador en comparación con las interacciones planta-dispersor. En tanto que los estudios sobre las interacciones antagonistas, en particular sobre las relaciones planta-herbívoro o planta-depredador de semillas han sido mucho menos frecuentes. El presente capítulo tiene como principales objetivos: (a) revisar el conocimiento acumulado hasta el momento de los efectos de fragmentación de hábitat sobre las interacciones planta-animal, mutualistas y antagonistas, (b) analizar las características ecológicas que hacen a las especies de plantas y animales más o menos susceptibles a la fragmentación, (c) relacionar los efectos de la fragmentación sobre las diferentes interacciones con el objeto de evaluar el efecto neto de la fragmentación sobre las comunidades vegetales, (e) destacar áreas de investigación que aún no han sido exploradas y sugerir futuras direcciones de las investigaciones sobre las interacciones planta-animal en ambientes fragmentados.

10.2. Evolución del marco teórico para el estudio de la fragmentación de hábitat

En distintos momentos se han realizado revisiones históricas de la teoría de fragmentación de hábitat considerando diferentes aproximaciones y variaciones en la profundidad conceptual (e.g., Haila, 2002; McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003; Kattan y Murcia, 2003). Sin embargo, consideramos útil realizar una breve reseña histórica sobre el desarrollo de los distintos marcos teóricos. El número y la caracterización de las

distintas etapas que pueden definirse al considerar la evolución de la teoría relacionada al estudio de la fragmentación resultan arbitrarias, y a los fines didácticos las dividiremos aquí en cuatro:

Biogeografía de islas

El trabajo de MacArthur y Wilson (1967) sobre biogeografía de islas se considera la base teórica de la que originó el concepto moderno sobre fragmentación. Es decir, esta base teórica se utilizó para estudiar el fenómeno de “insularización” de los bosques producto de las actividades del hombre. Esta idea simple se popularizó rápidamente, suponiendo que el estudio de la diversidad de organismos entre islas de origen oceánico (generalmente con un origen histórico común) rodeadas de una matriz uniforme, era análogo al estudio de la diversidad de organismos en fragmentos de bosque (“islas” de vegetación, las que muchas veces no tienen el mismo origen) inmersos en una matriz antrópica que rara vez es uniforme. Por otro lado, también se supuso constancia temporal para las fluctuaciones poblacionales de los organismos. Es decir, la teoría de biogeografía de islas tiene supuestos sobre historia natural que rara vez se cumplen al estudiar fragmentos de bosque. Algunas de las razones de la popularización y estabilización de este marco teórico pueden encontrarse en Haila (2002).

Metapoblaciones

La teoría de metapoblaciones (Levins 1969), si bien se formuló casi contemporáneamente a la de biogeografía de islas, no comenzó a utilizarse en estudios de fragmentación sino hasta principios de 1980. El aporte fundamental que hace esta teoría al desarrollo del marco conceptual de la fragmentación es comenzar a evaluar con mayor profundidad los organismos que viven en ambientes fragmentados, incorporando la toma de datos detallados a escala del paisaje (metapoblaciones) para evidenciar procesos ecológicos y cambios en los parámetros poblacionales. Es decir, ya no se enfatiza tanto en el análisis e interpretación de los patrones, como propone el enfoque biogeográfico.

Incorporación del paisaje

La definitiva incorporación del paisaje al concepto de fragmentación lleva a una subdivisión conceptual, donde fundamentalmente se reconoce la pérdida de hábitat, referido a la disminución total del área del hábitat original, y la fragmentación *per se*, referido a la subdivisión y configuración espacial de los fragmentos de hábitat. Es decir, se incorporan particularidades del hábitat fragmentado que son evaluados considerando distintas escalas temporales y espaciales. Se reconoce la importancia de caracterizar cuidadosamente la matriz y también de empezar a tomar datos allí. Asimismo, comienza a evaluarse la heterogeneidad del hábitat al compararse las particularidades sobre la calidad del hábitat dentro y entre los fragmentos.

Incorporación de escalas funcionales de los organismos

Esta aproximación conceptual incorpora definitivamente la perspectiva de los distintos organismos que viven en los paisajes fragmentados y las interacciones particulares que

se establecen entre ellos, lo cual determina, fundamentalmente, que se reconozca la complejidad de la dinámica del paisaje, y que se enfatice la necesidad de incrementar los estudios que consideren parámetros demográficos de los organismos y las distintas interacciones que se establecen a lo largo del ciclo de vida.

Las distintas ideas que hemos desarrollado brevemente se siguen utilizando en la actualidad, muchas veces sobrepuestas entre sí. Queda claro que a pesar del gran avance conceptual que experimentó el marco teórico utilizado para el estudio de los efectos de fragmentación de hábitat y del gran número de proyectos realizados o en ejecución en todo el mundo sobre esta problemática, la teoría disponible no ha sido lo suficientemente exitosa para entender y explicar la complejidad de los sistemas fragmentados. A nuestro entender, esta apreciación no es pesimista, sino todo lo contrario, ya que resulta un desafío para los ecólogos y nuevos estudiantes interesados en la fragmentación del hábitat para seguir desarrollando la teoría y refinar los métodos de muestreo y análisis de datos, algo que seguramente ocurrirá durante los próximos años.

10.3. Interacciones mutualistas en ambientes fragmentados

Interacciones planta-polinizador

Los animales polinizadores (insectos, aves y algunos mamíferos y reptiles) son los principales responsables del proceso de polinización de la gran mayoría de las Angiospermas, el mayor grupo de plantas terrestres (Buchmann y Nabhan, 1996). La eficacia de los polinizadores en remover, trasladar y depositar polen compatible en los estigmas tiene un profundo efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas (Kearns *et al.*, 1998; Young y Clarke, 2000). Una semilla que surge del proceso de reproducción sexual representa una fase de dispersión independiente e implica una nueva oportunidad para mantener o incrementar la diversidad genética y el potencial para adaptarse a nuevos ambientes, por lo que es un estadio fundamental para el establecimiento y la persistencia de las poblaciones de plantas en el largo plazo (Rathcke y Jules, 1993; Young *et al.*, 1996; Wilcock y Neiland, 2002). Al mismo tiempo, los polinizadores son beneficiados por las plantas que visitan, puesto que en ellas encuentran alimento, sitios de nidificación y apareamiento, refugio, etc., estableciéndose de esta manera una interacción mutualista (Buchman y Nabhan, 1996). En esta interacción, los animales realizan la transferencia de polen entre plantas de una determinada especie e inclusive entre especies diferentes, cumpliendo un rol fundamental en la regeneración, mantenimiento y diversificación de las poblaciones naturales. Por lo tanto, en tiempo ecológico los polinizadores contribuyen a la preservación de la cobertura vegetal, en tanto que en tiempo evolutivo pueden facilitar la hibridación interespecífica, uno de los mecanismos que genera la materia prima para un potencial proceso de especiación (Rieseberg *et al.*, 2003; Hegarty y Hiscock, 2005), incrementando así la diversidad global de especies de plantas.

La facultad adquirida evolutivamente por las plantas de interactuar con animales vectores de polen ha mejorado la eficiencia en la transferencia de polen hacia los estigmas de otros individuos conespecíficos favoreciendo el exocruzamiento (Hamrick *et al.*, 1992; Spira, 2001; Aizen *et al.*, 2002). Recientemente se ha demostrado que en esta interacción los insectos en particular presentan una menor tolerancia a la perturbación antrópica que las plantas (Maes y VanDick, 2001; Poyry *et al.*, 2006). Por lo tanto, esta

dependencia del mutualismo con animales para la reproducción también podría actuar como un factor de riesgo al aumentar el nivel de susceptibilidad reproductiva de las plantas a la fragmentación y otras formas de perturbación del hábitat (Bond, 1994; Renner, 1998; Spira, 2001; Aizen *et al.*, 2002). Es decir, cualquier cambio que experimente la comunidad de polinizadores como consecuencia de la fragmentación de hábitat, podría propagar su efecto en la cantidad y/o calidad del polen depositado sobre los estigmas (xenógamo vs autógeno), y así afectar la capacidad reproductiva de las plantas (Aizen y Feinsinger, 1994a; Wilcock y Neiland, 2002; Quesada *et al.*, 2003, 2004). Por lo tanto, en el largo plazo, es de esperar que la simplificación y disrupción de los mutualismos planta-polinizador, como consecuencia de la fragmentación de hábitat, produzcan una disminución sustancial en la calidad y/o cantidad de semillas producidas y de esta manera se establezca el primer paso del colapso demográfico de las poblaciones de plantas (Aizen *et al.*, 2002; Cascante *et al.*, 2002; Aguilar *et al.*, 2006).

Polinizadores

La función de los polinizadores es de gran importancia no sólo para la integridad y funcionamiento de los ecosistemas naturales sino también para la productividad de muchos agroecosistemas generados por el hombre (ver Aizen y Chacoff, este volumen). Las disminuciones globales y las extinciones locales de poblaciones de polinizadores naturales se han incrementado notablemente en las últimas décadas (Didham *et al.*, 1996; Allen-Wardell *et al.*, 1998; Kearns *et al.*, 1998; Biesmeijer *et al.*, 2006). En general, se ha observado que la fauna de polinizadores es particularmente sensible a las alteraciones del hábitat causadas por la fragmentación, produciéndose disminuciones en la riqueza y abundancia, y cambios tanto en la composición de especies de los ensambles como en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores (Didham *et al.*, 1996; Murcia, 1996; Aizen y Feinsinger, 2003; Bhattacharya *et al.*, 2003; Quesada *et al.*, 2003). Desde el punto de vista de los polinizadores, el proceso de fragmentación puede implicar pérdida de sitios de nidificación, apareamiento y menor diversidad y disponibilidad de alimento a nivel del paisaje. Sin embargo el nuevo paisaje fragmentado no es percibido de la misma manera por todas las especies puesto que estos cambios pueden ser perjudiciales para ciertas especies y beneficiosos para otras (Ewers y Didham, 2006; Steffan-Dewenter *et al.*, 2006). Esto se debe a que existe una gran variabilidad en los rasgos ecológicos de las especies de polinizadores que pueden generar una susceptibilidad diferencial a la fragmentación del hábitat. Entre los caracteres indicadores de susceptibilidad se pueden destacar la variabilidad en el tamaño poblacional, la especialización en los requerimientos alimenticios y de hábitat, el comportamiento de forrajeo, la capacidad de movimiento, la cantidad de generaciones por año y el tamaño corporal (revisado en Tscharrntke *et al.*, 2002; Aizen y Feinsinger, 2003; Biesmeijer *et al.*, 2006).

El grado de especialización en el recurso floral de los polinizadores es un rasgo que ha sido postulado como un importante determinante de susceptibilidad de los polinizadores a la fragmentación de hábitat (Kunin, 1993; Bond, 1994; Kearns *et al.*, 1998; Aizen y Feinsinger, 2003). Los polinizadores que se especializan en uno o unos pocos recursos florales son más proclives a sufrir efectos de fragmentación, pues la abundancia, riqueza y/o composición de las especies vegetales tiende a modificarse en los fragmentos

de bosque (Rosenzweig, 1995; Aizen y Feinsinger, 2003; Cagnolo *et al.*, 2006). De esta manera, si el recurso floral específico disminuye o desaparece de los fragmentos de bosque también desaparecerán los polinizadores asociados a ese recurso. Por el contrario, los polinizadores generalistas, que utilizan una amplia variedad de especies con flores para alimentarse, no serán tan afectados por la fragmentación pues la ausencia de una o más especies en un fragmento de bosque puede ser reemplazada por otras especies en flor (Kunin, 1993; Bronstein, 1995; Murcia, 1996). Esta ausencia de especificidad, conjuntamente con un mayor oportunismo en el uso del recurso es precisamente lo que permite que los polinizadores generalistas predominen y persistan en los fragmentos de bosque (Steffan-Dewenter y Tschardt, 2000; Ashworth *et al.*, 2004).

En relación con la capacidad de movimiento existe un gran rango de distancias de recorrido dependiendo de los diferentes grupos de polinizadores. En insectos, por ejemplo, escarabajos (Coleóptera) y moscas (Díptera) polenívoros presentan un reducido rango de forrajeo de sólo unos 10-20 metros (Mayfield, 2005). Las abejas solitarias (Himenóptera, Apoidea) forrajean a una escala espacial de aproximadamente 250 m, en tanto que los abejorros (Himenóptera, Apidae) pueden buscar recursos a mayores distancias (~2.500 m, Steffan-Dewenter *et al.*, 2001). Las mariposas (Lepidóptera), en cambio, pueden llegar a recorrer unos 5.000 m en búsqueda de alimento (Bergman *et al.*, 2004). Finalmente, entre los mamíferos se ha registrado que ciertos murciélagos nectarívoros pueden recorrer distancias de forrajeo de hasta 100 km en una sola noche (Horner *et al.*, 1998). Así, es de esperarse que en un paisaje fragmentado, donde el aislamiento entre los remanentes de bosque puede ser grande, las especies con menor capacidad de movimiento serán probablemente las más afectadas negativamente. Estudios recientes con especies de abejas y moscas que difieren en sus capacidades de vuelo apoyan la predicción anterior (Maes and Van Dyck, 2001; Kotiaho *et al.*, 2005; Biesmeijer *et al.*, 2006). No obstante, la capacidad de vuelo no garantiza por sí misma la posibilidad que los polinizadores atraviesen las matrices de paisajes fragmentados (Murcia, 1996; Ghazoul, 2005a). Existen diversos factores bióticos y abióticos que pueden impedir el movimiento de los polinizadores en ambientes altamente perturbados como las matrices antrópicas que rodean los fragmentos (Stoner *et al.*, 2002; Bhattacharya *et al.*, 2003; Quesada *et al.*, 2003).

La fragmentación puede ocasionar la pérdida de especies de polinizadores que comparten rasgos ecológicos causando a su vez pérdida de funciones en el ecosistema. Por ejemplo, abejas solitarias, cuya capacidad de movimiento es restringida, contribuyen más a los servicios de polinización que especies de abejas con mayor capacidad de movimiento (Klein *et al.*, 2003a; Potts *et al.*, 2006). Como consecuencia de estos cambios, se ha demostrado que las primeras especies en perderse son las más eficientes del ensamble y que las especies remanentes no logran compensar los servicios de polinización al incrementar en abundancia (Larsen *et al.*, 2005). Finalmente, otro aspecto poco estudiado considera los tiempos generacionales de las poblaciones de insectos polinizadores. La pérdida de especies de polinizadores es comparativamente más frecuente entre especies univoltinas que multivoltinas en ambientes fragmentados (Maes and Van Dyck, 2001; Kotiaho *et al.*, 2005; Biesmeijer *et al.*, 2006). Estos hallazgos ponen en evidencia que la pérdida de especies de polinizadores no es azarosa (ver Tschardt *et al.*, 2002; Larsen *et al.*, 2005). Así, los cambios que afecten diferentes aspectos de la diversidad del ensamble de polinizadores (riqueza, abundancia,

diversidad funcional y composición de especies) van a tener profundas consecuencias sobre la comunidad vegetal y por ende sobre el funcionamiento del ecosistema (Fontaine *et al.*, 2006).

Plantas polinizadas por animales

En el ámbito de la ecología reproductiva de plantas, los argumentos teóricos sugieren que las plantas y los polinizadores poseen atributos biológicos particulares que resultan en respuestas ecológicas diferentes a la fragmentación del hábitat (e.g., Bond, 1994; Waser *et al.*, 1996; Renner, 1999; Aizen y Feinsinger, 2003; Hobbs y Yates, 2003; Harris y Johnson, 2004). De esta manera, la reproducción en las plantas podría ser diferencialmente susceptible a la fragmentación de hábitat dependiendo de ciertos rasgos que caracterizan y modelan la relación y el grado de dependencia reproductiva de las plantas y sus polinizadores. Uno de estos atributos es el grado de dependencia reproductiva del mutualismo de la polinización (Bond, 1994; Murcia, 1996; Aizen y Feinsinger, 2003). En este sentido, el sistema de compatibilidad de las plantas es un rasgo importante para evaluar esta dependencia del mutualismo. Las plantas autocompatibles (AC) pueden ser consideradas autógamas facultativas, pues si bien requieren de polinizadores para transportar el polen hacia otros individuos conespecíficos, poseen la ventaja de poder utilizar polen del mismo individuo (autógamo o geitonógamo) o de otros individuos (xenógamo) para producir semillas. Ciertas especies además, pueden poseer la capacidad de reproducirse vía autogamia espontánea, sin la intervención de polinizadores. Así, la dependencia del mutualismo de las plantas AC puede ser facultativa. Las plantas autoincompatibles (AI), por el contrario, son xenógamas obligadas ya que sólo pueden utilizar polen de otros individuos conespecíficos y por lo tanto presentan una alta dependencia de los polinizadores para reproducirse (Richards, 1997). Es de esperarse que las plantas AI sean más susceptibles a los cambios inducidos por la fragmentación en los ensambles de polinizadores y así ver más negativamente afectada su reproducción que las plantas AC.

Otro determinante importante del riesgo de disrupción del mutualismo en hábitats fragmentados es el grado de especialización en la polinización (Bond, 1994; Johnson y Steiner, 2000). Las especies vegetales varían ampliamente en su grado de especialización en la polinización, pudiendo utilizar desde cientos de polinizadores hasta tan sólo una especie. Si bien es un rasgo continuo, en la práctica las plantas son consideradas generalistas (G) cuando son polinizadas por varias o muchas especies de animales de diferentes taxa, o especialistas (E), cuando son polinizadas por una o pocas especies de animales relacionados taxonómicamente (Bawa, 1990; Bond, 1994; Herrera, 1996; Renner, 1999). Según surge de la teoría, las plantas E podrían ser más susceptibles a la disrupción del mutualismo ocasionada por la fragmentación de hábitat, pues no podrían compensar la pérdida de sus parejas mutualistas específicas con otros polinizadores alternativos (Bond, 1994; Waser *et al.*, 1996; Fenster y Dudash, 2001). Por el contrario, las plantas G serían más resilientes a los cambios producidos por la fragmentación de hábitat en su ensamble de polinizadores, pues la ausencia de algún polinizador podría ser amortiguada por otros polinizadores de su amplio ensamble (Morris, 2003).

Polinización y reproducción de plantas en ambientes fragmentados

Las hipótesis hasta aquí expuestas con relación a la susceptibilidad reproductiva diferencial de las plantas a la fragmentación según su sistema de compatibilidad y su especialización en la polinización, no habían sido puestas a prueba de manera formal y general hasta hace poco tiempo. A través de revisiones bibliográficas cualitativas, Aizen *et al.* (2002) y Ghazoul (2005b) encontraron una proporción similar de especies con distintos sistemas de compatibilidad (AC y AI) y especialización en la polinización (E y G) cuya reproducción fue afectada negativamente por la fragmentación de hábitat. Es decir, ambas revisiones sugerían que los diferentes sistemas de compatibilidad o el grado de especialización en la polinización no determinarían una mayor o menor susceptibilidad en la respuesta reproductiva de las plantas. Por lo tanto, los autores concluyen que no es posible realizar generalizaciones sobre la susceptibilidad de las plantas a la fragmentación basándose exclusivamente en los sistemas de compatibilidad o de polinización. No obstante, recientemente se realizó una nueva revisión bibliográfica pero con una aproximación cuantitativa que permitió estimar no sólo la magnitud y el sentido del efecto de la fragmentación sino también la variabilidad del efecto a través de las especies vegetales (Aguilar *et al.*, 2006). Las revisiones cuantitativas como el meta-análisis son estadísticamente más robustas que las tradicionales revisiones cualitativas y por lo tanto son herramientas más precisas para establecer generalizaciones y responder a una mayor variedad de interrogantes (Arnqvist y Wooster, 1995; Gurevitch y Hedges, 2001). En esta última revisión se evaluaron los efectos de fragmentación naturales, sobre el proceso de polinización de 50 especies y la reproducción sexual de 89 especies, pertenecientes a 45 familias con diversas formas de vida distribuidas en diferentes sistemas naturales de distintas regiones del mundo y los resultados difirieron de las revisiones anteriores de Aizen *et al.* (2002) y Ghazoul (2005b). En este trabajo se encontró que la fragmentación tiene un efecto grande, negativo y significativo sobre la polinización ($d = -0.782$) y el éxito reproductivo ($d = -0.608$) del conjunto de especies vegetales evaluadas (Figura 10.1). Esto es, independientemente de los rasgos ecológicos, historia de vida de las especies, y tipos de hábitat donde se crecen, el balance global de los efectos de la fragmentación sobre la polinización y reproducción de las plantas es considerablemente negativo (Figura 10.1). Por otro lado, la única variable categórica que explicó las diferencias de las magnitudes del efecto entre las especies fue el sistema de compatibilidad. Los otros rasgos que se evaluaron (el sistema de polinización, la combinación simultánea del sistema de polinización y de compatibilidad, la forma de vida y el tipo de hábitat), por el contrario, no estarían determinando susceptibilidad reproductiva diferencial a la fragmentación (Figura 10.1, Aguilar *et al.*, 2006). En relación con estos últimos resultados, la ausencia de diferencias significativas en la magnitud del efecto entre plantas E y G coincide con lo observado por Aizen *et al.* (2002), es decir ambos grupos de especies son afectados negativa y significativamente por la fragmentación (Figura 10.1B). Estos resultados contradicen lo esperado a partir de los conceptos teóricos clásicos que sostienen que las especies E, por poseer menor diversidad de interacciones deberían ser negativamente más afectadas que las G (Bond, 1994; Waser *et al.*, 1996; Renner, 1999; Johnson y Steiner, 2000). Una posible explicación a este patrón de respuesta ha sido recientemente desarrollada por Ashworth *et al.* (2004). La similar susceptibilidad reproductiva entre plantas E y G podría deberse a la asimetría en las

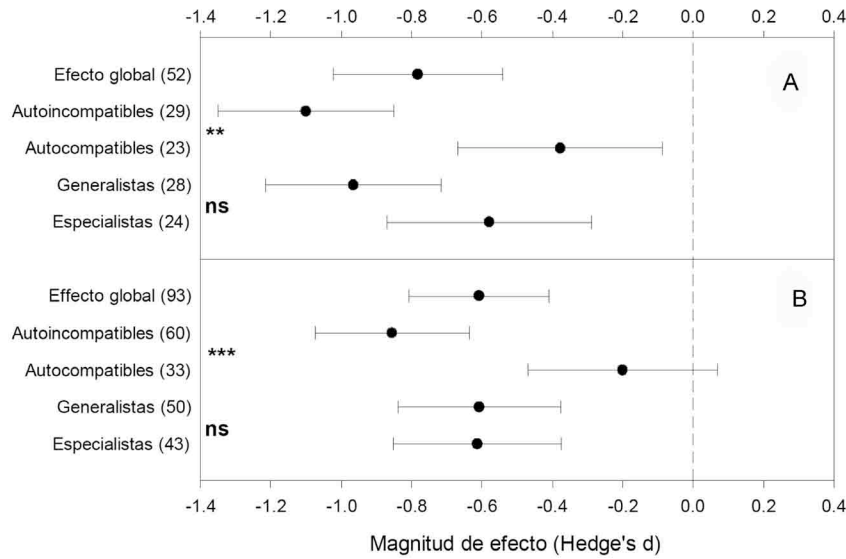
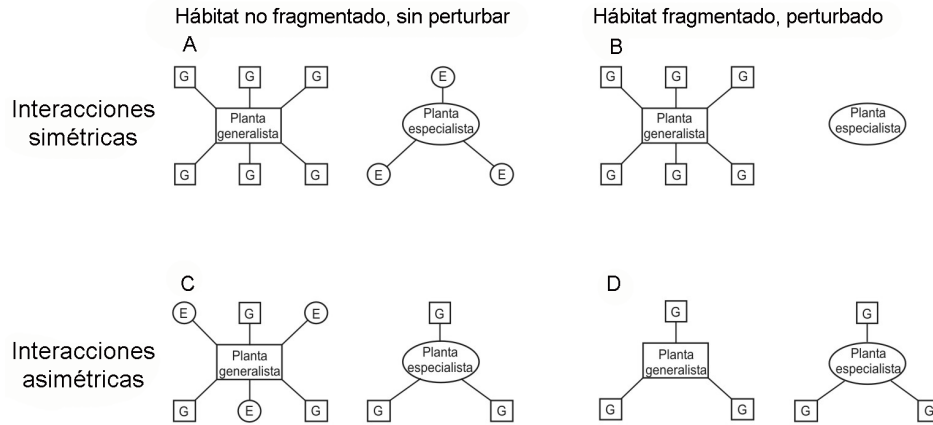


Figura 10.1. Magnitudes de efecto ponderadas e intervalos de confianza corregidos del 95% de la fragmentación de hábitat sobre (A) el proceso de polinización en 50 especies vegetales (52 puntos de datos) y sobre (B) el éxito reproductivo en 89 especies vegetales (93 puntos de datos). En cada panel (A y B) se muestran las comparaciones dentro de las categorías de sistemas de compatibilidad y especialización en la polinización, los asteriscos indican diferencias significativas entre las categorías. ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$, ns: no significativo. La línea de puntos indica el valor cero de la magnitud de efecto. Gráfico obtenido y modificado de Aguilar *et al.* (2006).

interdependencias que caracteriza a las interacciones planta-polinizador (Vázquez y Simberloff, 2002; Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004) y al hecho de que los polinizadores con hábitos alimenticios generalistas predominan en los fragmentos de bosque (Murcia, 1996; Aizen y Feinsinger, 2003). De esta manera, si bien las plantas E poseen comparativamente menor diversidad de interacciones que las G, al interactuar principalmente con polinizadores generalistas, no experimentarían grandes cambios en su ensamble como consecuencia de la fragmentación (Figura 10.2). Las plantas G, que poseen mayor diversidad de interacciones y lo hacen con ambos tipos de polinizadores, generalistas y especialistas, en un ambiente fragmentado perderían sólo la fracción de polinizadores especialistas y por lo tanto ambos tipos de plantas quedarían similarmente expuestos a los efectos de la fragmentación (Figura 10.2, Ashworth *et al.*, 2004). Siguiendo este razonamiento, tanto plantas G como E mantendrían sólo sus interacciones más persistentes (*sensu* Pimm, 1991). Únicamente las plantas G perderían parejas de interacción, perdiendo así su capacidad de amortiguamiento ante futuros cambios.

Por el contrario, al evaluar la susceptibilidad reproductiva según los sistemas de compatibilidad de las especies, la tendencia que surge a partir del meta-análisis es diferente de la encontrada en las revisiones previas de Aizen *et al.* (2002) y Ghazoul (2005b). En la revisión cuantitativa, la magnitud del efecto negativo de la fragmentación fue muy grande en las especies AI y significativamente superior a la de especies AC, donde la magnitud del efecto además no difirió significativamente de cero (Figura 10.1B). La mayor susceptibilidad reproductiva a la fragmentación del hábitat de las especies AI concuerda con la hipótesis planteada, la cual señala que estas especies al requerir indispensablemente polen de otros individuos conespecíficos para producir semillas y, por lo tanto, ser altamente dependientes de los polinizadores, serán más proclives a ver afectada su reproducción si la fragmentación modifica la riqueza, composición, abun-

Figura 10.2. Representación esquemática de la especialización en las interacciones planta-polinizador. En la especialización simétrica (A), las plantas generalistas son polinizadas por muchos diferentes polinizadores generalistas (G) mientras que las plantas especialistas son polinizadas por uno o unos pocos taxa de polinizadores especialistas (E). De tal manera que la fragmentación (B) afectará negativamente con mayor fuerza a las plantas especialistas en comparación con las generalistas. En el caso de la especialización asimétrica (C), las plantas generalistas son polinizadas por muchos taxa de polinizadores especialistas y generalistas, mientras que las plantas especialistas son polinizadas fundamentalmente por uno o pocos taxa de polinizadores generalistas, de manera que existiría similar susceptibilidad reproductiva a la fragmentación de hábitat para las plantas especialistas y generalistas (D). Gráfico obtenido y modificado de Ashworth *et al.* (2004).



dancia y/o el comportamiento de los polinizadores (e.g., Didham *et al.*, 1996; Aizen y Feinsinger, 1994a, 2003; Kearns *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003). Estos cambios en el ensamble de polinizadores pueden modificar los patrones de transferencia de polen (calidad y/o cantidad) y por lo tanto afectar negativamente la reproducción de plantas (Wilcock y Neiland, 2002; Quesada *et al.*, 2003; Matthies *et al.*, 2004). La posibilidad de que los cambios en el éxito reproductivo sean consecuencia de cambios mediados por la fragmentación a través de la polinización, es apoyada por el análisis de correlación realizado con 50 especies de plantas donde se encontró una relación positiva y significativa entre la magnitud del efecto de la fragmentación sobre la polinización y la reproducción (Figura 10.3, Aguilar *et al.*, 2006). Es decir, esta relación positiva estaría indicando que la causa más inmediata de la reducción en el éxito reproductivo de las plantas en ambientes fragmentados es la limitación por polen/polinizador.

De manera interesante, recientemente se ha observado que en sitios donde se ha registrado pérdida de polinizadores, también se ha observado pérdida de especies vegetales, registrándose particularmente la ausencia de especies vegetales con mayor dependencia reproductiva sobre los polinizadores (Biesmeijer *et al.*, 2006). Estos resultados coinciden con la tendencia de que las especies AI son más susceptibles a reducir su capacidad reproductiva en ambientes fragmentados (Aguilar *et al.*, 2006). Ambos resultados sugieren que los efectos que la fragmentación tenga sobre los polinizadores tendrán repercusiones sobre la demografía de las plantas, especialmente en especies cuya dinámica poblacional es sensible a los cambios en la producción de semillas, como aquellas que no presentan crecimiento clonal, con pocos episodios reproductivos y/o carecen de banco de semillas (Bond, 1994; Larson y Barrett, 2000; Ashman *et al.*, 2004).

Interacción planta-dispersor en ambientes fragmentados

La dispersión es el proceso mediante el cual la progenie se mueve desde el ambiente inmediato de sus progenitores para asentarse en un área relativamente distante. A diferencia de los animales, la dispersión de la progenie en plantas es un evento de carácter pasivo pues la semilla no controla el proceso de dispersión ni tampoco decide cuál será su

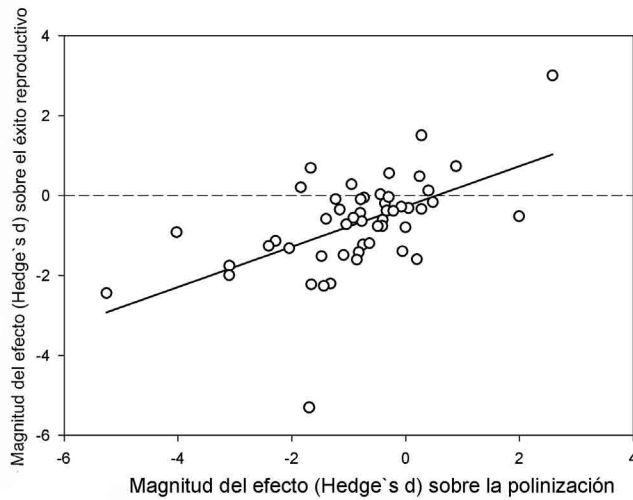


Figura 10.3. Relación entre las magnitudes de efecto de la fragmentación sobre la polinización y el éxito reproductivo de 50 especies vegetales. Coeficiente de correlación $r = 0.55$ significativo a $P < 0.001$. Las líneas de puntos indican valores cero en las magnitudes de efecto. Grafico obtenido y modificado de Aguilar *et al.* (2006).

lugar de asentamiento. Mientras que los progenitores animales tienen poco o ningún rol en determinar el curso de dispersión de sus progenies autónomas, en plantas, la dispersión de la progenie está determinada por los rasgos de la planta madre y no por rasgos de la progenie (Sorensen, 1986; Herrera, 2002). La dispersión de semillas por animales es un fenómeno intrínsecamente heterogéneo que involucra una enorme diversidad de linajes de plantas y animales, mecanismos próximos y relaciones funcionales, ecológicas y evolutivas entre plantas y animales y no siempre representan un mutualismo en el sentido estricto. A diferencia de lo que se observa en la relación mutualista planta-polinizador, donde los animales invertebrados, esencialmente insectos himenópteros, juegan el papel más importante, en el proceso de dispersión de semillas son animales vertebrados, y en particular frugívoros, los que predominan en la interacción. Dependiendo de la manera en que se establece la interacción y de los mecanismos involucrados, se pueden separar tres grandes categorías funcionales: (I) Dispersión por “cosecha imperfecta”, realizada por granívoros que se alimentan de las mismas semillas pero una proporción de éstas eventualmente escapa de la muerte y germina, convirtiendo a los depredadores en dispersores ocasionales. (II) Dispersión por adhesión externa, donde las semillas en la planta madre se adhieren accidentalmente a la superficie externa de los animales. Este tipo de dispersión no se la considera un mutualismo pues el inadvertido dispersor no recibe ningún beneficio de la planta (Herrera, 2002). (III) Dispersión vía el interior de los animales, donde las semillas maduras dentro de frutos carnosos son ingeridas por vertebrados frugívoros y luego escupidas, regurgitadas o defecadas en condiciones aptas para la germinación. Este último constituye el sistema de dispersión mutualista más difundido y más diverso ecológica y evolutivamente, en que los animales obtienen alimento de las plantas que visitan y las plantas son beneficiadas por el servicio de dispersión de su progenie (Herrera, 2002). El movimiento de semillas a grandes distancias de la planta madre es un fenómeno poco común pero de enorme importancia ecológica y evolutiva (Cain *et al.*, 2000; Trakhtenbrot *et al.*, 2005; Soons y Ozinga, 2005) y que es fundamentalmente mediado por animales dispersores (Sorensen, 1986; Nason *et al.*, 1997; Jordano *et al.*, 2007). La posibilidad de cuantificar la dispersión y establecimiento

de semillas es crucial para determinar la conectividad genética actual de las poblaciones de plantas remanentes en fragmentos de bosque. Mientras la dispersión de polen involucra el movimiento de un genoma haploide, la dispersión de semillas involucra el movimiento de genes derivados de ambos padres. Por lo tanto, en términos de unidad, la dispersión de semillas contrarresta más efectivamente la diferenciación entre poblaciones que la dispersión de polen (Nason *et al.*, 1997). Asimismo, a diferencia del flujo de polen, que implica la migración de genes entre poblaciones establecidas, el flujo de semillas puede resultar tanto en migración como en colonización de hábitats vacantes. Así, esta fase de dispersión diploide independiente es fundamental en tanto que provee el potencial para colonizar y adaptarse a nuevos ambientes (Cain *et al.*, 2000; Wilcock y Neiland, 2002).

Dispersores de semillas

Al igual que los polinizadores, los animales dispersores varían en su susceptibilidad a la fragmentación. Especies restringidas exclusivamente al consumo de frutos (i.e., frugívoros estrictos al menos en algún momento de sus vidas), presentarán un mayor riesgo de extinción local que especies más oportunistas en el uso del recurso (i.e., especies con dietas mixtas o frugivoría irregular) (Estrada *et al.*, 1993; Turner, 1996; Thiollay, 1999; Moran *et al.*, 2004). Asimismo, dentro de los considerados frugívoros estrictos existen aquellos que consumen frutos sobre una o unas pocas especies de plantas y otros que consumen frutos sobre un amplio espectro de especies vegetales. Esta especialización evolutiva al nivel de especies es análoga a la caracterización de la especialización en la interacción planta-polinizador. Otro aspecto clave en la susceptibilidad de los dispersores a la fragmentación, como ocurre con los polinizadores, es su capacidad de movimiento, pues les confiere el potencial de utilizar recursos a diferentes escalas espaciales. Especies de dispersores con poca movilidad se verán más afectadas por la fragmentación que aquellas con mayor movilidad (Estrada *et al.*, 1994; Kattan *et al.*, 1994; Chiarello, 1999). Los mamíferos frugívoros no voladores (e.g., primates y roedores) y reptiles frugívoros tienen menor capacidad de cruzar las matrices antropogénicas hostiles que circundan las áreas de bosque, en tanto que para las aves y los murciélagos frugívoros esta posibilidad es mucho más factible (Guariguata *et al.*, 2000; Griscom *et al.*, 2007). No obstante, como se ha observado con polinizadores, el rasgo de movilidad no asegura por sí mismo que los animales dispersores voladores efectivamente crucen las matrices. Por ejemplo, en un paisaje fragmentado del sur de México, el movimiento de Tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) se vio restringido a parches que presentaban un bajo valor costo-distancia, existiendo un umbral de costo-distancia más allá del cual los movimientos entre los fragmentos fueron muy raros (Graham, 2001). Similarmente, al evaluar los movimientos de aves en paisajes fragmentados de la selva amazónica, (Van Houtan *et al.*, 2007) encontraron que las aves se mueven mayores distancias dentro de bosques continuos que entre fragmentos. Actualmente se están desarrollando modelos espacialmente explícitos de dispersión y ocupación de parches de animales en ambientes fragmentados que utilizan parámetros cada vez más realistas al tiempo que incorporan aspectos de la configuración e historia del paisaje, características de movilidad de los animales, comportamiento, etc. (e.g., Alderman *et al.*, 2005; Pearson y Dawson, 2005; Gros *et al.*, 2006; Castellon y Sieving, 2006). Estos tipos de modelos acoplados a

estudios empíricos serán una poderosa herramienta para evaluar y predecir la dinámica del movimiento de animales dispersores en ambientes fragmentados.

Plantas dispersadas por animales

Como consecuencia de la fragmentación de hábitat, en general las comunidades de animales son inmediatamente afectadas, mientras que las comunidades vegetales pueden permanecer sin cambios por un largo período (Corlett y Turner, 1997; Phillips, 1997). En plantas que dependen de animales para dispersarse, los cambios en la composición de la comunidad animal que afecten a especies frugívoras también afectarán los procesos de dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas (e.g., Santos *et al.*, 1999; Benítez-Malvido, 1998; Cordeiro y Howe, 2001; Marsh y Loiselle, 2003; Jordano *et al.*, 2007). La cantidad de lluvia de semillas que llega a fragmentos y bosques continuos podría verse alterada por cambios en la diversidad, abundancia, dieta o comportamiento de los animales dispersores (Bond, 1994; Harrington *et al.*, 1997; Bruna, 2002). Como ocurre con la polinización, el colapso de los mutualismos de dispersión como consecuencia de la fragmentación puede resultar en la extinción local de especies vegetales en el mediano o largo plazo en los fragmentos remanentes (Bond, 1994; Hobbs y Yates, 2003). En este sentido, los factores que determinan la probabilidad de disrupción del mutualismo de dispersión son similares a los indicados para el mutualismo de polinización y que afectan la reproducción de las plantas, aunque existen algunos aspectos adicionales. Similarmente a lo planteado para el mutualismo de la polinización, el grado de dependencia de las plantas en el mutualismo de la dispersión, en este caso para disparar la germinación y el efectivo reclutamiento de plántulas, también estaría determinando mayor susceptibilidad a la fragmentación y pérdida de hábitat (Bond, 1994) aunque es un aspecto poco conocido. En principio se reconoce como un rasgo muy variable, con plantas que son muy dependientes de los dispersores para la germinación (revisado en Janzen 1983), y el reclutamiento (Slingsby y Bond, 1985; Louda, 1989) y otras muy poco dependientes (Janzen, 1983; Pierce y Cowling, 1991). Una alta dependencia sobre los dispersores implica que las semillas de las especies vegetales necesitan indefectiblemente pasar por el tracto digestivo de animales para poder germinar y/o ser depositadas en sitios con condiciones que faciliten la germinación. Determinar este rasgo en especies vegetales no es una tarea sencilla, pero definitivamente es información muy importante para determinar el grado de susceptibilidad en la dispersión frente a la fragmentación de hábitat. El nivel de susceptibilidad a la fragmentación considerando el grado de especialización en el mutualismo de dispersión podría enmarcarse análogamente sobre la hipótesis que surge para la especialización en la polinización (Bond, 1994; Aizen *et al.*, 2002, Aguilar *et al.*, 2006). Esto es, plantas que presenten un amplio ensamble de especies de frugívoros dispersores de semillas podrían ser menos susceptibles a los cambios ocasionados por la fragmentación en comparación con plantas que presenten un reducido ensamble de frugívoros (Bond, 1994). Siguiendo esta analogía, y considerando que también se ha observado que las redes de interacciones planta-dispersor presentan en la naturaleza una fuerte asimetría (Bascompte *et al.*, 2003), podríamos anticipar una ausencia de diferencias en la susceptibilidad entre plantas especialistas y generalistas en la dispersión, a partir de la hipótesis planteada por Ashworth *et al.* (2004). En este caso, no obstante, esta explicación teórica debería

apoyarse en evidencia empírica, para lo cual se deberá incrementar sustancialmente el número de estudios de caso de los efectos de fragmentación sobre el proceso de dispersión de especies vegetales conociendo paralelamente el grado de especialización del dispersor. Una cuestión importante a considerar, sin embargo, es que a diferencia de la interacción planta-polinizador, donde la enorme mayoría de polinizadores son insectos voladores, en el caso de la interacción planta-dispersor deberíamos considerar no sólo el número de parejas de dispersores de la planta y el grado de especialización en el recurso del dispersor (i.e., el grado de especialización evolutiva de la planta y el dispersor respectivamente), sino también las características en términos de movilidad de los gremios de dispersores incluidos en los ensamblajes de las plantas. En un caso extremo se podría esperar que los efectos de fragmentación sean muy diferentes para dos plantas generalistas en la dispersión si una de ellas interactúa con dispersores voladores (e.g., aves y murciélagos) y la otra sólo con dispersores no voladores (roedores, primates, reptiles, etc.). Dentro de la literatura generada hasta el momento, la capacidad de movimiento del vector de dispersión aparece como una característica determinante en la capacidad de aminorar los efectos de fragmentación sobre el proceso de dispersión de las plantas. Se ha observado con cierta consistencia que las especies vegetales dispersadas por viento son menos afectadas por la fragmentación que las dispersadas por animales. Dentro de estas últimas en ciertos casos se ha observado que las dispersadas por vertebrados voladores son menos afectadas que las dispersadas por mamíferos no voladores (e.g., Foster *et al.*, 1986; Fore *et al.*, 1992; Tabarelli *et al.*, 1999; Bacles *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2006; Price, 2006). Un aspecto interesante observado en algunos estudios es la relación positiva entre el éxito reproductivo de las plantas y la probabilidad de atraer más animales dispersores (e.g., Blake y Hoppes, 1986; Ratiarison y Forget, 2005). Es decir, la capacidad de atraer dispersores puede depender de la cantidad de frutos producidos por el individuo en un evento reproductivo, independientemente de la condición de fragmentación. En estos casos, podrían observarse efectos en cascada o bien de compensación entre ambos procesos. Si los individuos en fragmentos de bosque sufren disminuciones en su éxito reproductivo también presentarán menor cantidad y/o diversidad de visitas de animales dispersores, aun cuando sus dispersores tengan el potencial de llegar a esos fragmentos. Por el contrario, una alta producción de frutos en fragmentos podría atraer a más frugívoros oportunistas que igualen los niveles de remoción de semillas a los bosques continuos (Ratiarison y Forget, 2005). En este sentido podríamos especular que las plantas que posean sistemas de autoincompatibilidad, cuya producción de frutos se ve negativamente afectada en ambientes fragmentados (Aguilar *et al.*, 2006) y que sean dispersadas por frugívoros también podrían sufrir una disminución en el proceso de dispersión, independientemente de los efectos que la fragmentación ejerza sobre sus frugívoros dispersores.

Dispersión de plantas en ambientes fragmentados

Debido al comportamiento de los animales dispersores en sus patrones de forrajeo y deposición de las semillas, existe una mayor dificultad para evaluar el proceso de dispersión mediado por animales en comparación con los modelos de dispersión por viento (Nason *et al.*, 1997). Es por esto que los estudios empíricos de los efectos de fragmentación sobre la dinámica de dispersión en plantas que utilizan animales dispersores son más

escasos que estudios sobre polinización (Hobbs y Yates, 2003). Esto limita la posibilidad de establecer generalizaciones, de manera que nos remitiremos a revisar los estudios de caso y evaluar las tendencias encontradas hasta el momento. A partir de una búsqueda bibliográfica en el ISI Web of Science utilizando las palabras clave “fragment* AND seed dispers*” encontramos más de 350 artículos que evaluaban algún aspecto de la dispersión de semillas en ambientes fragmentados entre los años 1985 a 2007. Entre estos trabajos existe una enorme heterogeneidad de objetivos, temáticas, aproximaciones (teóricas y empíricas) y organismos estudiados. Entre estas contribuciones se pueden destacar estudios realizados en el contexto de la fragmentación de hábitat para evaluar (I) parámetros genéticos en plantas asociados al proceso de dispersión de semillas, (II) la dinámica de movimiento de animales dispersores, (III) desarrollo de modelos teóricos para evaluar dispersión de semillas y animales dispersores y (IV) estudios observacionales de la dinámica de dispersión de plantas en ambientes fragmentados. Entre estos últimos estudios se encuentran trabajos en plantas dispersadas por viento, por adhesión externa al cuerpo de animales y por ingestión mediada por frugívoros, sobre estos últimos concentramos nuestra atención. Encontramos 29 artículos que evaluaron los efectos de la fragmentación de hábitat sobre la dispersión de semillas de especies vegetales mediada por frugívoros (Apéndice I). Las metodologías, escalas y aproximaciones entre estos estudios fueron variadas, un solo estudio realizó un experimento natural utilizando frutos artificiales (Galetti *et al.*, 2003), mientras que en 19 trabajos se evaluaron los efectos de fragmentación sobre la dispersión de 41 especies vegetales focales, en tanto que 9 trabajos evaluaron estos efectos al nivel de la comunidad, considerando múltiples especies vegetales sin identificarlas individualmente. Entre estos últimos, los resultados surgen a partir de censos de especies vegetales, sus semillas o plántulas y/o de sus dispersores frugívoros (porcentaje, riqueza, etc.) en ambientes fragmentados y continuos. La enorme mayoría de los estudios han sido realizados con árboles de bosques tropicales, sólo 6 trabajos en bosques templados y 1 en bosques subtropicales. Para cada trabajo caracterizamos la capacidad de movilidad del ensamble de frugívoros dispersores como voladores (aves y murciélagos), no voladores (fundamentalmente primates y roedores) o de ambos tipos. Las tendencias encontradas en cada estudio (a nivel de la comunidad y de las especies) muestran que en la mayoría de ellos se documentan efectos negativos de la fragmentación sobre el proceso de dispersión de las plantas estudiadas (Figura 10.4A). Al evaluar las tendencias sobre las 41 especies vegetales, se observa que el 85% de ellas presenta efectos negativos sobre el proceso de dispersión en ambientes fragmentados (Figura 10.4A) medido de diferentes formas (e.g., % semillas removidas o dispersadas, número de frutos consumidos, número de plántulas, etc.). La capacidad de movimiento de los animales frugívoros asociados a las plantas no parece reflejar susceptibilidad diferencial a la fragmentación (Figura 10.4B). Esto indicaría que los frugívoros voladores no necesariamente son más hábiles en cruzar matrices hostiles. No obstante, al examinar las escalas de trabajo de los estudios se observa que difieren ampliamente en las características de los paisajes fragmentados estudiados (e.g., rango de tamaños de parches, grado de conectividad del paisaje, tipo de matriz, etc.). Es posible que estas diferencias impidan observar si la capacidad de movimiento de los frugívoros es un factor que indique mayor o menor susceptibilidad a los efectos de pérdida y fragmentación de hábitat sobre el proceso de dispersión de semillas. Las diferencias en las características de los estudios en términos de escalas, metodologías y variables evaluadas, sumadas

a un número relativamente bajo de especies vegetales estudiadas comprometen por el momento la posibilidad de realizar generalizaciones cuantitativas más robustas. No obstante, las fuertes tendencias encontradas en esta revisión cualitativa permiten afirmar que la fragmentación altera los patrones de forrajeo de los animales frugívoros y consecuentemente disminuye la cantidad de semillas dispersadas de la mayoría de las especies estudiadas. Estos cambios podrían tener un impacto en los procesos de reclutamiento y establecimiento de plántulas, afectando la dinámica demográfica de las plantas en fragmentos de bosque (Hobbs y Yates, 2003).

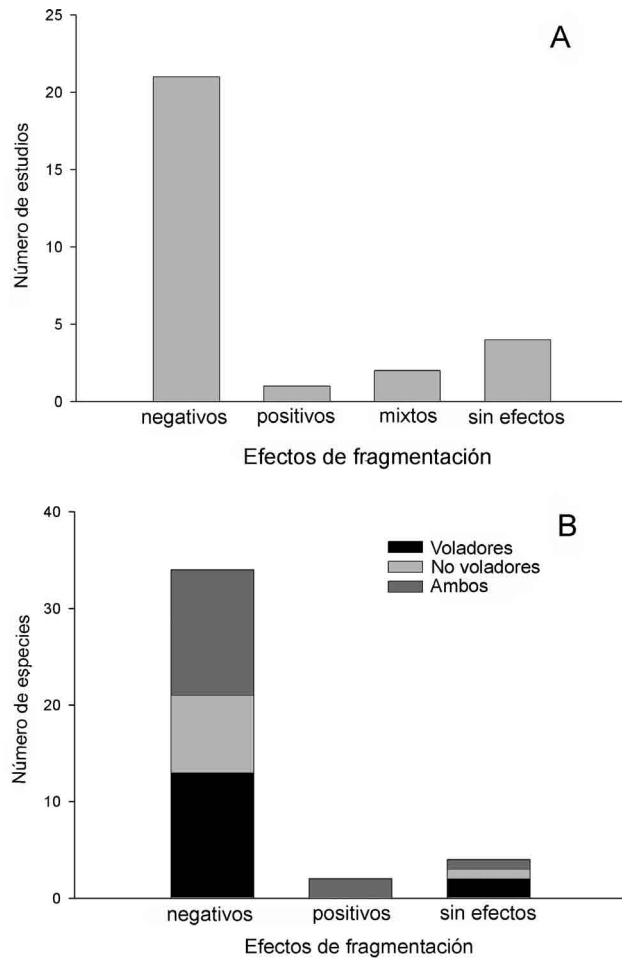


Figura 10.4. Número de estudios (A) y de especies (B) con efectos negativos, positivos, mixtos y neutros de fragmentación de hábitat sobre el proceso de dispersión de semillas mediado por animales frugívoros.

10.4. Interacciones antagonistas en ambientes fragmentados

Interacción planta-herbívoro

La herbivoría es una de las áreas más relevantes en el estudio de las interacciones antagonistas planta-animal debido a que se trata de un importante componente en la dinámica de casi todos los ecosistemas (Crawley, 1997b). El daño producido por los herbívoros puede tener un impacto negativo en el crecimiento y éxito reproductivo de las plantas (Zangerl *et al.*, 2002), lo cual puede a su vez, influir en los balances compe-

titivos y finalmente en la composición de la comunidad (Janzen, 1970, Dirzo, 1984). El proceso de herbivoría representa el primer eslabón de las cadenas tróficas, afectando la cantidad de energía que llegará a los niveles tróficos superiores a través de depredación y parasitismo (Cebrian, 2004). Se ha postulado que sistemas más productivos sostendrán una mayor riqueza de especies que sistemas menos productivos, permitiendo el desarrollo de cadenas tróficas más largas y diversas (Wright, 1983, Srivastava y Lawton, 1998). Por otra parte, la herbivoría no sólo afecta a los niveles tróficos directamente relacionados con los herbívoros sino también a los descomponedores y, como consecuencia, al proceso de ciclado de nutrientes. Esto es así debido a que el daño provocado por los herbívoros en las hojas, así como los desechos que éstos generan, acelerarían el proceso de descomposición, permitiendo que la planta disponga de nutrientes para crecimiento (Mulder *et al.*, 1999; Chapman *et al.*, 2003). La herbivoría juega un papel crucial en el desempeño de las plantas, ya que puede afectar directamente a la ganancia de carbono de éstas mediante la remoción de tejido fotosintético e, indirectamente, a través de la inducción de compuestos defensivos costosos o interrumpiendo el movimiento de agua y nutrientes (Zangerl *et al.*, 2002). En este sentido, la presencia de herbívoros y el daño que éstos provocan afectarán negativamente la aptitud de las plantas dependiendo de la fenología, la magnitud y la localización del daño realizado ya que, por ejemplo, la remoción de tejidos reproductivos o de plántulas tendría un profundo impacto en la dinámica poblacional de las especies (Zangerl *et al.*, 2002; Bach y Kelly, 2004). Esta situación convierte a la herbivoría en una fuerza capaz de alterar la estructura genética, poblacional y comunitaria de la vegetación, así como los procesos y dinámica de los ecosistemas (Chapin III *et al.*, 1996; Crawley, 1997ab). Sin embargo, no todas las plantas tienen igual palatabilidad, ni todas responden a la herbivoría de la misma manera (Coley y Kursar, 1996). En tal sentido, las diferencias tanto en los niveles de ataque como en la respuesta al daño, podrían alterar los balances competitivos entre plantas, determinando la coexistencia o exclusión de especies (Carson y Root, 2000; Center *et al.*, 2005). Por ejemplo, se ha demostrado que el éxito de algunas especies invasoras podría estar relacionado con la ausencia de interacciones antagónicas, como la herbivoría (Keane y Crawley, 2002).

Herbivoría y fragmentación

La consecuencia más obvia del proceso de fragmentación es la pérdida de hábitat para las especies, unida al aislamiento de los hábitats remanentes y al incremento en la proporción de ambiente de borde (Fahrig, 2003). Este último aspecto que introduce la fragmentación es muy importante pues también puede afectar la dinámica de las interacciones planta-animal. Los bordes de bosque generados por deforestación se encuentran sometidos a condiciones microclimáticas más extremas que el interior, dependiendo de la estructura de la vegetación de la matriz circundante. Cerca de los bordes la luminosidad es mayor, existe mayor amplitud térmica, la humedad es menor, y son más frecuentes los incendios y las caídas de árboles debido al viento (Murcia, 1995; Kapos *et al.*, 1997; Didham y Lawton, 1999). Los niveles de herbivoría pueden ser modificados tanto por fuerzas ascendentes, determinadas por los recursos abióticos y las plantas, como por fuerzas descendentes, producto del control de los herbívoros ejercido por sus enemigos naturales (Power, 1992). Entre las primeras, las características químicas y morfológicas

de las plantas (Coley y Kursar, 1996; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003) y la composición de especies de la comunidad vegetal (Landsberg y Ohmart, 1989) pueden determinar la cantidad de energía y nutrientes disponible para los herbívoros. Por otra parte, los procesos descendentes, como depredación y parasitismo, podrían mantener los niveles de herbivoría bajo control mediante la regulación de los tamaños poblacionales de los herbívoros (Hairston *et al.*, 1960). La fragmentación del hábitat puede modificar, como ha sido demostrado ampliamente, tanto factores relacionados a los procesos ascendentes como a los descendentes (Saunders *et al.*, 1991). A continuación evaluamos cómo la fragmentación puede afectar estas dos fuerzas de control de la herbivoría.

Control ascendente de la herbivoría

Cambios en las condiciones ambientales pueden reducir el tamaño de las hojas y aumentar su dureza (Oguchi *et al.*, 2006), lo cual podría determinar menores niveles de herbivoría en los bordes de bosque o en remanentes pequeños sometidos a una mayor relación perímetro/área. Contrariamente, una mayor luminosidad acompañada por el reemplazo de las especies de interior por plantas de crecimiento rápido más palatables (Crawley, 1997) podrían permitir el desarrollo de poblaciones de herbívoros más densas (Wright, 1983) incrementando los niveles de herbivoría en bordes. En este sentido, plantas con un bajo balance entre Carbono y Nitrógeno y baja dureza de hojas (usualmente encontrados en especies de crecimiento rápido) serían preferidas por herbívoros generalistas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003). La evidencia indica que la fragmentación del hábitat puede afectar a la comunidad vegetal, disminuyendo la riqueza y alterando la composición de especies (Iida y Nakashizuka, 1995, Lawesson *et al.*, 1998; Hill y Curran, 2001; Honnay *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2002, Cagnolo *et al.*, 2006). La disminución en la riqueza de especies de plantas puede afectar positivamente a los niveles de herbivoría ya que se ha encontrado mayor daño en forestaciones mono-específicas al compararlas con plantaciones mixtas (Vehviläinen *et al.*, 2006). Por otra parte, los bordes o los remanentes de hábitat pequeños, al tener una gran superficie de contacto entre dos tipos de ambiente, podrían contener tanto especies de interior como de la matriz circundante (Brothers y Springarn, 1992; Murcia, 1995). En este sentido, en remanentes pequeños de bosque templado de Estados Unidos, se registró una mayor densidad y diversidad de lepidópteros plaga de cultivos que en bosques de mayor tamaño (Summerville, 2004ab). Sin embargo, la relación entre la presencia de estas especies y los niveles de herbivoría que soportan las plantas no ha sido evaluada. Al mismo tiempo, cambios en el comportamiento de los herbívoros podrían aumentar los niveles de herbivoría en bordes o parches de bosque remanentes de menor tamaño, ya que algunas especies de insectos podrían verse obligadas a depositar sus huevos en mayor densidad o sobre plantas no preferidas ante la escasez o ausencia de plantas hospederas o sobreabundancia de competidores (Fagan *et al.*, 1999; Elzinga *et al.*, 2005).

Control descendente de la herbivoría

La fragmentación de hábitat puede afectar de manera descendente a los niveles de herbivoría, a través de cambios en el control ejercido por los enemigos naturales de los herbívoros (Power, 1992). La depredación de herbívoros tendría un efecto estabilizador

en la comunidad vegetal ya que la ausencia de enemigos naturales de herbívoros produciría un efecto en cascada pudiendo afectar a la comunidad vegetal (Dyer y Letorneau, 1999; Dyer y Stireman III, 2003). La hipótesis de rango trófico (Holt *et al.*, 1999) postula que la sensibilidad a la fragmentación de hábitat aumenta a medida que se asciende en las cadenas tróficas, dado que las especies consumidoras experimentan los efectos de la fragmentación sobre sus propias poblaciones y las de sus recursos (Kruess y Tscharrntke, 1994; Zabel y Tscharrntke, 1998). Modelos basados en la teoría de metapoblaciones coinciden en que los depredadores serían más afectados por la fragmentación que sus presas, e indican que la ausencia de los primeros podría resultar en explosiones poblacionales de herbívoros y en sobreexplotación de las plantas (Kondoh, 2003; Solé y Montoya, 2005). La evidencia empírica actual parece apoyar estos resultados ya que se registraron menores niveles de mortalidad de herbívoros por parasitismo en ambientes fragmentados (Roland, 1993, Kruess y Tscharrntke, 1994; Taylor y Merriam, 1996; Thies *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2006), aunque no siempre esta relajación del control biológico resultó en disminuciones de los niveles de herbivoría (Valladares *et al.*, 2006). Los casos más notables de cascadas tróficas provienen de las islas de hábitat remanente generadas luego de la inundación de selvas tropicales para la formación de lagos en Panamá y Venezuela. Allí se observó el proceso de relajación de las comunidades biológicas provocado por la pérdida y aislamiento de hábitats, constituyendo experimentos naturales de gran magnitud. En estos sistemas, los depredadores de mayor tamaño se extinguieron de las islas más pequeñas, liberando de control descendente a las poblaciones de herbívoros como hormigas cortadoras (Rao, 2000; Terborgh *et al.*, 2001; Feeley y Terborgh, 2006). Como resultado de esto, los herbívoros aumentaron considerablemente sus poblaciones en islas pequeñas, modificando la comunidad vegetal a través de la remoción de las plántulas más palatables (Rao *et al.*, 2001; Terborgh *et al.*, 2006).

Evidencia empírica

Realizamos una revisión de la literatura generada hasta el momento en relación con los efectos de fragmentación sobre el proceso de herbivoría. Los estudios que abordaron explícitamente la relación entre fragmentación y herbivoría se resumen en el Apéndice II, indicando sus características y resultados más relevantes. En esta revisión no se contemplaron trabajos donde el origen de la fragmentación del hábitat era natural (ecotonos, mosaico natural de parches, etc.), ni tampoco trabajos que registraran daños sobre partes reproductivas de las plantas, o aquellos en que se infieren los niveles de herbivoría a partir de la densidad de herbívoros sin mediciones directas. De esta manera, se incluyeron sólo aquellos estudios en que la fragmentación era producto de remoción de la vegetación original como consecuencia de la actividad humana o mediante su manipulación con fines experimentales. La mayor parte de los trabajos analizados se desarrollaron en bosques templados, mediante aproximaciones observacionales. La diferencia entre borde e interior es uno de los tópicos más abordados, siendo la mayoría de los estudios de una temporada de duración y enfocados a una especie de planta. Los estudios que analizaron el efecto del aislamiento y área de fragmento muestran resultados dispares indicando que la fragmentación del hábitat puede ocasionar incrementos o reducciones en los niveles de herbivoría. Tampoco se observan tendencias claras en lo que respecta a las diferencias entre borde e interior repartiéndose la evidencia en par-

tes iguales entre efectos positivos, negativos o neutros de los bordes sobre la herbivoría (Apéndice II). Los estudios analizados muestran una alta heterogeneidad, no sólo en los resultados obtenidos sino también en los enfoques y metodologías aplicadas. Más aún, algunos de estos estudios encontraron diferencias importantes en los niveles de herbivoría que soportan distintas especies de plantas y que la respuesta a la fragmentación puede ser diferente según el grupo de herbívoros en cuestión lo que, sumado a los cortos períodos de observación de la mayoría de los trabajos, disminuye la posibilidad de generalizar estos resultados.

El efecto de la fragmentación de hábitat sobre los niveles de herbivoría constituye un tópico de gran relevancia ecológica pero escasamente representado en la literatura. Es necesario no sólo incrementar los estudios sino también comenzar a diseñar estudios que permitan comprender mejor la relación entre herbivoría y fragmentación. Por ejemplo, poner a prueba hipótesis relacionadas a los mecanismos por los que la fragmentación podría afectar los niveles de herbivoría. En este sentido, las visiones de control ascendente y descendente podrían aportar un buen marco teórico. Asimismo, unificar la metodología y medir la herbivoría como proporción de hoja o biomasa removida por herbívoros permitirían comparar resultados entre estudios ya que es la forma más comúnmente utilizada. Por otra parte, el marcado y seguimiento de hojas a lo largo de una temporada permitiría no solamente evaluar los niveles de daño sino también identificar variaciones temporales (Landsberg y Ohmart, 1989).

Si se desea conocer la respuesta al nivel comunitario de los efectos de la fragmentación sobre la herbivoría, sería necesario ampliar el número de especies bajo estudio incluyendo plantas con diferentes estrategias de vida. Por otra parte, al existir mecanismos que pueden afectar de manera opuesta a los niveles de herbivoría, podría esperarse que en fragmentos, algunas especies muestren valores extremos de herbivoría pero que la respuesta promedio de la comunidad no muestre diferencias entre ambientes continuos y fragmentados. Esta situación podría abordarse estudiando los coeficientes de variación en los niveles de herbivoría que soportan las comunidades de plantas en fragmentos y continuos. Finalmente, sería muy interesante abordar el proceso de herbivoría en el marco del estudio de redes tróficas. Considerando que las especies se encuentran embebidas en intrincadas redes de interacción que raramente se presentan como cadenas lineales, el estudio de redes tróficas que involucre tanto a plantas y herbívoros como a sus enemigos naturales permitiría evaluar el papel de los efectos indirectos (mediados por especies no involucradas directamente en la relación) de la fragmentación sobre la herbivoría.

Interacción planta-depredador de semillas predisposición

Entre las interacciones antagonistas que involucran a plantas y animales, la depredación de semillas es considerada en numerosos ecosistemas como una de las mayores fuentes de mortalidad de la progenie vegetal (Nurse *et al.*, 2003; Hulme y Kollmann, 2005; Honek y Martinkova, 2005; Nakagawa *et al.*, 2005). El daño en las semillas puede ser producido por un amplio espectro de animales como mamíferos, aves e insectos (Bustamante y Simonetti, 2000; Nakagawa *et al.*, 2005; Orrock *et al.*, 2006; Hanson *et al.*, 2006), ya sea antes de ser manipulada por un agente dispersor (depredación pre dispersión) o luego de dicha manipulación (depredación post dispersión). Los depreda-

dores pueden reducir significativamente tanto la cantidad de semillas producidas por la planta (Louda *et al.*, 1990; Johnson *et al.*, 2004) como la calidad de las semillas sobrevivientes, ya que pueden consumir selectivamente semillas de mayor tamaño, las cuales constituyen un recurso más atractivo y de mayor calidad que las semillas pequeñas (Celis-Diez *et al.*, 2004). Esto posteriormente puede repercutir en el banco de semillas de las poblaciones (en caso de poseerlo) y el reclutamiento de las plántulas (Louda *et al.*, 1990; Schelin *et al.*, 2004; Camargo-Ricalde *et al.*, 2004; Honek y Martinkova, 2005; Pizo *et al.*, 2006), ya que las semillas de mayor tamaño producen plantas más vigorosas y con mayores habilidades competitivas (Celis-Diez *et al.*, 2004; Weppeler y Stöcklin, 2006). Entre la diversidad de depredadores de semillas, los insectos constituyen un grupo muy importante (Louda *et al.*, 1990; Silvius, 2005) llegando a ocasionar pérdidas en la producción de semillas superiores al 70% (Johnson *et al.*, 2004; Camargo-Ricalde *et al.*, 2004; Nakagawa *et al.*, 2005; Horvitz *et al.*, 2005). Al respecto, Nakagawa *et al.* (2005), encontraron para diferentes especies de la familia Dipterocarpaceae que la depredación ocasionada por insectos supera significativamente a la de vertebrados. La depredación de semillas afecta de manera directa el éxito reproductivo de las plantas, pues disminuye el número y la calidad de progenie producida. Estas alteraciones en la aptitud biológica de los individuos repercutirán en la dinámica demográfica de esas poblaciones (Sperens, 1997; Cummings *et al.*, 1999; Nurse *et al.*, 2003; Camargo-Ricalde *et al.*, 2004; Hulme y Kollmann, 2005) lo cual tendrá consecuencias al nivel de la comunidad. En este sentido, existen antecedentes que indican que la intensidad de depredación de semillas se relaciona inversamente con la densidad de plántulas bajo la planta madre (Calvo-Irabien e Islas-Luna, 1999; Santos y Telleria, 1994; Fröborg y Eriksson, 2003; Pizo *et al.*, 2006). Es decir que en ausencia de depredadores la agregación de las plántulas sería mayor en las cercanías de la planta madre (Bustamante y Simonetti, 2000) aumentando la competencia intraespecífica.

Los depredadores de semillas ejercen un rol importante en el mantenimiento de la diversidad de especies en una comunidad vegetal, disminuyendo la competencia interespecífica entre plantas (Janzen, 1971a). Esto resulta de gran importancia al menos en algunos sistemas de alta diversidad como los bosques tropicales donde la estructura de la comunidad de árboles estaría progresivamente determinada por dicha competencia. Así, como resultado de la acción de los depredadores de semillas se espera encontrar una comunidad con mayor diversidad de especies de plantas, mientras que en ausencia de depredadores la comunidad estaría dominada por especies competitivamente superiores (Janzen, 1970). De este modo, si los depredadores fueran removidos, es probable que la abundancia relativa de determinadas especies de plantas se modifique (Janzen, 1971a). En el contexto de la fragmentación, se sabe que la riqueza de plantas de la comunidad disminuye como consecuencia directa de la disminución del área y la pérdida de hábitat (Cagnolo *et al.*, 2006). En el mediano plazo, la menor riqueza de especies puede ser consecuencia del aumento de la competencia interespecífica causada por la disminución en la depredación de semillas (Cascante *et al.*, 2002). Por ello, la evaluación de la depredación resulta un eslabón necesario para intentar dilucidar el impacto de los depredadores de semillas sobre la demografía poblacional de diferentes especies de plantas y en consecuencia sobre la diversidad de una comunidad (Janzen, 1971a; Nakagawa *et al.*, 2005).

Insectos depredadores de semillas

Para los insectos, las semillas representan un recurso fundamental en el desarrollo y la supervivencia de las larvas ya que constituyen el soporte necesario para la oviposición y un importante alimento en su dieta, rico en proteínas y minerales (Fenner *et al.*, 2002; Nurse *et al.*, 2003; Cariveau *et al.*, 2004; Garcia-Robledo *et al.*, 2005). En la mayoría de los trabajos donde se evaluó la depredación de semillas en ambientes fragmentados, el daño predispersión en las semillas fue ocasionado fundamentalmente por larvas de lepidópteros y coleópteros de la familia Bruchidae (Cunningam, 2000a; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Cascante *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2004; Chacoff *et al.*, 2004; Ward y Johnson, 2005). Estos insectos se caracterizan por poseer un tamaño reducido, movilidad restringida y una dieta especializada, rasgos particulares que los haría vulnerables a la fragmentación de hábitat (Crawley, 2000).

Depredación de semillas y fragmentación

La fragmentación de hábitat puede modificar y/o interrumpir las interacciones mutualistas y antagonistas (Calvo-Irabién e Islas-Luna, 1999; Steffan-Dewenter y Tschardt, 1999, 2002; Cunningam, 2000a; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Lienert y Fischer, 2003; Diekötter *et al.*, 2007), afectando la red de interacciones bióticas de la comunidad (Valladares *et al.*, 2006; Dupont y Nielsen, 2006). En la mayoría de los estudios donde se ha evaluado la depredación de semillas en relación a la fragmentación de hábitat, se ha considerado al factor fragmentación como reducciones en el área de los sitios remanentes del sistema original o modificaciones en la densidad de conespecíficos vegetales en poblaciones remanentes de bosque (Apéndice III). Un aspecto común en la mayoría de estos estudios es que han sido realizados a nivel poblacional considerando especies vegetales perennes, a excepción de un trabajo que evaluó una especie de vida corta (Calvo-Irabién e Islas-Luna, 1999). En los trabajos analizados, en general la pérdida de semillas causada por los insectos tendió a disminuir con la fragmentación, es decir, la intensidad de la depredación disminuyó con el aumento de la fragmentación de hábitat (Apéndice III). A partir de los antecedentes que existen con respecto a la relación mutualista planta-polinizador, y que fueron abordados en la primera sección de este capítulo, se conoce que en general la abundancia y riqueza de los polinizadores disminuyen como consecuencia de la fragmentación (Aizen y Feinsinger, 1994b; Ghazoul y McLeish, 2001; Barbosa y Marquet, 2002; Aizen y Feinsinger, 2003; Quesada *et al.*, 2004). Estas alteraciones en la disponibilidad de polinizadores a menudo conducen a una disminución en la producción de semillas con el aumento de la fragmentación del hábitat (Ghazoul y McLeish, 2001; Ward y Johnson, 2005; Aguilar *et al.*, 2006). Debido a que la tasa de depredación se encuentra positivamente correlacionada con la producción de semillas (Janzen, 1971a; Costin *et al.*, 2001), un menor éxito reproductivo puede llevar a una disminución en la tasa de depredación. En este sentido, las plantas autoincompatibles, que son negativamente más afectadas por la fragmentación en la producción de frutos y semillas que las especies autocompatibles (Aguilar *et al.*, 2006) podrían experimentar menores niveles de depredación de semillas. Es decir, con el aumento de la fragmentación la depredación de semillas podría impactar proporcionalmente menos sobre las especies autoincompatibles y más sobre las especies autocompatibles, cuya producción de semillas es menos afectada por la fragmentación. En un estudio parti-

cular realizado con *Brunsvigia radulosa*, la depredación de semillas se relacionó positiva y significativamente con la densidad de los individuos (valorando densidad como un indicador de fragmentación de hábitat). La intensidad de depredación fue menor a medida que aumentó la fragmentación de hábitat (Ward y Johnson, 2005). Algunas de las características interesantes de esta especie son su sistema autoincompatible limitado por la deposición de polen, dos características generalmente relacionadas a la abundancia de los polinizadores. Si consideramos que los depredadores de semillas estructuran la composición de la comunidad (Janzen, 1970) y que la depredación de semillas disminuye con la fragmentación (Apéndice III), es de esperar que la riqueza de especies de plantas también disminuya con la fragmentación (Cagnolo *et al.*, 2006). Sin embargo esta especulación no considera el efecto que la fragmentación tiene sobre los polinizadores. Si se consideran las interacciones antagonistas y mutualistas, en este caso particular entre polinizadores y depredadores de semillas predisposición, las predicciones serían diferentes. Si bien la evidencia es escasa, se ha propuesto que podría darse una relación de compromiso entre estas interacciones. De esta manera, la disminución en la producción de semillas debido a la baja tasa de polinización en los ambientes fragmentados, sería contrarrestada por una baja depredación de semillas, no encontrándose un efecto final neto en la cantidad de semillas producidas (Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2004; Chacoff *et al.*, 2004; Ward y Johnson, 2005). También podría ocurrir un balance de la presión de depredación mediado por el sistema reproductivo de las especies. De este modo, si las plantas autoincompatibles producen menos semillas que las autocompatibles, el resultado neto luego de ocurrida la depredación, en términos de cantidad de semillas que sobrevivieron, entre ambos grupos de especies, sería similar. Considerando el efecto de los depredadores de semillas sobre las comunidades vegetales, las alteraciones en los niveles de depredación podrían ser una de las causas de los cambios observados a nivel de la composición y/o diversidad de las comunidades de plantas en ambientes fragmentados (Cagnolo *et al.*, 2006). Resultaría interesante entonces, abordar la interacción planta-depredador de semilla en el marco de fragmentación al nivel de la comunidad, dado que hasta el momento la mayoría de los estudios realizados han sido al nivel poblacional.

10.5. Consideraciones finales

En la actualidad la fragmentación de los ecosistemas es concebida como uno de los tópicos más importantes en los estudios de biología de la conservación, pues este proceso es el principal causante de la pérdida de biodiversidad en el planeta (Laurance y Bierregaard, 1997; Sala *et al.*, 2000; Hobbs y Yates, 2003). En este sentido, si bien la pérdida de especies individuales es un fenómeno tangible y preocupante, la extinción de las interacciones ecológicas, en cambio, puede pasar desapercibida por algún tiempo, o ser menos evidente en el corto plazo. Por ejemplo, una determinada especie de planta podría persistir por varios años luego que sus polinizadores o dispersores se hayan extinguido. Este podría ser el caso de las especies que poseen formas de vida longevas o mecanismos de compensación como la reproducción asexual o banco de semillas (cf. Kearns e Inouye, 1997; Kearns *et al.*, 1998). Estas características de las plantas podrían enmascarar o retardar los efectos de la pérdida de polinizadores o dispersores. Sin embargo, estas pérdidas no podrían ser compensadas a largo plazo, ya que la interacción

con polinizadores y dispersores de semillas provee la oportunidad para mantener o incrementar la diversidad genética y el potencial para adaptarse a nuevos ambientes (Wilcock y Neiland, 2002). Precisamente, el concepto de “deuda de extinción” (Tilman *et al.*, 1994; McCarthy *et al.*, 1997) sugiere que podrían existir cambios en la actualidad cuyos efectos completos recién se evidenciarán en el futuro, aun cuando los eventos de fragmentación hayan cesado. Por lo tanto, examinar las interacciones planta-animal que afectan la demografía y viabilidad de las poblaciones vegetales remanentes en los fragmentos de hábitat es una prioridad para la biología de la conservación. Si los vectores bióticos de dispersión de polen y semillas son incapaces de intercambiar genes entre las poblaciones de plantas de los fragmentos, la duración en el tiempo del cuello de botella disminuirá considerablemente la variabilidad genética dentro de los fragmentos y aumentará la diferenciación genética entre ellos, por lo que cada fragmento será genética y demográficamente independiente (Nason *et al.*, 1997). La menor diversidad genética en los fragmentos puede disminuir la habilidad de esas poblaciones a adaptarse a futuros cambios ambientales. Finalmente, la eventual extinción local de una población como consecuencia de procesos estocásticos representará una pérdida de la variación genética al nivel de la especie (Templeton *et al.*, 1990; Hamrick y Nason, 1996).

Desde hace más de una década, el incremento en la cantidad y calidad de las investigaciones ha permitido comprender mejor el proceso de fragmentación y sus impactos sobre la biota (Davies *et al.*, 2001; Haila, 2002; Hobbs y Yates, 2003). No obstante, a pesar del conocimiento acumulado hasta el momento en diversas áreas de la ecología, en general para la mayoría de los organismos y procesos estudiados aún predomina la ausencia de patrones de respuesta consistentes que permitan ahondar y poner a prueba los posibles mecanismos asociados a ellos. Asimismo, hasta el momento las aproximaciones experimentales no han provisto de visiones claras sobre los mecanismos ecológicos involucrados en el proceso de fragmentación (Davies *et al.*, 2001; McGarigal y Cushman, 2002). La ausencia de patrones consistentes se ha adjudicado recientemente a las diferentes formas de conceptualizar y abordar los estudios de fragmentación (Fahrig, 2003). Esto pone en evidencia lo difícil que será desarrollar en el corto plazo un marco conceptual uniforme para develar cómo la fragmentación afecta los diversos procesos ecológicos, o cómo influye sobre la composición de la comunidad y la diversidad de especies o sobre la dinámica poblacional de las especies individuales (pero ver Haila, 2002; Kattan y Murcia, 2003). En este sentido, establecer generalizaciones cuantitativas para detectar la presencia o ausencia de patrones de respuesta a la fragmentación del hábitat en ciertas áreas de la ecología donde las investigaciones han alcanzado un volumen importante podría ser el primer paso para alcanzar este objetivo, permitiendo corroborar o refutar con mayor precisión los conceptos teóricos existentes. La posibilidad de predecir los impactos de la fragmentación de hábitat sobre la demografía de las poblaciones de plantas depende de la capacidad de comprender cómo especies con características contrastantes responden al mismo factor (Hobbs y Yates, 2003). Hasta el momento, sólo se ha podido arribar a generalizaciones robustas en relación al mutualismo de la polinización por lo que resulta decisivo avanzar con este tipo de generalizaciones sobre otros procesos del ciclo de vida de las plantas y sus respectivas interacciones con animales y que son tan importantes como la reproducción (Midgley y Bond, 2001; Hobbs y Yates, 2003). Partiendo de la única generalización cuantitativa sobre la interacción planta-polinizador y considerando las tendencias encontradas en las

revisiones cualitativas generadas en este capítulo para las interacciones de herbivoría, depredación y dispersión de semillas, se podrían generar algunas especulaciones acerca del impacto que estaría ejerciendo, a través de las interacciones, la fragmentación de hábitat sobre las comunidades vegetales. En este ejercicio, podríamos intentar predecir posibles escenarios sobre la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades vegetales en ambientes fragmentados. En primer lugar, se pudo determinar que la reproducción sexual de las plantas es negativamente afectada por la fragmentación de hábitat. Esto sería consecuencia de un efecto descendente, es decir, mediado a través de los efectos que sufren los animales polinizadores y que afectan la cantidad y/o calidad de polen recibido, como se puso en evidencia a partir de la relación positiva entre los efectos sobre la polinización y el éxito reproductivo (Figura 10.3, Aguilar *et al.*, 2006). Asimismo, se determinó que el único rasgo que podría indicar *a priori* una susceptibilidad reproductiva diferencial a la fragmentación es el sistema de compatibilidad de las plantas. Estos resultados estarían indicando que la extinción de especies de plantas como consecuencia de la fragmentación de hábitat no es azarosa, sino que seguiría un patrón ordenado regido por el grado de dependencia reproductiva de las plantas sobre sus polinizadores, siendo las especies autoincompatibles las más propensas a la extinción. Si sumamos a este análisis los efectos encontrados sobre las interacciones con dispersores y depredadores de semillas predispersión podríamos generar otro escenario. Si las plantas autoincompatibles producen menos frutos y semillas que las autocompatibles en los fragmentos de bosque, las primeras podrían representar un recurso poco conveniente tanto para los dispersores como para los depredadores de semillas y entonces presentar menores niveles de dispersión pero también de depredación en sitios fragmentados. La magnitud del efecto sobre cada una de estas interacciones y la existencia de un posible balance entre ellas son factores aún desconocidos que podrían modificar las predicciones anteriores y situar a estos dos grupos de plantas en niveles similares de riesgo de extinción ante la fragmentación. Independientemente del sistema de compatibilidad, el éxito reproductivo de las plantas puede ser afectado por la fragmentación indirectamente a través la herbivoría y la depredación de semillas. Si los efectos negativos de estas dos interacciones antagonistas son minimizados por la fragmentación, cabe la posibilidad de que especies de plantas con grandes capacidades competitivas dominen los fragmentos en desmedro de especies menos competitivas, afectando negativamente la diversidad de especies. Por otro lado, sería muy interesante analizar las características genéticas de las semillas producidas, es decir determinar el vigor de la progenie vegetal en sitios fragmentados. Este aspecto, que hasta el momento ha sido poco abordado, es de gran importancia pues determina la calidad genética de los futuros individuos en ambientes fragmentados (Cascante *et al.*, 2002; Fuchs *et al.*, 2003; Mathiasen *et al.*, 2007). La relación entre estos procesos (polinización, dispersión, herbivoría, depredación, reclutamiento, etc.), y el crecimiento poblacional de las especies vegetales en el largo plazo requiere del conocimiento de la variación en cada una de las etapas, puesto que como se ha observado en este capítulo, entre ellas los efectos podrían ser opuestos o sinérgicos para una determinada especie y afectar en distinto grado la demografía poblacional (Horvitz y Schemske, 1995; García y Chacoff, 2007). Para comprender de manera acabada los efectos demográficos de la alteración en las interacciones planta-animal en los fragmentos de bosque se requerirá de estudios a largo plazo sobre la fecundidad y supervivencia, identificando la transición más crítica

entre etapas, así como del uso de modelos de proyección (Schemske *et al.*, 1994; Jules y Rathcke, 1999; ver García y Ehrlén, este volumen). Actualmente, estudios de estas características son extremadamente escasos (Jules, 1998; Jules y Rathcke, 1999; Bruna, 2003). Encontrar patrones generales de respuesta a la fragmentación sobre diferentes procesos demográficos, a partir de caracteres particulares de las plantas que sean relativamente sencillos de determinar, permitirá detectar no sólo las especies o grupos funcionales, sino los procesos más susceptibles a la fragmentación del hábitat, aportando información clave para el manejo y conservación de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

Agradecimientos

Agradecemos a todas las entidades que financiaron los proyectos, pasantías y estancias posdoctorales a lo largo de los últimos años, de los que surgen muchos de los resultados e ideas aquí expuestos. La Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina, a través de FONCYT, financió a RA, LA, LC, MJ y LG (PICT 00132, 20341, 11130 y 33440), de la misma forma que el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET PIP 6192 y 00790) y la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (SEP-CONACYT 2005-C01-51043 y 2005-C01 50863) y la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (IN221305 y IN224108) financiaron a MQ y RA. Agradecemos especialmente a Marcelo Aizen por extendernos la invitación a participar de esta importante etapa del proyecto CYTED 2003-XII-6. La sección de herbivoría fue críticamente leída por Martín Videla y Graciela Valladares. RA, LA y LG son miembros de la Carrera del Investigador Científico de CONICET y MJ y LC son becarios de CONICET. MQ es Investigador de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Apéndice I. Trabajos que evaluaron la relación entre fragmentación de hábitat y el proceso de dispersión mediado por animales frugívoros. Resultados: Efecto positivo significa que a medida que aumenta la fragmentación de hábitat, aumenta la variable respuesta (medida de dispersión de semillas); efecto negativo significa que a medida que aumenta la fragmentación de hábitat, disminuye la variable respuesta. Sin efecto indica que no se encontró relación o efecto alguno de la fragmentación sobre la variable respuesta.

Sistema Natural	Aproximación	Escala de fragmentación	Variable respuesta	Especies vegetales	Formas de vida	Dispersores	Efecto	Referencia
Tropical	Observacional	Borde vs. centro bosque	Riqueza de semillas dispersadas	Comunidad	Árbol	Murciélagos y aves	No hay	Arteaga <i>et al.</i> (2003)
Tropical	Observacional & Modelado	Paisaje, fragmentos de <1 – 95 ha	% especies dispersadas por Lemur	Comunidad	Árbol	Lemur catta	No hay	Bodin <i>et al.</i> (2006)
Tropical	Observacional	Fragmentos de 1 y 10 ha y bosque continuo	Abundancia de plántulas	Heliconia acuminata	Herbácea	Aves	Negativo	Bruna (2002)
Tropical	Observacional	Paisaje, fragmentos de ~10 – 2000 ha	% especies dispersadas por aves	Comunidad	Árbol	Aves	Negativo	Cardoso da Silva & Tabarelli (2000)
Tropical	Experimental	22 fragmentos, rango 1 – 50 ha	Número de semillas removidas	<i>Diospyros abyssinica</i>	Árbol	Monos y aves	Negativo	Champan <i>et al.</i> (2003)
Tropical	Observacional	Fragmentos de 2 – 31 ha y bosque continuo	Número de semillas removidas	<i>Leptonychia usambarensis</i>	Árbol	Aves	Negativo	Cordeiro & Howe (2003)
Tropical	Observacional	Fragmentos de 0,5 – 500 ha y bosque continuo (3500 ha)	Riqueza y abundancia de plántulas	<i>Aysophylla obtusifolia</i> <i>Annackia kameriae</i> <i>Allanblactia shubmannii</i> <i>Beilschmiedia kaceo</i> <i>Cephalosphaera usambarensis</i> <i>Allophylus meliolorus</i> <i>Cola gremvayi</i> <i>Leptonychia usambarensis</i> <i>Alseodopsis schumannii</i> <i>Maranthos goetzeana</i>	Árbol	Monos y aves	Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo	Cordeiro & Howe (2001)
Tropical	Observacional	Cinco fragmentos de 130 – 1400 ha y continuo (8500 ha)	Estimación de semillas removidas	<i>Prunus africana</i>	Árbol	Monos y aves	Positivo	Farvig <i>et al.</i> (2006)
Tropical	Experimental	Nueve fragmentos de 19 – 79000 ha	Número de semillas removidas	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	Árbol	Roedores	Negativo	Galetti <i>et al.</i> (2006)
Tropical	Experimental	Ocho fragmentos de 251 – 36000 ha	Número de frutos consumidos	3 morfoespecies	No aplica	Aves	Negativo	Galetti <i>et al.</i> (2003)
Templado	Observacional	Cobertura de bosque a 10 – 100 m alrededor del árbol	Número de frutos consumidos	<i>Catalpa mangyna</i>	Árbol	Aves	Negativo	García & Chacoff (2007)
Tropical	Observacional	Seis fragmentos de 3 – 220 ha	Estimación de frutos consumidos	<i>Allophylus abyssinicus</i> <i>Cambium oligocarpum</i> <i>Macha lanceolata</i> <i>Rapanea melanophloea</i> <i>Xymalos monospora</i>	Árbol	Aves	Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo	Ghitiru <i>et al.</i> (2002)

Tropical	Observacional	Siete fragmentos de 0.8 – 12 ha y bosque continuo (650 ha)	Número de frutos consumidos	<i>Dendropanax arboreus</i> <i>Baccharis sinarubra</i>	Árbol	Aves	No hay No hay	Graham <i>et al.</i> (2002)
Tropical	Experimental	Tres fragmentos de 140 – 350 ha y bosque continuo (1500 ha)	Número de semillas removidas	<i>Dipteryx panamensis</i> <i>Caraipa guianensis</i>	Árbol	Rodedores	Negativo Positivo	Guariguata <i>et al.</i> (2002)
Tropical	Experimental	Sitio con tala selectiva (140 ha) y bosque continuo (1500 ha)	Tasa de remoción de semillas	<i>Wickia regia</i> <i>Lecythis amphla</i> <i>Caraipa nicaraguensis</i> <i>Mimiquania guianensis</i> <i>Vriola koschnyi</i> <i>Oloba novogranatensis</i>	Árbol	Mamíferos Rodedores Rodedores Aves & Mamíferos Aves Aves Muchos	No hay Negativo Negativo Positivo Positivo No hay	Guariguata <i>et al.</i> (2000)
Templado	Observacional	Fragmentos con mayor y menor conectividad (>1 – 49 ha)	Riqueza y abundancia de plántulas	Comunidad	Árbol	Aves Muchos	Negativo	Hewitt <i>et al.</i> (2002)
Tropical	Experimental	Fragmentos de 1 y 10 ha y bosque continuo	Riqueza de especies vegetales dispersadas por animales	Comunidad	Árbol	Muchos	Negativo	Laurance <i>et al.</i> (2006)
Templado	Observacional	Bordes de alto contrastante con matriz vs. bordes de bajo contraste con matriz	Tasa de remoción de semillas	<i>Quercus laurina</i>	Árbol	Rodedores	Negativo	Lopez Barrera <i>et al.</i> (2007)
Tropical	Observacional	Siete fragmentos de 1 – 75 ha y bosque continuo	Composición y abundancia de plántulas de especies cuyos frutos consumen los monos. % trampas que recibieron lluvia de semillas	Comunidad	Muchas	Monos	Negativo	Marsh & Loiselle (2003)
Templado	Observacional	Cinco parches de 4-8 ha que difieren en su proximidad con bosque continuo	Abundancia relativa de aves frugívoras	<i>Ficus grandifolia</i> <i>Prunus avium</i> <i>Prunus cerasina</i> <i>Vitis rotundifolia</i> Comunidad	Árbol	Aves	Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo	McEuen & Curran (2004)
Subtropical	Observacional	Fragmentos remanentes vs. continuo (no se dan medidas)	Abundancia relativa de aves frugívoras	Comunidad	Muchas	Aves	Negativo	Moran <i>et al.</i> (2004)
Tropical	Observacional	Fragmento de 250 ha y bosque continuo de 49000 ha	Tasa de visitas y consumo efectivo de frutos	<i>Cabralea canjerana</i>	Árbol	Aves	Negativo	Pizo (1997)
Tropical	Observacional	Cuatro islas de 0.4 – 22 ha y bosque continuo (1000 ha)	Número de semillas removidas	<i>Tetragastris albisana</i>	Árbol	Monos y aves	No hay	Ratariason & Forget (2005)
Templado	Experimental	Ocho fragmentos de 0.2 – 16 ha y dos bosques de 150 – 270 ha	Tasa de remoción de frutos	<i>Juapiperus thurifera</i>	Árbol	Aves y roedores	Negativo	Santos & Tellerias (1994)
Templado	Observacional	18 fragmentos de 0.1 – 3 ha y dos bosques de 150 – 270 ha	Número de semillas en fecas de aves	<i>Juapiperus thurifera</i>	Árbol	Aves y roedores	Negativo	Santos <i>et al.</i> (1999)
Tropical	Observacional	Seis sitios de regeneración de 2000-2500 m ²	Abundancia y riqueza de plántulas nativas	Comunidad	Muchas	Muchos	Negativo	Shomo <i>et al.</i> (2006)
Tropical	Observacional	Cinco fragmentos de 5 – 7900 ha	Número de especies son síndromes de dispersión por frugívoros	Comunidad	Muchas	Muchos	Negativo	Tabarelli <i>et al.</i> (1999)
Tropical	Experimental	Fragmentos de 1 ha conectados por corredores de 2.5x150m	Número de semillas en fecas de aves	<i>Ilex vomitoria</i> <i>Myrica cerifera</i>	Arbusto Arbusto	Aves Aves	Negativo Negativo	Tewksbury <i>et al.</i> (2002)
Tropical	Observacional	Islas creadas por inundación (<2 ha) vs bosque continuo	Número de endocarpos	<i>Attalea bityraceae</i>	Árbol	Mamíferos no voladores	Negativo	Wright & Duben (2001)

Apéndice II. Características de los estudios revisados que abordan la relación entre fragmentación del hábitat y herbivoría. Resultados: Efecto positivo significa que a medida que aumenta la variable independiente aumenta la variable respuesta; efecto negativo significa que a medida que aumenta la variable independiente disminuye la variable respuesta. Sin efecto indica que no se encontró relación o efecto alguno de la variable independiente sobre la respuesta.

Sistema natural	Aproximación	Escala de fragmentación	Variable respuesta	Duración (temporadas)	Especies vegetales	Forma de vida de plantas	Herbívoros	Efecto	Referencia
Bosque templado	Observacional	Aislamiento como distancia al vecino más cercano (0 - 803m)	% de hojas dañadas	3	<i>Lindera engeri</i>	Plántulas de árbol	Insectos	Positivo	McEuen & Curran (2005)
Humedal	Experimental	Aislamiento como distancia a la fuente (30 - 800 m)	% de tallos dañados	1	<i>Sporadanthus ferrugineus</i>	Hierba	Insectos	Negativo	Watts & Didham (2006)
Selva tropical	Experimental	Área de fragmento (selva continua - 100 - 1 ha)	% de hoja removida	1	<i>Pouteria canino</i> <i>Chrysophyllum pomiferum</i> <i>Micropholis venulosa</i>	Plántulas de árbol	No especificado	No hay	Benitez-Malvido <i>et al.</i> (1999)
Selva tropical	Observacional	Área de islas (rango: < 1 - 1500 ha)	% de hoja removida	2	<i>Hæstera concinna</i> <i>Orateca lucens</i> <i>Protium panamense</i> <i>Protium tenuifolium</i>	Plántulas de árbol	Insectos	Positivo	Arnold & Asquit (2002)
Pastizal	Experimental	Área de parche (rango: 20,25-0,25 m ²)	% biomasa perdida	1	<i>Triplolium repens</i>	Hierba	Invertebrados	Positivo	Ledergerber <i>et al.</i> (2002)
Agroecosistema	Experimental	Área como proporción de hábitat en círculos de paisaje de 1,5 km de diámetro (rango: 1 - 50%)	% de partes destruidas	1	<i>Brassica napus</i>	Hierba	Insectos	Negativo	Thies <i>et al.</i> (2003)
Bosque templado	Observacional	Área de fragmento de bosque (rango: < 65 ha - bosque continuo)	% de hoja removida	1	<i>Argophora costata</i>	Árbol	Insectos	Negativo	Christie & Hochuli (2005)
Pastizal	Experimental	Área de parche (rango: 20,25-0,25 m ²)	% de hoja removida	1	<i>Betonica officinalis</i>	Hierba	Invertebrados	Negativo	Stoll <i>et al.</i> (2006)
Bosque seco	Observacional	Área de fragmento de bosque (rango: > 1000 - 0,1 ha)	Densidad de daños (# / m ²)	1	Toda la comunidad	Toda la comunidad	Insectos	Positivo	Valladares <i>et al.</i> (2006)
Matorral templado	Observacional	Borde vs. interior de matorral	% de hoja removida	1	<i>Quillaja saponaria</i>	Arbusto	No especificado	No hay	Bresciano <i>et al.</i> (1999)

Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	2	<i>Betula lenta</i> <i>Quercus rubra</i> <i>Ailanthus altissima</i>	Plántulas de árbol	Roedores	Mayor herbivoría en bordes	Cadenasso & Pickett (2000)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de hoja removida	2	<i>Acer rubrum</i> <i>Fraxinus americana</i> <i>Quercus palustris</i> <i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	No especificado	No hay	Méiners <i>et al.</i> (2000)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	1	<i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	Ciervos	Mayor herbivoría en bordes	Méiners & Martinkovic (2002)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	1	<i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	Conejos	Menor herbivoría en bordes	Méiners & Martinkovic (2002)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	1	<i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	Insectos	No hay	Méiners & Martinkovic (2002)
Bosque templado	Observacional	Borde vs. interior de bosque	% de plantas dañadas	1	<i>Alépis flavida</i>	Hemiparásita	Mamíferos	Mayor herbivoría en bordes	Bach & Kelly (2004)
Bosque templado	Observacional	Borde vs. interior de bosque	% de plantas dañadas	1	<i>Alépis flavida</i>	Hemiparásita	Insectos	Menor herbivoría en bordes	Bach & Kelly (2004)
Bosque templado	Observacional	Borde vs. interior de bosque	% de hoja removida	1	<i>Angophora costata</i>	Arbol	Insectos	Mayor herbivoría en bordes	Christie & Hochuli (2005)
Bosque seco	Observacional	Borde vs. interior de bosque	Densidad de daños (# / m ²)	1	Toda la comunidad	Toda la comunidad	Insectos	Menor herbivoría en bordes	Valladares <i>et al.</i> (2006)

Apéndice III. Trabajos que abordan la predación de frutos o semillas predisposición en relación a la fragmentación del hábitat. Un efecto positivo indica que la variable de depredación es mayor a medida que aumenta la fragmentación y un efecto negativo indica que la depredación disminuye con la fragmentación. SC = Sistema de compatibilidad; AI = autoincompatible, AC = autocompatible.

Ecosistema	Escala de fragmentación	Origen de la fragmentación	Variable respuesta	Especie vegetal	SC	Insectos depredadores	Efecto	Referencia
Bosque	Seis fragmentos lineales de 10 ha) vs. seis bosques continuos (> 10 ha)	Deforestación	Número de frutos dañados	<i>Dianella revoluta</i> <i>Senna antensisoides</i> <i>Eremophila glabra</i> <i>Acacia brachybotrya</i>	AI AC AC AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay Positivo Negativo Negativo	Cunningham <i>et al.</i> (2000)
Pastizal	Tamaño poblacional (número de individuos), 14 sitios. Aislamiento (distancia a la población más cercana)	Deforestación	% de semillas depredadas por infrutescencias	<i>Leucobrysum albicans</i> var. <i>tricolor</i>	AI	Sin datos	Negativo	Costin <i>et al.</i> (2001)
Pastizal	Tamaño poblacional (numero de plantas cada una de las 17 poblaciones)	Deforestación	Proporción de plantas depredadas	<i>Brunsigia radulosa</i>	AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay	Ward & Jonson (2005)
Pastizal	Área (ha)	Deforestación	Proporción de plantas depredadas	<i>Brunsigia radulosa</i>	AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay	Ward & Jonson (2005)
Pastizal	Aislamiento (distancia a la población más cercana)	Deforestación	Proporción de plantas depredadas	<i>Brunsigia radulosa</i>	AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay	Ward & Jonson (2005)
Pastizal	Tamaño poblacional (número de clones) Área (0.12-3.38 ha) (4 poblaciones)	Deforestación	Número de semillas depredadas por infrutescencias	<i>Gerbera aurantiaca</i>	AI	Lepidoptera (Noctuidae) Diptera (Tephritida)	Negativo	Jonson <i>et al.</i> (2004)
Bosque	Proporciones de hábitat seminatural (15 sitios entre 250 y 3000 m de radio)	Deforestación	% de infrutescencias depredadas	<i>Cenitarea yucca</i>	AI	Lepidoptera Diptera (Tephritidae)	Negativo	Steffan-Dewenter <i>et al.</i> (2001)
Pastizal	22 fragmentos pequeños (8 - 27 ha) y 23 fragmentos grandes (63- 206 ha)	Natural	Número de semillas depredadas	<i>Aster curtus</i>	AI	Coleoptero (s/f) Diptera (Tephritidae) (<i>Urophora</i> sp.)	Negativo	Bigger (1999)

Bosque seco	4 fragmentos chicos (< 1 ha), 4 fragmentos grandes (> 2 ha - 21 ha) y 4 bosques continuos	Deforestación	Proporción de semillas depredadas por fruto	<i>Acacia anoma</i> <i>Cercidium praecox</i>	AI	Colcoptera (Bruchidae)	Negativo	Chacoff <i>et al.</i> (2004)
Bosque tropical seco	24 árboles aislados vs. 27 árboles en bosque continuo	Deforestación	Proporción de semillas depredadas por fruto	<i>Samanea saman</i>	AI	Colcoptera (Bruchidae)	Negativo	Cascante <i>et al.</i> (2002)
Bosque tropical húmedo	"Gaps" vs. bosque continuo	Natural	% de infrutescencias depredadas	<i>Aphelandra aurantiaca</i>	AC	Diptera Lepidoptera Colcoptera	Negativo	Calvo-Irabién & Islas-Luna (1999)
Pantano	27 poblaciones Área entre 0.05 ha- y 47 ha)	Natural	Cuatro categorías de depredación por fruto (no depredado, poco, moderadamente o altamente depredado)	<i>Primula farinosa</i>	AI	Larvas sin identificar	Positivo	Lienert & Fisher (2003)
Pantano	Aislamiento (> a 300 m del bosque vs. < 300 m)	Natural	Cuatro categorías de depredación por fruto (no depredado, poco, moderadamente o altamente depredado)	<i>Primula farinosa</i>	AI	Larvas sin identificar	No hay	Lienert & Fisher (2003)
Pantano	Borde vs. ccntro	Natural	Cuatro categorías de depredación por fruto (no depredado, poco, moderadamente o altamente depredado)	<i>Primula farinosa</i>	AI	Larvas sin identificar	No hay	Lienert & Fisher (2003)
Agro-ecosistema	32 parcelas (14 m ² c/u) Área (pequeña vs. grande)	Experimental	Semillas sanas por inflorescencia	<i>Trifolium pratense</i>	AI	Hymenoptera (Eurytomidae)	No hay	Diekötter <i>et al.</i> (2007)
Agro-ecosistema	Fragmentación (continua vs. fragmentada)	Experimental	Semillas sanas por inflorescencia	<i>Trifolium pratense</i>	AI	Hymenoptera (Eurytomidae)	No hay	Diekötter <i>et al.</i> (2007)

CAPITULO 11

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

RAMIRO O. BUSTAMANTE

11.1. Introducción

Durante los últimos 30 años se ha logrado una gran comprensión de los mecanismos asociados a la dispersión biótica y sus efectos en las plantas, reconociéndose que la frugivoría es una interacción compleja cuyo resultado sobre las plantas dependerá de diversos factores tales como la distribución y abundancia de los frugívoros (Loiselle y Blake, 1993; Jordano, 1995), su morfología, fisiología, conductas tróficas y de movimiento (Schupp, 1993a; Martínez del Río y Restrepo, 1993; Murray *et al.*, 1993; Stiles, 1993), la presencia de otras especies interactuantes tales como depredadores de semillas y consumidores de pulpa (Herrera, 1984ab, 1989a; Traveset, 1993; Gautier-Hion *et al.*, 1993), y la distribución y abundancia de micrositios favorables para el reclutamiento (Debussche e Isenmann, 1994; Russell y Schupp, 1998).

Diversos investigadores han hecho notar la necesidad de conectar la ecología de la dispersión con la demografía de las plantas de modo de ganar una mayor comprensión acerca de la importancia de la dispersión biótica sobre la dinámica de las poblaciones de plantas (Howe, 1989; Herrera *et al.*, 1994; Rey y Alcántara, 2000; Jordano *et al.*, 2004). En rigor, la dispersión de semillas es un proceso demográfico (Harper, 1977; Chambers y McMahon, 1994) con el potencial de afectar estadios posteriores del ciclo de vida de una plantas como por ejemplo supervivencia de semillas, germinación y reclutamiento de plántulas y juveniles (Herrera *et al.*, 1994; Schupp y Fuentes, 1995; Rey y Alcántara, 2000). Por consiguiente, la dispersión de semillas es una fase crítica del ciclo de vida de las plantas (Solbrig, 1980) en la que los frugívoros juegan un rol fundamental al determinar las condiciones bajo las cuales ocurre el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones (Janzen, 1970; Harper, 1977; Howe y Smallwood, 1982; Dirzo y Domínguez, 1986; Traveset, 1993).

Para determinar si un dispersor biótico incrementa el desempeño de una planta es necesario evaluar su calidad, definida como el impacto relativo que tiene un frugívoro sobre una especie de planta (Reid, 1989; Schupp, 1993). Este concepto captura en términos probabilísticos el efecto de los frugívoros sobre diferentes componentes de la adecuación biológica de una planta, e incluye fases críticas del ciclo de vida tales como viabilidad de semillas (Herrera, 1989b), supervivencia y germinación de semillas y reclutamiento de plántulas en sitios seguros (Reid, 1989). Un sitio seguro es aquella zona en la cual una semilla encuentra condiciones y recursos para germinar y establecerse,

además de proveer refugio contra depredadores u otras fuentes de mortalidad tales como competidores, patógenos y aleloquímicos (Harper, 1977). Por oposición, un sitio inseguro será aquel que limita la germinación, la supervivencia y el reclutamiento de nuevas plántulas. Así, un dispersor de alta calidad será aquel que en principio tiene una mayor probabilidad de dispersar semillas a sitios seguros.

La dispersión de semillas ocurre en un contexto de variabilidad ambiental (Loiseille y Blake, 1993; Debussche e Isenmann, 1994; Nathan y Muller-Landau, 2000), lo cual hace que este proceso demográfico y sus efectos poblacionales sean difíciles de comprender debido a la co-ocurrencia de diferentes factores tales como patrones de dispersión espacial y temporal de los frugívoros, la variación espacial y temporal en la disponibilidad de sitios seguros e inseguros para las semillas y los patrones espaciales y temporales del reclutamiento. Adicionalmente, factores de origen antrópico como el cambio climático, la pérdida de hábitat y fragmentación de los ecosistemas naturales contribuyen a esta variabilidad ambiental reduciendo la disponibilidad de sitios seguros, lo cual puede limitar la regeneración poblacional de las plantas.

En este capítulo se evalúa el impacto demográfico de los dispersores bióticos usando como modelo de estudio a *Cryptocarya alba* (Lauraceae), uno de los árboles dominantes del matorral de Chile central. Para ello integramos información ya publicada en los últimos 15 años, utilizando el concepto de la calidad del dispersor. En primer lugar, se evaluará el impacto de los dispersores bióticos (i.e., aves, zorros) sobre el reclutamiento poblacional de *C. alba* en un contexto de paisaje, evaluando el reclutamiento en diferentes tipos de parches vegetacionales. En segundo lugar, se evaluará el impacto de las aves frugívoras sobre el reclutamiento en un contexto de variación temporal, examinando la manera en que este impacto se ve afectado por variaciones en el ambiente abiótico. A partir de estos resultados se discuten los factores ecológicos que restringen/facilitan los efectos de los frugívoros sobre la demografía de *C. alba* así como las consecuencias que tendrían las perturbaciones antrópicas sobre la magnitud de estos efectos.

La especie en estudio

Cryptocarya alba (Lauraceae) es un árbol dominante de las laderas méxicas del matorral de Chile central (Armesto y Martínez, 1978). Los individuos adultos miden entre cinco y 10 m de altura y alcanzan abundancias que van desde 0.9 a 1.3 ind/m² (Bustamante, 1992). Los frutos son drupas rojas con un grueso pericarpo y una sola semilla, cuyo peso oscila entre 0.1 y 3.3 g. La dispersión de las semillas ocurre entre marzo y julio y el reclutamiento de plántulas ocurre entre septiembre y octubre. Las semillas de esta especie son recalcitrantes, esto es, permanecen vivas en el suelo a lo más durante 5 meses después de ser dispersadas (Bustamante *et al.*, 1996). La dispersión de las semillas es efectuada por las aves *Mimus thenca*, *Pyrope pyrope* y *Turdus falcklandii*, quienes regurgitan las semillas sin pericarpo (Bustamante *et al.*, 1993). Los zorros también consumen abundantes frutos y dispersan las semillas inmersas en sus fecas (Bustamante *et al.*, 1992). Una importante cantidad de semillas son dispersadas por gravedad (barocoría *sensu* Van der Pijl 1982). Los depredadores de semillas son roedores nativos tales como *Abrothrix longipilis*, *A. olivaceus*, *Oligoryzomys longicaudatus*, *Phyllotis darwini*, y las aves *Lophortyx californica*, *Nothoprocta perdicaria* y hongos (Bustamante, 1996).

11.2. Calidad de la dispersión y variabilidad espacial

En el matorral de Chile central se ha documentado la existencia de dos tipos de parches de vegetación dominantes los cuales se distribuyen formando un mosaico en el paisaje: (i) parches cerrados (95% cobertura vegetal), que forma bosquetes de arbustos y árboles de a lo más 15 m de altura, formados por unos pocos individuos o grandes fragmentos de bosque esclerófilo de extensión areal variable; las especies dominantes de estos parches cerrados son *Cryptocarya alba*, *Persea lingue*, *Lithraea caustica* y *Peumus boldus* entre otras; y (ii) parches abiertos (45% cobertura vegetal), formados principalmente por vegetación herbácea y arbustos colonizadores tales como *Baccharis linearis* (Compositae) o *Acacia caven* (Leguminosae) y en menor proporción por algunos individuos remanentes del bosque nativo original (Armesto y Pickett, 1985). Estos parches pueden variar en tamaño desde unos pocos m² hasta 100 ha, formando una matriz que en muchos casos rodea a los parches de vegetación cerrada. Estos dos tipos de hábitats difieren significativamente en sus condiciones microclimáticas, siendo la radiación solar, la evapo-transpiración y la temperatura del suelo significativamente menor en los parches cerrados que en los parches abiertos (Del Pozo *et al.*, 1989).

Distribución espacial de semillas y sitios seguros

La identificación de los sitios seguros de una planta y los patrones de distribución de semillas es crucial para examinar si existe una concordancia entre la distribución espacial de estos sitios y las conductas de movimiento de los dispersores bióticos (Nathan y Muller-Landau, 2000). Para evaluar cuáles son los sitios seguros para *C. alba*, se distribuyeron 1200 semillas dispersadas por zorros y por aves en parches abiertos y cerrados (600 semillas por cada tipo de hábitat) y se evaluó la probabilidad de reclutamiento de plántulas, $P(R)$. En ambos tipos de hábitats se evaluaron además los patrones de distribución de semillas dispersadas por aves y por gravedad. Para ello se dispusieron trampas de semillas (12 por tipo de hábitat) en parches cerrados y abiertos. Cada trampa consistió en una bandeja de 1 m² de área dispuesta bajo árboles y/o arbustos percha de a lo menos 1.5 m de altura. Las semillas caídas fueron recolectadas cada 15 días desde marzo hasta fines de junio de 1992. Las semillas fueron asignadas a dos categorías: aquellas dispersadas por aves (sin pericarpo) y aquellas dispersadas por simple gravedad (con pericarpo). En un estudio independiente (Bustamante *et al.*, 1992), se estudió el patrón de deposición de semillas del zorro chilla (*Pseudalopex griseus*). Para ello, se recolectaron 40 fecas a lo largo de 10 transectos de 100 m cada uno, que cruzaban tanto parches abiertos como cerrados. El número total de semillas de *C. alba* recolectadas en estas fecas fue de 209, distribuidas equitativamente entre hábitats: 104 semillas en parche cerrado y 105 semillas en parche abierto.

El 100% de las semillas dispersadas por gravedad fueron depositadas en el parche cerrado (Tabla 11.1). Las aves y zorros dispersaron semillas en ambos tipos de hábitats, pero siguiendo un patrón inverso: mientras las aves depositaron semillas preferentemente en el parche cerrado (61%), los zorros depositaron semillas preferentemente en el parche abierto (71%), en concordancia con la mayor abundancia de fecas de zorros encontradas en este hábitat (Bustamante *et al.*, 1992). Finalmente, el 100% de las semillas depositadas en el parche abierto fueron depositadas por aves y zorros (Tabla 11.1),

contribuyendo así a extender la cola de la sombra de semillas más allá de los árboles parentales. La probabilidad de reclutamiento de nuevas plántulas, $P(R)$, fue significativamente mayor en los parches cerrados (0.05) que en los abiertos (0.02) (prueba de proporciones $P < 0.05$). Al comparar $P(R)$ a partir de semillas dispersadas por cada uno de los agentes dispersores, se encontró que los dispersores bióticos incrementaron notoriamente $P(R)$ respecto de la gravedad tanto en parches cerrados como abiertos (Tabla 11.2). En los parches cerrados no se detectaron diferencias significativas entre aves y zorros, pero sí entre gravedad y zorros (prueba de proporciones, $P < 0.05$) y entre gravedad y aves (prueba de proporciones, $P < 0.01$). En los parches abiertos en tanto, se repite el mismo patrón de reclutamiento: ausencia de diferencias entre aves y zorros pero diferencias significativas entre aves y gravedad (prueba de proporciones $P < 0.05$) y zorros y gravedad (prueba de proporciones $P < 0.05$) (Tabla 11.2). Estos resultados indican claramente que los parches cerrados constituyen sitios más apropiados que los parches abiertos para el reclutamiento de plántulas de *C. alba* (Tabla 11.2), y por ende serían sitios más seguros que los parches abiertos. Estos resultados son concordantes con la mayor abundancia de plántulas, juveniles y árboles adultos en los parches cerrados que en los parches abiertos (Armesto y Martínez, 1978), así como con los requerimientos para la regeneración de esta especie, descrito en la literatura (Armesto y Pickett, 1985).

Tabla 11.1. Distribución de la proporción de semillas de *Cryptocarya alba* dispersadas por aves, zorros y gravedad, Chile central (entre paréntesis se representan intervalos de confianza al 95% de las proporciones estimadas).

Parche	Aves	Zorros	Gravedad	Total
Cerrado	0.61 (0.51 - 0.69)	0.29 (0.24 - 0.36)	1.0	0.82 (0.79 - 0.84)
Abierto	0.39 (0.30 - 0.49)	0.71 (0.65 - 0.77)	0	0.18 (0.16 - 0.21)
Total semillas	99	212	720	1031

Tabla 11.2. Probabilidad de reclutamiento de plántulas $P(R)$ en *Cryptocarya alba*, evaluadas en semillas dispersadas por aves, zorros y gravedad en parches cerrados y abiertos (entre paréntesis se representan intervalos de confianza al 95%).

Dispersor	Parche cerrado	Parche abierto
Aves	0.14 (0.09 - 0.19)	0.02 (0.01 - 0.03)
Zorros	0.08 (0.05 - 0.12)	0.038 (0.02 - 0.09)
Gravedad	0.015 (0.005 - 0.04)	0.01 (0.003 - 0.023)

El papel de las plantas perchas

Para que una semilla se establezca en un sitio seguro, es necesario en primer lugar que estas semillas puedan llegar a ese sitio a través de algún vector. Los resultados de nuestras investigaciones indican que el 75% de las semillas ingeridas por aves fueron dispersadas en los parches cerrados. Estos organismos son atraídos hacia el dosel de los árboles adultos reproductivos, donde consumen sus frutos y regurgitan las semillas usualmente bajo el dosel de los propios árboles reproductivos (Bustamante, 1996). Por otro lado, se constató que el 100% de las semillas dispersadas por gravedad fueron depositadas en los parches cerrados, lo cual indica la limitada dispersión de las semillas por este mecanismo. Los frutos maduros caen profusamente al suelo por el viento o la lluvia y no se propagan más allá de un par de metros fuera del dosel de los árboles parentales (Bustamante y Simonetti, 2000). Es interesante el hecho que las semillas dispersadas por zorros fueron encontradas mayoritariamente en los hábitats abiertos. De hecho, el 75% de las fecas recolectadas en nuestros estudios fueron depositadas en parches abiertos, a lo largo de caminos y senderos y en micrositios con baja cobertura vegetal. Los zorros son animales oportunistas (Jaksic *et al.*, 1980; Silva *et al.*, 2005) que consumen los frutos maduros de *C. alba* que se encuentran en el piso del bosque. Debido a que recorren extensas áreas del matorral, dispersan las semillas de *C. alba* y de otras especies preferentemente en hábitats abiertos (Bustamante *et al.*, 1992; Castro *et al.*, 1994). Sin embargo, es posible encontrar árboles y/o arbustos emergentes en el paisaje tanto en los parches cerrados como abiertos. Estos árboles son usados por las aves como perchas, las que depositan las semillas bajo su dosel, transformándose en focos de concentración de semillas por dispersión dirigida, un patrón que ha sido ampliamente documentado para otras especies en ecosistemas templados y tropicales (Guevara *et al.*, 1986; Nepstad *et al.*, 1991; Wenny, 2001).

En general, las semillas dispersadas bajo los árboles perchas encuentran mejores condiciones abióticas para reclutar como plántulas. Sin embargo, las condiciones abióticas de sequía y luminosidad bajo el dosel de los árboles perchas ubicados en los parches abiertos no difieren sustancialmente de las condiciones fuera del dosel (Del Pozo y Fuentes, 1989). Desde la perspectiva de una especie sombra-tolerante como *C. alba*, las perchas como *A. caven* y *B. linearis* son “malas nodrizas” para semillas y plántulas y por lo tanto la germinación, supervivencia y reclutamiento de plántulas sería poco probable, como ha sido demostrado ampliamente en trabajos previos (Fuentes *et al.*, 1984; Bustamante, 1991).

Calidad de los dispersores

Se evaluó el efecto de los dispersores sobre el reclutamiento en los parches cerrados y abiertos. En cada tipo de parche se dispusieron 200 semillas dispersadas por gravedad y 200 semillas dispersadas por aves, procediéndose a evaluar la probabilidad que una semilla reclute como plántula, $P(R)$. Adicionalmente, en un estudio independiente, se estimó $P(R)$ a partir de semillas dispersadas por zorros. Para comparar la calidad de los dispersores en ambos tipos de hábitats se estimaron los valores de $P(B_i)$ y $P(C|B_i)$, de acuerdo a Bustamante y Canals (1995), siendo en este caso $P(B_i)$ la proporción de semillas dispersadas por el dispersor i (aves, zorros y gravedad) y $P(C|B_i)$, la probabilidad que una semilla dispersada por el dispersor i tiene de reclutar como plántula (para mayores detalles, véase Recuadro 11.1).

Recuadro 11.1

El impacto demográfico de un dispersor sobre una planta se puede realizar utilizando el concepto de calidad del dispersor propuesto por Reid (1989). El autor identificó dos componentes: la eficiencia y la eficacia. La eficiencia es definida como la probabilidad de que una semilla transportada por un dispersor sea depositada en un sitio seguro y germine. Por otro lado, la efectividad es definida como la proporción de plántulas que un particular dispersor es responsable de diseminar. Estas definiciones, si bien fueron verbalmente muy precisas, no fueron expresadas cuantitativamente por el autor. Bustamante y Canals (1995) presentan una estimación probabilística de la calidad de la dispersión basada en el Teorema de Bayes (Ecuación 11.1). Así, la eficiencia (G_i) del dispersor i , se define como

$$G_i = P(B_i \cap C) = P(B_i) * P(C|B_i) \quad \text{Ecuación 11.1}$$

donde $P(B_i)$ es la probabilidad que una semilla sea dispersada a un sitio seguro por un dispersor i ($i = 1, 2, 3, \dots, j$). $P(C|B_i)$ por otro lado, se define como la probabilidad que una semilla dispersada por el agente i reclute como plántula dado que fue dispersada a un sitio seguro. La efectividad S_{ij} es definida como la eficiencia relativa del dispersor i respecto de las eficiencias de todos los dispersores que actúan sobre la planta (Ecuación 11.2),

$$S_{ij} = \frac{G_i}{\sum_{i=1}^j G_i} \quad \text{Ecuación 11.2}$$

A modo de ejemplo, si la efectividad de un dispersor i es 1, significa que el dispersor i es responsable del reclutamiento del 100% de las plántulas. Si por el contrario su eficacia es cero, entonces el dispersor i no tiene ningún impacto sobre el reclutamiento de plántulas. Si bien la eficiencia y eficacia por definición se evalúan en sitios seguros, estas métricas también pueden ser evaluadas en cualquier micrositios, sea éste seguro o inseguro.

Al comparar la calidad de los dispersores en ambos tipos de hábitats combinados, se observa que las aves fueron las más eficientes y eficaces dispersoras de semillas, seguidas por los zorros y en último lugar por la fuerza de gravedad (Tabla 11.3). Finalmente, aves y zorros fueron mucho más eficaces que la gravedad como agentes dispersores, siendo responsables del reclutamiento de casi el 90% de las plántulas de *C. alba* (Tabla 11.3). En los parches abiertos en tanto, se observó un patrón completamente inverso. Los zorros fueron más eficientes y eficaces que las aves, llegando a ser responsables de casi el 80% del total de plántulas reclutadas en ese tipo de parche. Al comparar la calidad de cada agente dispersor entre los tipos de hábitat, se aprecia que las aves disminuyeron casi 10 veces su eficiencia, sin embargo los zorros incrementaron su eficiencia en un 30% (Tabla 11.3).

Tabla 11.3. Calidad de los dispersores de semillas de *Cryptocarya alba*: aves, zorros y gravedad, $P(B_i)$: probabilidad que una semilla sea dispersada a un sitio seguro por el dispersor i ; $P(C/B_i)$: probabilidad que una semilla que fue dispersada por el dispersor i reclute como plántula; $G_i = P(B_i) * P(C/B_i)$: eficiencia del dispersor i ; S_i : eficacia del dispersor i .

	$P(B_i)$	$P(C/B_i)$	G_i	S_i
Parches cerrados				
Aves	0.61	0.14	0.085	0.685
Zorros	0.29	0.08	0.023	0.186
Gravedad	1	0.015	0.015	0.128
Parches abiertos				
Aves	0.39	0.02	0.0078	0.21
Zorros	0.71	0.038	0.03	0.79
Gravedad	0	-	-	-

Las estimaciones de la calidad de los dispersores permiten dimensionar la relevancia de la dispersión biótica para la demografía de *C. alba*. Si bien el 100% de las semillas dispersadas por gravedad son depositadas en los parches cerrados (sitios seguros), la probabilidad que tienen estas semillas de llegar a plántula es sólo de un 2%. En el otro extremo, los zorros, sólo llevaron el 30% de las semillas a los parches cerrados, sin embargo la probabilidad que éstas tuvieron de llegar a plántula fue cuatro veces mayor que aquellas dispersadas por gravedad. Las aves, en tanto, fueron los dispersores de mayor calidad pues por un lado dispersaron una elevada proporción de semillas a sitios seguros (61%) además determinaron una alta probabilidad de reclutar como plántula. En los parches abiertos, sólo los dispersores bióticos tuvieron un impacto demográfico sobre *C. alba*. El incremento de la calidad de los zorros en este tipo de parches es interesante y puede tener relación con un efecto facilitador del material fecal sobre las semillas y plántulas documentado en otros estudios (Graae *et al.*, 2004), ya sea por proveer un microambiente con alta humedad o bien por la provisión de nutrientes para el crecimiento de las nuevas plántulas.

La explicación última de la importancia de aves y zorros sobre el reclutamiento de plántulas es a través de su efecto en la remoción del pericarpo de las semillas, estimulando así la germinación y el reclutamiento (Bustamante *et al.*, 1992). Efectos inhibitorios del pericarpo sobre las semillas y plántulas suelen ser de naturaleza física y química (Cipollini, 2000; Traveset *et al.*, 2001) y la remoción del efecto inhibitorio es mucho mayor a través de la dispersión por aves que por mamíferos terrestres (Traveset y Verdú, 2002).

Fragmentación del matorral y calidad de los dispersores

El paisaje actual de Chile central ha sufrido un intenso proceso de fragmentación debido a una larga historia de uso de la tierra (Fuentes y Hajek, 1979; Fuentes *et al.*, 1984). Esta perturbación antrópica ha implicado una disminución progresiva de los hábitats cerrados (sitios seguros) los cuales se disponen en el paisaje como fragmentos cada vez más pequeños, aislados entre sí y rodeados por parches abiertos (o matriz) de gran

extensión areal. De mantenerse esta tendencia, es razonable predecir que la disponibilidad de sitios seguros para el reclutamiento de *C. alba* (y de otras especies con requerimientos de regeneración similares tales como *Persea lingue* y *Peumus boldus*), decrezca progresivamente en el matorral.

La progresiva limitación para el reclutamiento (Nathan y Muller-Landau, 2000) por fragmentación del hábitat puede tener importantes consecuencias ecológicas para las interacciones entre las plantas y sus dispersores. Por ejemplo, una especie como *C. alba* se vería favorecida por conductas de dispersión dirigidas (Wenny, 2001) y cortos tiempos de retención de semillas en el tracto digestivo de sus dispersores (Cramer *et al.*, 2007ab), debido a que tales cambios aumentarían las probabilidades de llegar a sitios seguros (Nathan y Muller-Landau, 2000). Las aves frugívoras, con conductas de dispersión dirigidas (Sun *et al.*, 1997) pueden moverse entre parches de vegetación cerrada, atraídas por la oferta de frutos existentes en los árboles parentales y por la mayor disponibilidad de perchas existentes (McClanahan y Wolfe, 1993). Además, los bajos tiempos de retención de las semillas en el tracto digestivo (Traveset, 1998; Fukui, 2003) permitirían que las semillas sean regurgitadas/defecadas cerca de los árboles parentales donde las condiciones para el reclutamiento son más favorables. Los zorros en tanto, al utilizar hábitats más abiertos y perturbados para su desplazamiento (Bustamante *et al.*, 1992) junto con poseer un mayor tiempo de retención de las semillas en su tracto digestivo (entre 12 y 48 h., véase Graae *et al.*, 2004; Varela y Bucher, 2006), dispersarán las semillas lejos de los árboles parentales donde existen micrositios desfavorables para el reclutamiento. Así, la fragmentación del matorral no favorecería una dispersión a la distancia debido a limitación de sitios seguros y la existencia de efectos nodrizas bajo los árboles parentales (Bustamante y Simonetti, 2000). Estos cambios determinarían un escenario hipotético bajo el cual las aves podrían aumentar su calidad como dispersoras mientras que los zorros experimentarían una progresiva reducción en su calidad como agentes dispersores en los parches cerrados. Este cambio en los patrones de dispersión de semillas y el incremento de la calidad de las aves como dispersoras podría tener consecuencias ecológicas y evolutivas interesantes:

- a) Al aumentar la agregación de semillas y plántulas es esperable un incremento en la mortalidad por depredación densodependiente (Howe y Smallwood, 1982), lo cual podría traducirse en la evolución de fenotipos hacia la adquisición de defensas en semillas y plántulas (Jeschke, 2006). En el caso de *Cryptocarya alba*, se ha documentado la existencia de taninos en plántulas, semillas y adultos (Bustamante, inédito) un compuesto químico considerado como una defensa cuantitativa importante contra depredadores generalistas (Hartley y Jones, 1997); en este caso, frente a una fuerte presión de depredación, se esperaría que se favorezcan los fenotipos más ricos en taninos.
- b) Frente a un incremento en la agregación de plántulas, es esperable un incremento en la competencia entraespecífica (Hubbell, 1980; Chapman y Chapman, 1995; Russo y Augspurger, 2004), lo cual puede a su vez promover la evolución de atributos fisiológicos que incrementen la tasa de crecimiento individual o bien la eficiencia en el uso de recursos, para así aumentar la habilidad competitiva (Howe, 1989).
- c) Al incrementar la calidad de la dispersión por parte de las aves, se promovería la evolución de rasgos fenotípicos de los frutos que atraen con mayor probabilidad a las aves, tales como aquellos fenotipos con frutos blancos (Willson *et al.*, 1990; Arru-

da *et al.*, 2008). Evaluaciones preliminares de *Cryptocarya alba* en el Parque Nacional La Campana, indican que aproximadamente el 3% de los árboles reproductivos producen frutos de color blanco y el 97% restante, frutos de colores que van entre rosados al púrpura (Bustamante, inédito). De intensificarse las interacciones entre aves y *C.alba* producto de la fragmentación del hábitat, se esperaría que en el futuro la proporción de árboles con frutos blancos incremente significativamente en la población.

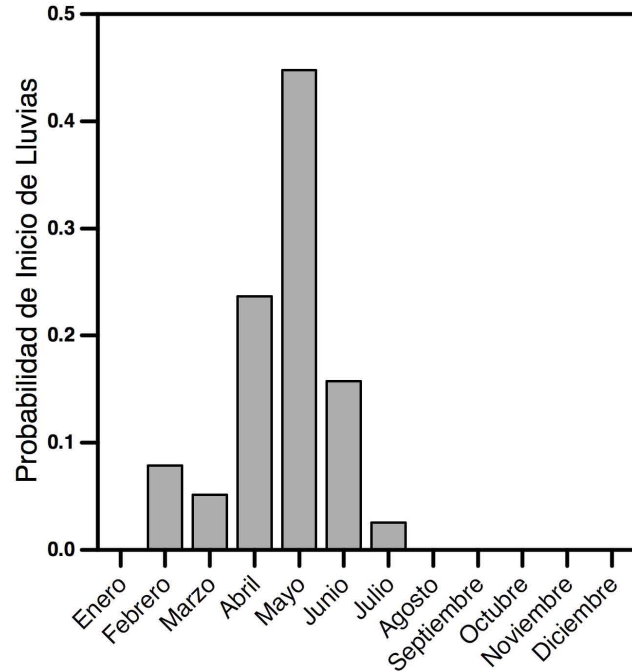
11.3. Calidad de la dispersión y variación en el inicio de las precipitaciones

La existencia de una amplia variación temporal en los montos de precipitaciones es un fenómeno común en ambientes semi-áridos, lo cual ha sido considerado un aspecto crítico para la regeneración de las plantas (Ayal *et al.*, 2004). Por ejemplo, especies de plantas que han evolucionado para ajustar la dispersión de sus semillas con el inicio de las lluvias podrían reducir significativamente el reclutamiento ante un retraso de las lluvias. En Chile central, además de existir variaciones inter-anales en los montos de precipitaciones (Di Castri y Hajek, 1976; Espinoza *et al.*, 1988), existe una importante fuente de variación intra-anual relacionada con la variación en el inicio de las precipitaciones, fenómeno escasamente estudiado en ambientes semi-áridos (Espinoza *et al.*, 1988). De hecho, las precipitaciones pueden comenzar tan temprano como enero o tan tarde como junio con una moda concentrada en el mes de abril (Figura 11.1). Bajo este escenario, el efecto que tendrían las aves frugívoras sobre el reclutamiento dependerá del grado de acoplamiento entre la dispersión de semillas y el inicio de las lluvias. Este efecto modulador se debería a que la dispersión de semillas se inicia en marzo y las semillas de *C. alba* son recalcitrantes, esto es, pierden viabilidad rápidamente y sobreviven a lo más por cuatro meses (Bustamante *et al.*, 1996). Aquellas semillas que son dispersadas por las aves antes del inicio de las precipitaciones tienen una alta probabilidad de desecarse y morir (Chacón y Bustamante, 2001). Por otro lado, aquellas semillas dispersadas por las aves justo al momento del inicio de las lluvias son depositadas en sitios con un suelo húmedo y por lo tanto con condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento. En este caso, las aves ejercerían un efecto positivo sobre el reclutamiento. Para poner a prueba estas hipótesis se realizó un experimento de campo, el cual se explica brevemente a continuación.

Diseño experimental

En el Parque Nacional La Campana (V Región de Chile) (32°57' S; 71°08' O), se dispusieron semillas en un arreglo experimental que consideró semillas previamente dispersadas o no dispersadas por aves, y semillas expuestas a precipitaciones tempranas y tardías, en un diseño factorial 2 x 2. Las semillas dispersadas por aves son fácilmente reconocidas pues éstas se encuentran concentradas bajo árboles perchas con su pericarpo completamente removido, mientras que aquellas no dispersadas por aves, se encuentran bajo las plantas madres con su pericarpo intacto. Para los tratamientos precipitaciones tempranas/tardías, se depositaron semillas dispersadas y no dispersadas por aves en el suelo del bosque en dos períodos: (i) en marzo, inmediatamente

Figura 11.1. Distribución del inicio de las precipitaciones dentro de un ciclo anual en un ecosistema mediterráneo, a partir de una serie temporal de 33 años (datos correspondientes a Rinconada de Maipú, Región Metropolitana).



luego de ocurrida la primera lluvia del año (tratamiento precipitación temprana) y (ii) en mayo, previa aclimatación de las semillas a la intemperie durante dos meses (marzo - mayo) en el interior de bolsas que permitían el libre paso del aire, pero que impedían el contacto de las semillas con agua de lluvia (tratamiento precipitación tardía). Todos los tratamientos fueron excluidos con malla metálica para excluir a potenciales depredadores de semillas. Cada tratamiento fue replicado 10 veces. La variable respuesta fue la probabilidad de reclutamiento de una plántula estimada como la razón entre el número de plántulas que sobrevivió a fines marzo del año siguiente por el número inicial de semillas.

El reclutamiento de plántulas no fue afectado significativamente por el inicio de las precipitaciones (ANOVA, $F_{1,34} = 1.16$, $P = 0.29$), pero incrementó significativamente por las aves frugívoras (ANOVA, $F_{1,34} = 5.05$, $P = 0.03$, Figura 11.2A). Por otro lado, se detectó una interacción significativa entre el inicio de las precipitaciones y las aves frugívoras (ANOVA, $F_{1,34} = 6.55$, $P = 0.02$, Figura 11.2B). Bajo el tratamiento de precipitaciones tardías las aves frugívoras no afectaron a la probabilidad de reclutamiento mientras que bajo el tratamiento de precipitaciones tempranas esta variable se incrementó significativamente (Tukey, $P = 0.04$) (Figura 11.2B). Estos resultados ilustran el hecho que el impacto demográfico de los frugívoros estuvo fuertemente determinado por la variabilidad temporal en el inicio de las precipitaciones. Aun cuando las aves incrementaron el reclutamiento, este efecto fue significativo sólo para las semillas cuya dispersión coincidió con las precipitaciones. El efecto de las aves sobre la regeneración poblacional estaría entonces condicionado a que las semillas dispersadas encuentren un ambiente húmedo que prevenga por una parte la desecación y, por otra, promueva el establecimiento de nuevas plántulas.

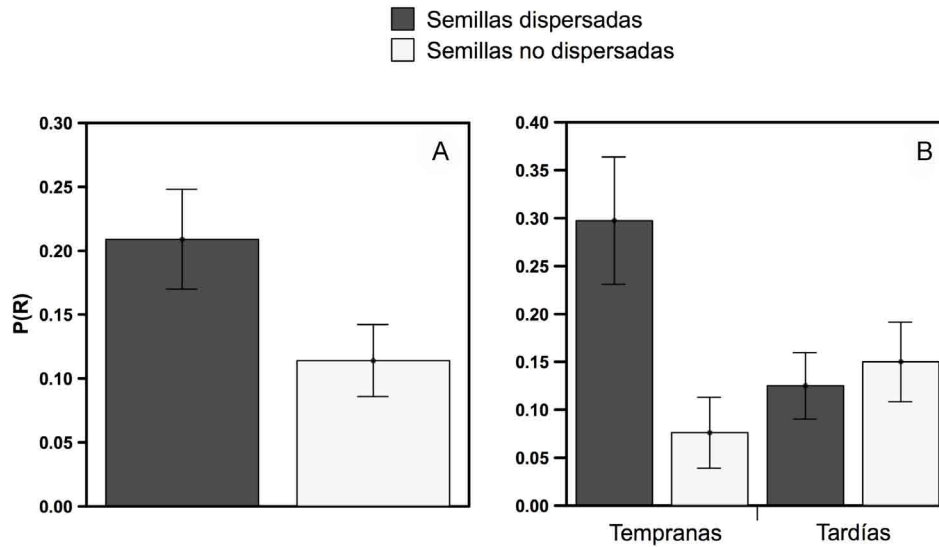


Figura 11.2. Probabilidad de reclutamiento de plántulas de *Cryptocarya alba*, $P(R)$, (A) a partir de semillas dispersadas y no dispersadas por aves frugívoras y (B) en función de tratamientos de precipitación y dispersión. Se indica el promedio \pm 1EE de los valores de $P(R)$ en cada categoría. Todos los datos corresponden al Parque Nacional La Campana (V Región, Chile).

Los efectos de la variabilidad climática inter-anual sobre la magnitud y signo de las interacciones biológicas han sido examinados en diferentes investigaciones (Hódar *et al.*, 2004; Hódar *et al.*, este volumen). Sin embargo, componentes de variación más sutiles, como es la variación en el inicio de las precipitaciones, han sido poco explorado. Esto es curioso, pues esta variación ambiental debería ser un fenómeno bastante común en ecosistemas mediterráneos. Una forma de comprender en mayor profundidad las implicancias ecológicas y evolutivas de esta fuente de variación sobre las plantas, es examinando las estrategias reproductivas que se conocen para las plantas en ecosistemas de desierto, en los cuales como ya se sabe existen grandes variaciones temporales en las precipitaciones (Ayal *et al.*, 2004). Por ejemplo, se ha propuesto que en estos ambientes, las plantas anuales habrían evolucionado hacia estrategias reproductivas tipo “apuesta” (*sensu* Cohen, 1966; Venable, 2007), en las cuales una fracción constante de las semillas producidas durante un año permanecerían latentes en el banco de semilla, aun cuando se produzcan años buenos con precipitaciones intensas pero con bajas probabilidades de que se repitan en el tiempo. De esta manera se habrían seleccionado fenotipos que reparten su esfuerzo reproductivo en el tiempo de modo de asegurar la supervivencia de al menos una fracción de sus descendientes. Como *C. alba* se enfrenta a un ambiente con inicio aleatorio de las precipitaciones (Figura 11.1), y además posee semillas recalcitrantes, es esperable que una estrategia reproductiva que “reparta” la dispersión de semillas dentro del año sea favorecida. La adquisición de esta estrategia permitiría asegurar que al menos una fracción de semillas coincida con el inicio de las precipitaciones y por lo tanto pueda germinar y establecerse. El período de dispersión de semillas de *C. alba* dura por lo menos seis meses (marzo-agosto), un patrón poco común entre las especies del matorral de Chile central, el cual se repite también en otras especies de la Familia Lauraceae como es el caso de *Persea lingue* y *Beilschmiedia miersii*. Investigaciones futuras en esta área pueden ser una avenida fructífera que conecte dispersión de semillas, frugivoría y evolución de la “recalcitrancia” en ambientes variables como es el caso del matorral de Chile central.

11.4. Consideraciones finales

En este capítulo se examinaron los efectos de los dispersores bióticos de semillas sobre diferentes fases del ciclo de vida de *Cryptocarya alba*: dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas en un contexto de variabilidad ambiental. Nuestros resultados indican que el impacto demográfico de estos agentes es particularmente sensible a variaciones temporales sutiles como es la variación en el inicio de las lluvias, determinando que sólo la fracción de semillas dispersadas que coincide con el inicio de las lluvias se vean favorecidas por esta interacción. Por otro lado, este impacto es también muy sensible a la heterogeneidad espacial. Mientras en los parches cerrados las aves frugívoras son de mejor calidad que los zorros (aproximadamente el 90% del reclutamiento), en los parches abiertos casi el 80% de las plántulas reclutadas se originaron de semillas dispersadas por zorros. Estas evidencias destacan el impacto demográfico variable que los dispersores bióticos tienen en ambientes heterogéneos, sea esta heterogeneidad natural o inducida por la actividad humana.

La frugivoría ha sido considerada una interacción biótica muy relevante para la reproducción en muchas especies de plantas del matorral de Chile central (Armesto y Pickett, 1985; Hoffmann *et al.*, 1989). Sin embargo, es mucho lo que queda por hacer. No existe información equivalente a la que se ha obtenido para *Cryptocarya alba* en otras especies de plantas del matorral de Chile central, por lo tanto las proyecciones poblacionales y/o comunitarias que se puedan realizar a partir de estos resultados, sólo quedan en el campo de la especulación. Estudios en el ámbito de la ecología de las comunidades de plantas y sus dispersores interactuantes no existen. Un buen punto de partida sería la documentación de las redes de interacciones entre las especies de plantas y sus dispersores. De este modo se dispondría de información básica (riqueza de especies de un grupo funcional) para el estudio descriptivo de las comunidades naturales, pero en un contexto teórico más contemporáneo, lo cual daría la posibilidad de realizar análisis topológico de la red, sus propiedades dinámicas o bien la simulación de los efectos que tendría la delección (extinción) y/o adición (invasión) de especies sobre la mantención de la estructura de la red (para mayores detalles ver Jordano *et al.*, este libro).

Por otro lado, las investigaciones realizadas en este campo de la frugivoría han sido realizadas desde una perspectiva fitocéntrica, sin considerar los efectos de esta interacción sobre los consumidores (aves y zorros). Algo se sabe de la ecología trófica de los zorros en relación al recurso fruta (i.e., respuestas funcionales, retorno energético obtenido, mecanismos de detoxificación, respuestas de consumo frente a cambios de dietas, Silva *et al.*, 2004, 2005). Para las aves frugívoras de la zona central de Chile se conocen sólo aspectos descriptivos de sus dietas, y definitivamente existe escasez de estudios funcionales como por ejemplo preferencias, retorno energético de las frutas, respuestas funcionales y numéricas de las aves, etc. (Gatica *et al.*, 2006). Existe una notoria escasez de estudios que evalúen aspectos evolutivos de la frugivoría en el matorral de Chile central. Se destacan las únicas investigaciones realizadas en el ámbito de la ecología evolutiva, aquellas realizadas en la interacción entre la planta *Tristerix aphyllus* (parásita del cactus *Echinopsis (Trichocereus) chilensis*) y su ave dispersora *Mimus thenca* (Medel, 2000, 2001; Medel *et al.*, 2004; González *et al.*, 2007). Estas investigaciones han indagado en el rol selectivo de la planta parásita sobre el largo de las espinas del cacto *E. chilensis* como también en la intensidad de la selección natural actuando sobre atributos de la planta

parásita, promovida por los atributos fenotípicos y poblacionales de los cactus. A partir de nuestras investigaciones con *Cryptocarya alba* hemos examinado algunas implicancias evolutivas, las cuales podrían ser listadas como investigaciones a realizar a futuro: a) indagar en las consecuencias del incremento de la depredación de semillas y/o competencia intra-específica, sobre la evolución de defensas y/o la habilidad competitiva de semillas y plántulas; b) indagar en las consecuencias evolutivas del incremento en la calidad de las aves como agentes de dispersión, sobre la evolución del color de los frutos; c) indagar en las consecuencias de la variación espacio-temporal de los sitios seguros sobre la co-evolución de la interacción de *Cryptocarya alba* y sus aves dispersoras, un escenario de variabilidad ambiental en donde sería esperable encontrar un mosaico de regímenes de selección natural.

Agradecimientos

Las investigaciones que aquí se han presentado han sido financiadas por los proyectos FONDECYT 847/89 y FONDECYT 1138/92. Se agradece el apoyo parcial de los proyectos ICM P05 – 002 y CONICYT- PBCT ACT 34/2006 durante la redacción de este capítulo.

CAPÍTULO 12

Especies invasoras y mutualismos planta-animal

CAROLINA MORALES, ANNA TRAVESET Y NELSON RAMÍREZ

12.1. Introducción

Uno de los aspectos del cambio global con mayores impactos en la biodiversidad es la invasión de especies exóticas o introducidas (Vitousek, 1997; Clavero y García-Berthou, 2005; ver Glosario). Una vez transportada a una nueva región, una especie exótica puede convertirse en invasora (Richardson *et al.*, 2000b), si es demográficamente exitosa, es decir si adquiere grandes abundancias poblacionales a largo plazo y a gran escala (Mitchell *et al.*, 2006).

Para colonizar, sobrevivir, regenerar y dispersarse una especie exótica debe superar los mismos “filtros” bióticos y abióticos que operan sobre las especies que interactúan con ella (Mitchell *et al.*, 2006). Esto, sumado al hecho que la introducción de una especie y sus especies mutualistas (polinizadores o dispersores) y antagonistas (depredadores o parásitos) no ocurre necesariamente de forma simultánea (e.g. Grosholz, 2005), restringe las posibilidades de que una especie exótica pueda interactuar con esos mismos mutualistas y antagonistas en el nuevo ambiente. Sin embargo, las especies exóticas a menudo establecen nuevas interacciones con especies nativas en los ecosistemas receptores (Richardson *et al.*, 2000a; Mitchell *et al.*, 2006) que pueden actuar como vehículo de la integración de especies exóticas en las redes nativas.

Frente a la idea clásica de “resistencia biótica” que predice que la preponderancia de interacciones ínterespecíficas negativas (e.g., depredación, competencia, o parasitismo) reducirían el éxito invasor de una especie exótica, las interacciones positivas (entre las que se incluyen los mutualismos planta-animal; MPA en adelante) facilitarían la invasión, creando nuevas oportunidades tróficas (Simberloff y Von Holle, 1999) y, por lo tanto, la integración de especies exóticas en las comunidades residentes o locales. Las interacciones mutualistas, en particular, tienen una importancia clave en determinar el éxito de las invasiones biológicas de plantas y animales (Richardson *et al.*, 2000a).

Las especies invasoras pueden tener efectos considerables en la estructura, organización, y composición de las comunidades debido a las múltiples interacciones mutualistas y antagonistas que establecen con especies nativas (Traveset y Richardson, 2006). Los cambios más importantes han sido documentados en ecosistemas insulares como Hawái (Waring *et al.*, 1993), Nueva Zelanda (Kelly *et al.*, 2006), aunque también en otras comunidades continentales como es el Fynbos sudafricano (Christian, 2001), o el bosque seco tropical de Tailandia (Ghazoul, 2004).

En el contexto de las nuevas relaciones que se establecen entre plantas y animales, las especies invasoras pueden alterar dramáticamente las interacciones mutualistas (Traveset y Richardson, 2006), y éstas a su vez pueden retroalimentarse para influir sobre la dinámica de la invasión (Mitchell *et al.*, 2006). Por este motivo, en este capítulo relacionamos interacciones mutualistas con invasiones biológicas desde un doble

enfoque que contempla los efectos de las primeras sobre las segundas, y viceversa. Para este fin, y dada su importancia tanto en la regeneración de las comunidades de plantas nativas como en modular el éxito de especies invasoras (Richardson *et al.*, 2000a), nos centraremos específicamente en los mutualismos que están involucrados directamente en dos fases claves de la reproducción sexual de las plantas, la polinización y dispersión de semillas (Bronstein 1994). La mayoría de los ejemplos que presentamos, sin embargo, se basan en mutualismos planta-polinizador, debido a que éstos han sido más extensamente estudiados a escala de comunidad (e.g. Bascompte *et al.*, 2006).

En este capítulo, indagamos cómo determinados atributos de las especies invasoras, las especies nativas, y propiedades emergentes de las redes mutualistas planta-animal, modulan tanto la integración como el impacto de las primeras en las segundas. A continuación, revisamos cómo las especies de plantas invasoras pueden afectar a las nativas, mediante interacciones indirectas mediadas por dichos mutualismos.

12.2. Integración de especies exóticas en las redes mutualistas planta-animal

Una red mutualista planta-animal (RMPA) es el conjunto de las interacciones tróficas y reproductivas entre un grupo de especies de plantas y de animales polinizadores o dispersores de semillas (Jordano *et al.*, este volumen). Una RMPA se puede representar mediante un modelo conceptual gráfico de red “bipartita” en el cual las interacciones mutualistas ocurren entre miembros de los dos grupos (plantas y animales), incluyendo interacciones entre especies de distinto status (nativas y exóticas). La Figura 12.1 representa una RMPA, la cual está compuesta por especies, o nodos, pertenecientes a dos conjuntos diferentes (el de las plantas y el de los animales) las cuales establecen interacciones mutualistas, o *enlaces*, (Jordano *et al.*, este volumen), simbolizados por flechas continuas de dos puntas, que representan la reciprocidad o bi-direccionalidad de la interacción. A diferencia de una red bipartita, aquí agregamos flechas discontinuas que representan las interacciones indirectas entre especies de un mismo conjunto mediadas por la interacción directa con un mismo mutualista.

En una red planta-polinizador, un animal nativo establece una interacción mutualista con una planta nativa al visitar sus flores en busca de recompensa (Figura 12.1a). Desde el punto de vista de la planta, el efecto de esta visita en su adecuación biológica dependerá de la capacidad de depositar polen conespecífico durante dicha visita (ver Medel y Nattero, este volumen). Desde el punto de vista del polinizador, el efecto de esta visita dependerá del éxito en obtención de recursos. Para mayor simplicidad, suponemos que toda visita floral de un animal a una planta resulta en un evento de polinización y de obtención de recursos por parte del animal.

Un animal exótico se integra a la RMPA al establecer un enlace con una planta nativa (Figura 12.1b), constituyendo un nuevo nodo en la red. Análogamente, una planta exótica se integra a la red al establecer un enlace con un animal nativo (Figura 12.1c). A su vez, las especies exóticas también pueden conectarse entre ellas (Figura 12.1d), dando lugar a una red mixta, con especies nativas y exóticas, en ambos conjuntos. La Figura 12.2 muestra una red de interacciones planta-polinizador de una comunidad del bosque templado Andino Patagónico, invadida tanto por plantas como por polinizadores exóticos, los cuales interactúan tanto entre sí como con especies nativas.

¿Qué atributos promueven la integración de especies exóticas a las RMPA? En la red de la Figura 12.1 especies distintas difieren en el número de mutualistas con las cuales interactúan, es decir, en su grado (Jordano *et al.*, este volumen), representado por el número de flechas asociadas a cada nodo, lo cual se observa en redes reales invadidas por plantas y polinizadores (Figura 12.2). ¿Cómo afecta el grado de generalización de las especies residentes a la integración de especies exóticas? Los sistemas de polinización y dispersión tienden a ser mayoritariamente generalistas, lo que ha hecho predecir que facilitarían la integración de especies exóticas (Waser *et al.*, 1996). Estudios en comunidades naturales invadidas han confirmado parcialmente dicha predicción para el caso de los polinizadores nativos, al demostrar que su grado se correlaciona positivamente con la probabilidad de incluir una determinada planta invasora (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007), o con el número de plantas exóticas incluidas en su dieta (Memott y Waser, 2002). A su vez, la mayoría de las plantas invasoras más exitosas son polinizadas por especies generalistas (Richardson *et al.*, 2000b). Todo parece indicar, por tanto, que los polinizadores generalistas proveen una vía de integración de plantas exóticas en las RMPA.

¿Existe un patrón similar que explique la integración de polinizadores exóticos en función del grado de las plantas de la comunidad residente? Para contestar esta pregunta, realizamos una regresión logística de la probabilidad de incorporar al menos

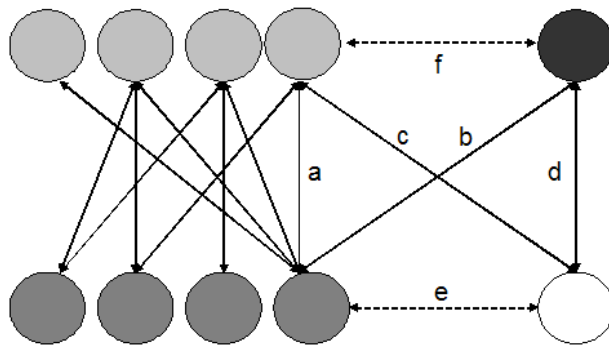


Figura 12.1. Representación esquemática de una red mutualista planta-polinizador simplificada, formada por un polinizador nativo (gris claro), uno exótico (negro), una planta nativa (gris oscuro) y una exótica (blanco). Las flechas continuas representan interacciones directas (plantas-polinizador); las flechas discontinuas representan interacciones indirectas (planta-planta o polinizador-polinizador).

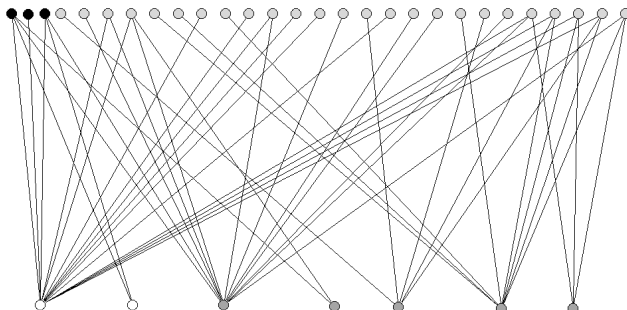
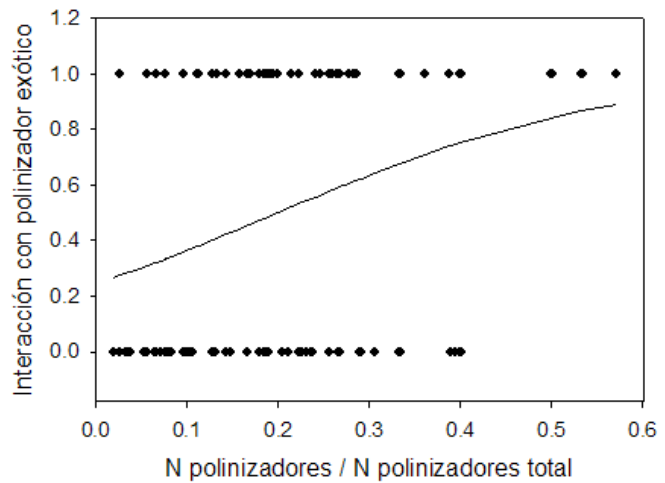


Figura 12.2. Red mutualista planta-polinizador de una comunidad invadida por dos especies de plantas (izquierda abajo, *Cirsium vulgare* y *Carduus nutans*) y tres especies de polinizadores (izquierda arriba, *Apis mellifera*, *Bombus ruderatus* y *Eristalis tenax*) en un bosque decido de altura en el bosque templado Andino Patagónico.

un polinizador exótico en su ensamble en función del grado de las especies de plantas. Para ello, compilamos una lista de especies de plantas de 10 RMPA publicadas (Morales y Aizen, 2002, 2006; Olesen *et al.*, 2002). Dado que el número de visitantes asociado a una planta puede estar influenciado por el número total de polinizadores en la red, el cual varió entre las comunidades estudiadas, se estandarizó el grado por el número de polinizadores totales registrados en cada red. La Figura 12.3 muestra que la relación entre la probabilidad de incorporar a un polinizador exótico a su ensamble y el grado estandarizado de la planta es significativa, confirmando que un mayor grado de las especies, tanto de plantas como de polinizadores residentes de las comunidades locales, favorece la integración de especies exóticas.

Figura 12.3. Relación entre el grado de generalización de una planta y la probabilidad de incorporar una especie exótica en su ensamble de polinizadores ($\chi^2 = 10.3$, $P = 0.001$, $N = 122$). Los círculos negros representan los valores observados. La línea continua representa las probabilidades esperadas por el modelo de regresión logística.



Desde la perspectiva de las especies exóticas, ¿cómo influye su propio grado sobre su integración a la red? En la búsqueda de aquellos atributos de las especies que permitan predecir su éxito invasor, una de las generalizaciones más frecuentes en la literatura de invasiones biológicas asocia la amplitud de nicho con el éxito invasor de las especies introducidas (Vázquez, 2005). Aplicado a las interacciones mutualistas, una predicción de esta hipótesis de “amplitud de nicho-éxito invasor” (*sensu* Vázquez, 2005) es que especies exóticas generalistas tendrán mayor probabilidad de recibir visitas, en el caso de las plantas, o de adquirir recursos, en el caso de los animales, que especies especialistas (Richardson *et al.*, 2000b) y, por tanto, de integrarse a las RMPA locales. Validar esta hipótesis requiere comparar, desde una perspectiva biogeográfica, el grado de especies exóticas invasoras con el de especies exóticas no invasoras en su región de origen, como una medida binaria de éxito invasor, tal como propone Vázquez (2005). La evaluación cuantitativa de esta hipótesis se encuentra actualmente limitada, dado que las introducciones no exitosas (es decir de especies exóticas que no resultaron invasoras) se encuentran subdocumentadas en la literatura (Lodge, 1993).

¿Qué tendencias muestran los estudios de especies particulares? En el caso de las plantas, si bien la reproducción de algunas especies altamente invasoras se encuentra limitada por disponibilidad de polen (Parker, 1997; Parker *et al.*, 2002), sólo una minús-

cula proporción de invasoras potenciales entre las plantas introducidas parece haber fracasado en el proceso de invasión por la ausencia de polinizadores (Richardson *et al.*, 2000b). Éste es el caso de muchas especies de plantas con flores especializadas, tales como orquídeas y *Ficus*, ejemplos emblemáticos que representan casos extremos de especialización.

Un enfoque complementario consiste en preguntarse si en una comunidad particular las especies invasoras son más generalistas que las nativas. Comparaciones intra-comunitarias no han arrojado resultados consistentes. Mientras que en algunas comunidades no se han encontrado diferencias en el grado de generalización entre mutualistas nativos y exóticos, tanto para las plantas como para los polinizadores (Morales y Aizen, 2002, 2006; Olesen *et al.*, 2002), en otras comunidades sí se han detectado diferencias. Este es el caso, por ejemplo, de la comunidad estudiada por Memmott y Waser (2002) en la que los polinizadores exóticos se encontraron entre los más generalistas de la comunidad, incluyendo especies super-generalistas como *Apis mellifera*, mientras que las plantas exóticas fueron en promedio menos generalistas que las nativas. Para poder comparar globalmente el grado de generalización entre especies de plantas y de polinizadores nativos y exóticos entre distintas comunidades, obtuvimos un valor promedio de mutualistas para cada categoría (nativo o invasor) para plantas y polinizadores de las 10 redes descritas en Morales y Aizen (2002, 2006) y Olesen *et al.* (2002). Pruebas *t* pareadas no revelaron diferencias significativas en el grado de generalización entre especies nativas y exóticas para las plantas ($t_8 = 0.646$ $P = 0.536$) ni para los polinizadores ($t_9 = 0.795$, $P = 0.447$, Figura 12.4). Estos resultados, por tanto, no proveen evidencias de que las especies exóticas sean más generalistas que las nativas. No obstante, es probable que el hecho de que estos estudios a nivel comunitario no discriminen entre especies exóticas invasoras y no invasoras dificulte la detección de una relación entre éxito invasor y generalización. Así, mientras que existen evidencias crecientes de la importancia del grado de las especies residentes en la incorporación de especies exóticas en las RMPA, la importancia del grado de las especies exóticas resulta menos evidente y parece variar entre plantas y polinizadores.

La distribución del grado en las RMPA no es aleatoria. Por el contrario, ésta ha revelado ser fuertemente asimétrica (Vázquez y Aizen 2004), lo que da lugar a un patrón

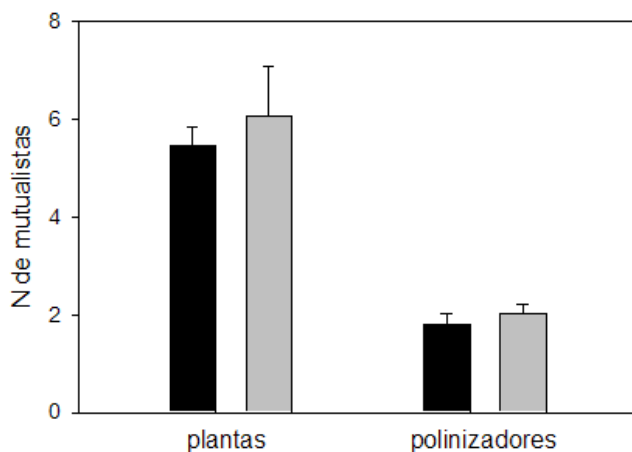


Figura 12.4. Comparación del grado o número de mutualistas promedio entre plantas nativas y exóticas en 9 comunidades, y entre polinizadores nativos y exóticos en 10 comunidades. Las barras negras representan especies nativas y las barras grises representan especies exóticas.

encajado o anidado (Bascompte *et al.*, 2003) que, a su vez, confiere una alta cohesión a la red, con pocas posibilidades de compartimentación (ver sin embargo, Dicks *et al.*, 2002; Morales y Aizen, 2006). Esto implica que especies especialistas tienden a interactuar exclusivamente con especies generalistas, mientras que las especies generalistas interactúan tanto con especialistas como con otras generalistas. Esta “especialización” de especialistas en generalistas podría aumentar las posibilidades de integración de especies exóticas especialistas en las RMPA más de lo que se esperaría si las distribuciones de grado fueran aleatorias, explicando el similar grado promedio de especies nativas y exóticas encontrado (Figura 12.4, ver también Vázquez 2005).

Dado que los mutualismos especializados (excepto los casos de especialización extrema) parecen haber sido modelados en un proceso de coevolución difusa entre grupos de especies más que entre pares de especies interactuantes (Thompson, 2005), y dado que el número de enlaces que puede establecer una especie exótica de planta se explica en parte por la afinidad taxonómica de esa especie con la flora nativa (Memott y Waser, 2002), parece más probable que especies exóticas especialistas se conecten con especies nativas generalistas que tengan cierta afinidad taxonómica con sus mutualistas originales. Así, por ejemplo, la especie ornitófila *Nicotiana glauca* es polinizada por colibríes en su área de origen, en el centro y norte de Argentina (Nattero y Cocucci, 2007), y recibe visitas de otras especies de colibríes en Venezuela, donde es una exitosa invasora (Grases y Ramírez, 1998). Por el contrario, *Kalanchoe* sp., otra especie ornitófila introducida en Venezuela, la cual es polinizada por paseriformes en su región de origen (Sudáfrica), no recibe visitas de colibríes en Venezuela, y eso se refleja en un inadecuado transporte de polen. Similarmente, la invasora europea *Cytisus scoparius*, de flores zigomorfas especializadas en polinización por abejorros, es visitada casi exclusivamente por abejorros nativos generalistas en extensas áreas invadidas en el sur de Sudamérica (Morales y Aizen, 2002).

El caso particular de *Apis mellifera* y *Bombus* spp.

A pesar de que, en general, las especies de polinizadores exóticos no son más generalistas que sus contrapartes nativos (Figura 12.4), la abeja común (*Apis mellifera*) y algunas especies del género *Bombus*, en particular *Bombus terrestris*, son una excepción que merece especial consideración. Por las abundancias que alcanzan y su extraordinariamente alto grado, considerados “super-generalistas”, sus efectos en las comunidades en las que se integran son desproporcionados en relación a la fracción de la diversidad de polinizadores que representan. Estas especies de polinizadores se encuentran entre las más invasoras (Goulson, 2003) y más generalistas en todas las comunidades en las que han invadido (e.g., Memmott y Waser, 2002; Olesen *et al.*, 2002; Morales, 2007) y su capacidad invasora ha sido frecuentemente asociada a su super-generalismo (Goulson, 2003). A su vez, son los principales polinizadores de especies de plantas invasoras, tanto en comunidades donde son nativos (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007; Moragues y Traveset, 2005) como en comunidades donde también son invasores (Memmott y Waser, 2002; Morales y Aizen, 2002; Olesen *et al.*, 2002). Ambas especies se encuentran estrechamente asociadas con el ser humano (para polinización de cultivos en general, y/o para producción de miel, en el caso particular de *Apis mellifera*) y, por lo tanto, su introducción ha sido intencional, independientemente de subsiguientes introducciones accidentales.

Esta asociación dificulta discernir la relación de causalidad entre su grado de generalización, su asociación con el ser humano y su extraordinaria capacidad invasora.

12.3. Efectos de especies invasoras sobre las RMPA

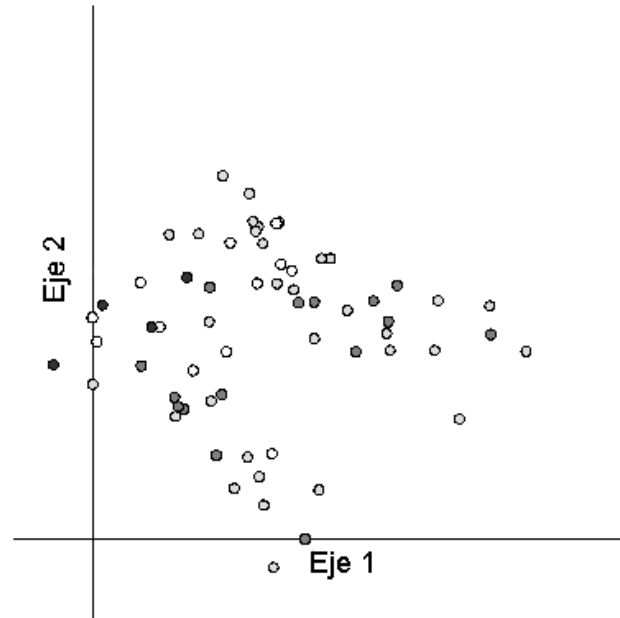
Compartimentación y facilitación entre especies invasoras

Las especies invasoras no sólo se conectan por medio de mutualismos con especies nativas (Figura 12.1b,c), sino también con otras especies invasoras (Figura 12.1d). Dentro de una red, un subconjunto de especies que interactúan entre sí con mayor intensidad que con el resto, forma una subred o *clique* (Jordano *et al.*, este volumen). En particular, cuando una subred está constituida por especies invasoras se conoce como complejo invasor de mutualistas (*sensu* Olesen *et al.*, 2002). La existencia de dichos complejos tiene implicaciones relacionadas con la hipótesis de facilitación entre mutualistas, según la cual cambios en la composición de especies mutualistas pueden limitar una invasión si el conjunto de mutualistas disponibles para una especie introducida no incluye especies con las cuales evolucionó (Mitchell *et al.*, 2006 y referencias ahí citadas).

La búsqueda de estos complejos invasores dentro de redes invadidas ha dado resultados contradictorios. En islas oceánicas, Olesen *et al.* (2002) no encontraron ninguna evidencia de la existencia de dichos compartimentos. En esos ecosistemas, la evolución de super-generalistas endémicos, los cuales incorporan rápidamente a las especies invasoras como mutualistas, podrían reducir las posibilidades de tales asociaciones invasor-invasor en estos ecosistemas aislados (Olesen *et al.*, 2002). De hecho, este patrón sería el esperado en redes que siguen una pauta de enlace preferencial, es decir, las nuevas especies que se incorporan a una red se enlazan con especies previamente hiper-conectadas (los denominados *hubs*; Jordano *et al.*, este volumen).

Por el contrario, en otras redes, el status de las plantas (nativa o exótica) o características que covarían con él, pueden explicar en parte la composición de su ensamble de polinizadores y, a su vez, este patrón estar relacionado con una mayor interacción de polinizadores invasores con plantas invasoras que con plantas nativas. Esto se ha encontrado, por ejemplo, en comunidades invadidas del bosque templado Andino Patagónico (Morales y Aizen, 2006), resultados que apoyan la hipótesis de complejos invasores. La Figura 12.5 muestra una ordenación de esta red, en la cual una mayor proximidad entre pares de plantas y entre pares de polinizadores indica una mayor similitud en sus ensambles de polinizadores visitantes, o de plantas visitadas, respectivamente. A su vez, una mayor proximidad entre una planta y un polinizador indica una mayor interacción entre dichos mutualistas (Morales y Aizen, 2006). En esta red, los cuatro polinizadores exóticos se ubicaron significativamente más próximos a las especies exóticas que lo esperado por azar (Figura 12.5), sugiriendo interacciones preferenciales entre mutualistas exóticos. Este sistema se caracteriza por la preponderancia de plantas invasoras de floración muy profusa y una alta producción de néctar y/o polen (e.g., *Taraxacum officinale*, *Carduus nutans*, *Cirsium vulgare*, *Lupinus polyphyllus*, *Cytisus scoparius*, *Trifolium repens*). Por su parte, tres de los cuatro polinizadores exóticos son himenópteros sociales invasores (e.g., *A. mellifera* y *Bombus ruderatus*), caracterizados por una altísima demanda energética para mantener sus colonias (Heinrich, 1979), lo cual los hace eficientes explotadores de los recursos (fuentes de polen y néctar) altamente concentrados o abundantes.

Figura 12.5. Ordenación basada en el Análisis de Correspondencia Destendenciado (DCA) de especies de plantas nativas, exóticas, polinizadores nativos y exóticos de una red mutualista planta-polinizador del bosque templado Andino Patagónico. Adaptado de Morales y Aizen (2006). Tonos como en Figura 12.1



Cambios en la arquitectura de la red

La integración de especies invasoras puede modificar profundamente parámetros claves de las RMPA, al desencadenar una “redistribución” de las interacciones o enlaces entre plantas y polinizadores. Una de las consecuencias de la asimetría que caracteriza las RMPA es una baja dependencia recíproca entre mutualistas, es decir, si una especie de polinizador depende mucho de una especie de planta, esta planta típicamente depende poco de esa especie de polinizador, y viceversa. Esta propiedad confiere estabilidad a las RMPA y robustez frente a la pérdida de especies (Vázquez y Aizen, 2004; Bascompte *et al.*, 2006). En un estudio del impacto de especies de plantas y polinizadores invasores sobre la arquitectura de las RMPA, Aizen *et al.*, (2008) analizaron la conectividad de 10 pares de RMPA caracterizadas por niveles contrastantes de incidencia de especies invasoras, y el grado de dependencia mutua entre las especies interactuantes. Las redes muy invadidas exhiben, en general, mutualismos más débiles que las menos invadidas. Este aumento en la estabilidad potencial de la red resulta de una participación desproporcionada de las especies invasoras en las interacciones más asimétricas. Si bien la integración de mutualistas invasores no altera la conectividad de la red (ver también Memmott y Waser, 2002; Olesen *et al.*, 2002), sí modifica la configuración de la misma, ya que muchos enlaces se transfieren de especies nativas generalistas a especies invasoras “super-generalistas”. En otras palabras, estas invasoras usurpan interacciones entre mutualistas nativos durante el proceso de invasión. De este modo, en estadios avanzados de la invasión, las especies invasoras super-generalistas pueden llegar a alterar los cimientos mismos de la arquitectura de la red, convirtiéndose en nodos centrales de las mismas (Aizen *et al.*, 2008).

Por otra parte, dado que las interacciones de baja dependencia recíproca son las más robustas ante las perturbaciones que implican extinciones (Ollerton *et al.*, 2003), estos resultados sugieren que, una vez integradas en la red, las especies invasoras y sus mutua-

listas podrían ser más resistentes a las perturbaciones, aumentando las probabilidades de supervivencia de especies invasoras en las RMPA. Esto, sumado a una interacción preferencial entre especies invasoras (Figura 12.5), podría ocasionar una facilitación mutua entre especies invasoras. Interacciones positivas entre invasores pueden producir los ciclos de retroalimentación positiva esperados en procesos de *invasional meltdown* (Simberloff y Von Holle 1999), provocando así un impacto aún mayor de la invasión sobre la comunidad nativa, similar a los documentados para otros tipos de sistemas e interacciones (Grosholz, 2005).

Reemplazo funcional de especies nativas

Una consecuencia de la integración de especies invasoras en RMPA es que mutualistas nativos extintos o en retroceso podrían ser reemplazados por contrapartes invasoras funcionalmente equivalentes (*sensu* Zamora, 2000), atenuando el efecto de la pérdida de mutualistas para el resto de la comunidad. Este reemplazo se ha demostrado principalmente para polinizadores y dispersores nativos en islas, los cuales parecen más proclives a la extinción que las plantas. En las islas Mauricio, las flores de *Nesocodon mauritianus* (Campanulaceae) sólo son visitadas por el paseriforme introducido bulbul de bigotes rojos (*Pycnonotus jocosus*) (Olesen *et al.*, 1998). En Hawái, *Zosterops japonica* ha reemplazado a los drepanínidos nativos de esas islas (Cox y Elmqvist, 2000) mientras que *Zosterops lateralis* en Nueva Zelanda ha reemplazado a las aves polinizadoras nativas (Kelly *et al.*, 2006). En la isla de Mallorca (Islas Baleares, Mediterráneo Occidental) el principal dispersante del arbusto *Cneorum tricoccon* es la marta, *Martes martes*, introducida en estas islas desde tiempos antiguos (Traveset, 1995a). Dado que tanto el declive de algunas especies nativas como la invasión de exóticas se encuentran frecuentemente asociados a la alteración del hábitat de origen antrópico, es difícil a veces discernir la relación de causalidad entre la declinación de la especie nativa y la invasión de la exótica. Por un lado, una especie nativa puede declinar o desaparecer como consecuencia de la alteración del hábitat, y posteriormente ser reemplazada por una invasora más resistente a dicha alteración. Alternativamente, sin embargo, la especie nativa puede ser desplazada por una especie invasora que se vea favorecida por dicha alteración.

Un caso ilustrativo de reemplazo funcional es el de la invasión del abejorro exótico *Bombus ruderatus* en los bosques Andino Patagónicos del sur de Argentina, después de su introducción intencional en el sur Chile en 1982. Esta especie fue detectada en comunidades nativas por primera vez en 1994, y desde entonces su abundancia y rango de distribución siguen en aumento (Morales, 2007). En 1996, un censo de visitantes florales a la especie nativa *Alstroemeria aurea* mostró, a lo largo de un gradiente de perturbación antrópica, un descenso en la frecuencia relativa de su principal polinizador, el abejorro nativo *Bombus dahlbomii*, a la vez que un aumento en la frecuencia del polinizador invasor (Figura 6.2 en Aizen y Feinsinger, 2003), sugiriendo que esta perturbación favorecería a la especie invasora y/o perjudicaría a la nativa. Posteriormente, un estudio a largo plazo sobre la misma especie de planta, en un área no perturbada, ha confirmado que este supuesto reemplazo no sólo se ve favorecido por la perturbación del hábitat, sino que se trata de un potencial desplazamiento a largo plazo de la especie nativa por la invasora (Figura 1 en Morales, 2007).

Esto ejemplifica la necesidad de estudios a largo plazo que consideren distintos factores, que pueden covariar con los cambios de abundancia de las especies invasoras y nativas, a la hora de evaluar el impacto de las primeras sobre las segundas. Solo así será posible discernir cuándo estamos ante un reemplazo pasivo, y cuándo ante un desplazamiento competitivo de la nativa por la invasora.

12.4. Interacciones indirectas entre especies nativas e invasoras mediadas por MPA

Una vez integradas en las redes mutualistas planta-animal, las especies invasoras pueden tener impactos no sólo sobre sus mutualistas (es decir, las plantas sobre los animales y viceversa), sino también sobre otras especies de su mismo conjunto (es decir, las plantas sobre otras plantas y los animales sobre otros animales), a través de interacciones indirectas mediadas por dichos mutualismos. Estas interacciones pueden ser positivas (facilitación), negativas (competencia) o neutras.

La Figura 12.1 muestra en forma esquemática una red en la que es posible visualizar tanto interacciones directas (Figura 12.1a,b,c,d), como indirectas (Figura 12.1e,f). Dado que estas conexiones indirectas están mediadas por los enlaces que ambos nodos de un mismo conjunto establecen con nodos del otro conjunto, sus enlaces están representados por líneas discontinuas (Figura 12.1e,f). Así, la especie de animal invasor interactúa indirectamente con el animal nativo por medio de las interacciones directas que ambos establecen con las plantas que ambos visitan.

Las especies invasoras pueden competir con las nativas por los mutualistas (es decir, las plantas pueden competir por las visitas de polinizadores [Figura 12.1e] mientras que los polinizadores pueden hacerlo por el acceso a las recompensas florales [Figura 12.1f]). No obstante, la presencia de plantas invasoras podría también facilitar las visitas a las especies nativas por medio de una atracción conjunta de los polinizadores. Así, el efecto de las interacciones entre plantas nativas e invasoras puede variar a lo largo de un gradiente de negativo (competencia) a positivo (facilitación) (Rahtcke, 1983). En esta sección nos centraremos, pues, en interacciones indirectas entre plantas invasoras y nativas mediadas por polinizadores, para explorar el impacto de las primeras en la polinización de las nativas. Los cambios análogos en la adquisición de recursos por polinizadores y dispersores nativos como consecuencia de la invasión de polinizadores y dispersores invasores, respectivamente (Figura 12.1f) no son tratados en este capítulo, si bien pueden ser tan o más importantes para la biota nativa (Goulson 2003).

12.5. Impacto de plantas invasoras en la polinización de plantas nativas

Una vez integrada en la RMPA, una especie invasora puede influir en la estructura de la red (Aizen *et al.*, 2008) y, como consecuencia, afectar la cantidad (Brown *et al.*, 2002) y/o calidad (Ghazoul, 2004; Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007) de visitas a algunas especies de plantas nativas de dicha red mediante cambios tanto en la abundancia como en el comportamiento de los polinizadores (Ghazoul, 2002, 2004). Las interacciones competitivas entre especies nativas e invasoras pueden involucrar mecanismos diferentes, no mutuamente excluyentes, que implican principalmente cambios en la frecuencia de visita y la transferencia interespecífica de polen.

Cambios en la frecuencia de visitas

En presencia de una especie invasora más atractiva o que ofrece más recursos a los polinizadores, la especie nativa puede sufrir una reducción en la cantidad de visitas que recibe, fenómeno también conocido como “usurpación de polinizadores”, con la consecuente disminución en los niveles de polinización y posterior producción de semillas (Chittka y Schürkens, 2001). Alternativamente, la presencia de una especie invasora altamente atractiva puede “facilitar” las visitas a la especie nativa menos atractiva mediante una “atracción conjunta” de polinizadores (Rathcke, 1983; Moeller, 2005).

En la última década, un número creciente de estudios ha evaluado experimentalmente cambios en la polinización de especies nativas en respuesta a la presencia de una especie invasora. En una revisión reciente, el análisis cualitativo de las tendencias surgidas a partir de 15 comparaciones, en base a siete estudios publicados, concluyó que los efectos reportados fueron preponderantemente negativos (Bjerknes *et al.*, 2007). Como vimos, estos efectos están mediados por cambios en la abundancia o comportamiento de los polinizadores, los cuales, a su vez, varían en su respuesta a la presencia de estos nuevos recursos. Dado que los polinizadores generalistas, tanto nativos como invasores son los que más rápidamente incorporan a las plantas invasoras en su dieta (Memmott y Waser, 2002), es de esperar que esta incorporación sea a costa de dejar de visitar otras especies nativas (Aizen *et al.*, 2008). Para evaluar esta hipótesis realizamos una síntesis cuantitativa (meta-análisis) y comparamos el efecto global de la presencia de especies invasoras sobre la frecuencia de visitas a plantas nativas visitadas principalmente por las especies super-generalistas *Apis mellifera* y *Bombus* spp y a plantas visitadas principalmente por otros taxa. Para ello, compilamos estudios publicados y no publicados en los cuales se compara la frecuencia de visitas a flores de plantas nativas en vecindarios florales con y sin la presencia de especies de plantas invasoras (Apéndice I). Esta aproximación meta-analítica permite integrar y comparar medidas heterogéneas obtenidas a partir de distintos estudios. Para esto, primero estandarizamos los datos primarios, obteniendo una “magnitud del efecto” (en inglés: *effect size*) para cada observación. Luego, a partir del conjunto de magnitudes del efecto, estimamos la tendencia global, definida como la “magnitud del efecto global” de la variable respuesta frecuencia de visitas. Por último, evaluamos si las magnitudes del efecto para cada categoría de polinizador diferían entre sí y si eran significativamente diferentes de cero. Dado que nuestra intención era comparar valores promedios de visitas entre tratamientos, escogimos el estadístico Hedges’ “*d*” como medida de la magnitud del efecto. La magnitud del efecto individual “*d*” y su varianza asociada “Var (*d*)” fueron calculadas para cada observación. Clasificamos cada especie nativa en función de la identidad de su/s principal/es polinizador/es. En aquellos estudios en los cuales se reportaban resultados para más de un año o sitio o experimento, se eligieron los resultados con mayor tamaño de muestras, o los resultados del último año (Aguilar *et al.*, 2006).

Realizamos el meta-análisis con el programa MetaWin 2.0 (Rosenberg *et al.*, 2000). Los intervalos de confianza (IC) del 95% de las magnitudes del efecto se calcularon con procedimientos de re-muestreo. Una determinada magnitud del efecto “*d*” se considera significativamente distinta de cero si el IC del 95% (corregido de sesgos por el re-muestreo) no se superpone con el valor cero (Rosenberg *et al.*, 2000). Los datos se analizaron bajo un modelo de efecto aleatorio (Raudenbush, 1994), el cual supone que los estudios

incluidos en el meta-análisis difieren no sólo por error de muestreo sino también por un componente al azar en las magnitudes del efecto entre los estudios (Rosenberg *et al.*, 2000). La heterogeneidad de las magnitudes del efecto se evaluó con el estadístico Q (Hedges y Olkin, 1985). Para evaluar la influencia del tipo de polinizador en el signo y magnitud del efecto, realizamos un análisis categórico que compara las magnitudes del efecto entre las distintas categorías. Para ello, examinamos los valores P asociados al estadístico “ Q_{between} ”, el cual describe la variación en la magnitud del efecto atribuible a diferencias entre las categorías comparadas. Por último, evaluamos la probabilidad de sesgo de publicación, esto es la tendencia de las revistas a publicar estudios con resultados estadísticamente significativos (Rosenberg *et al.* 2000), calculando el número seguro de Rosenthal (1991, en inglés: *fail safe number*) (Rosenberg, 2005), esto es, el número de observaciones no significativas que deberían agregarse al meta-análisis para revertir el resultado de significativo a no significativo. Un número seguro de Rosenthal $< 5n+10$, donde n es el número de observaciones sugiere sesgo de publicación.

En total, encontramos 10 estudios publicados, 5 trabajos inéditos y una tesis doctoral que evaluaban cambios en la frecuencia de visitas de 32 especies de plantas nativas ante la presencia de plantas invasoras (Apéndice I). La magnitud del efecto global fue negativa ($d = -0.282$) y significativamente distinta de cero (IC 95% = -0.563, -0.069, $N = 36$), indicando una preponderancia de la usurpación de polinizadores por parte de especies invasoras a nativas, resultado que coincide con lo encontrado por Bjerknes *et al.* (2007). De las 36 observaciones independientes, 10 corresponden a especies nativas polinizadas principalmente por *Apis* y/o *Bombus*, 18 a especies polinizadas principalmente por otros taxa (en su mayoría nativos) y 8 a especies cuyo principal polinizador no se reporta (Apéndice I). No encontramos diferencias significativas en el efecto de la planta invasora sobre las visitas a la nativa en relación con el tipo de polinizador ($Q_{\text{between}} = 3.33$ $P = 0.106$). No obstante, las especies nativas visitadas principalmente por *Apis* y/o *Bombus* sufrieron una reducción significativa en sus frecuencias de visitas en presencia de especies invasoras (su IC 95% no se superpone con $d = 0$), mientras que no fue así para las especies pertenecientes a las otras dos categorías (principal polinizador distinto de *Apis* y/o *Bombus* o desconocido), si bien en todos los casos la tendencia fue negativa (Figura 12.6). El número de Rosenthal fue < 190 , sugiriendo la posible existencia de sesgo de publicación. No obstante, dado que una proporción considerable de los datos incluidos son inéditos, es más probable que este valor refleje un “sesgo de investigación” más que de publicación. Dado el reducido número de observaciones, estos resultados deben considerarse preliminares y muestran la necesidad de más estudios de esta naturaleza a fin de corroborar o no la tendencia encontrada aquí. Estas tendencias sugieren que los cambios en la estructura de la red provocados por especies de plantas invasoras, y sobre todo la usurpación de “enlaces” entre polinizadores generalistas como *Apis* y *Bombus* y plantas nativas, se podrían traducir en cambios negativos en la intensidad de polinización recibida por estas plantas nativas.

Transferencia interespecífica de polen

La presencia de una especie invasora puede afectar los patrones de flujo de polen si los polinizadores realizan transferencia interespecífica de polen, depositando polen de la especie invasora en los estigmas de la especie nativa o viceversa, generando una

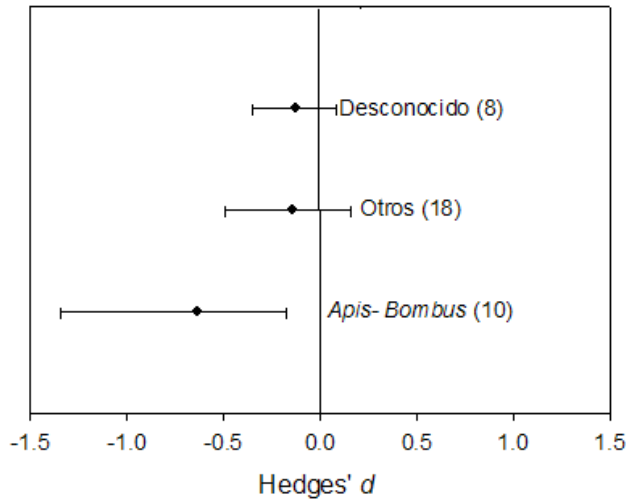


Figura 12.6. Magnitudes de efecto global (Hedges' d) ponderado e intervalos de confianza corregidos del 95% del efecto de la presencia de especies invasoras en la frecuencia de visitas a especies de plantas nativas, agrupados según la identidad de su principal polinizador. Entre paréntesis se indica el número de observaciones. La línea vertical denota Hedges' $d = 0$.

disminución en la “calidad” de la polinización. Dicha disminución puede deberse a la pérdida de polen conespecífico en flores de otras especies, y/o a la deposición de polen heteroespecífico en sus estigmas, el cual puede interferir con la deposición y/o germinación del polen conespecífico (Morales y Traveset, 2008). Estos cambios pueden ocurrir independientemente de cambios en la frecuencia absoluta de visitas, aunque en algunos casos ambos fenómenos pueden ocurrir simultáneamente (e.g., Brown *et al.*, 2002; Ghazoul, 2002; Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007). Entre los escasos estudios que han evaluado cambios en la deposición de polen en presencia de una especie invasora, algunos han encontrado reducciones en la deposición de polen conespecífico (Ghazoul, 2002; Larson *et al.*, 2006) o aumentos en la deposición de polen heteroespecífico (Ghazoul, 2002), mientras que otros no han detectado cambios consistentes (Grabas y Laverly, 1999; Moragues y Traveset, 2005; Larson *et al.*, 2006). En general, los niveles de deposición de polen heteroespecífico detectado en estigmas de especies nativas son muy bajos para saturar los estigmas o interferir con la deposición de polen conespecífico (revisado en Morales y Traveset, 2008). No obstante, estas cantidades han demostrado ser suficientes para alterar profundamente por medio de hibridación la polinización y reproducción de especies nativas emparentadas (Wolf *et al.*, 2001; Burgess *et al.*, 2008). Hasta la fecha, estos mecanismos (cambios en la frecuencia de visitas y transferencia interespecífica de polen) han sido evaluados por separado, y la diversidad de enfoques utilizados dificulta la evaluación de la importancia relativa de ambos mecanismos así como su interacción.

12.6. Consideraciones finales

El estudio de los mutualismos planta-animal y de las redes mutualistas proporciona un marco adecuado para poder entender el impacto de diferentes actividades antrópicas sobre la biodiversidad. Por ejemplo, la distribución asimétrica del grado de generalización ha proporcionado una explicación plausible de por qué las plantas generalistas y especialistas en su polinización muestran la misma susceptibilidad a la fragmentación

(Ashworth *et al.*, 2004). De forma análoga, en este capítulo hemos visto cómo dicha asimetría podría explicar en parte la integración de especies exóticas especialistas en RMPA, favorecida por la presencia de mutualistas generalistas. A pesar de que la mayoría de las invasiones biológicas son marcadamente idiosincráticas, y por lo tanto difíciles de predecir, los mutualismos de polinización y dispersión están frecuentemente implicados en el establecimiento y expansión de muchas especies invasoras, así como en sus impactos posteriores sobre la biota nativa.

La conservación desde un enfoque funcional de las redes de mutualismos tiene varias implicaciones prácticas. Los programas de restauración y de control deberían considerar las interacciones mutualistas de forma explícita. 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.

El caso de polinizadores invasores super-generalistas, 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, así como su compatibilidad con la gestión del resto del ecosistema. 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). La clave de la cuestión está en si estos nuevos sistemas podrán absorber nuevas especies e interacciones a la vez que permitan mantener las interacciones nativas (Roubik, 2000).

Las especies invasoras representan un reto para la conservación de los ecosistemas nativos en un mundo que tiende cada vez más hacia la globalización y la homogenización biótica. Sean cuales fueran las decisiones que se tomen al respecto, dado que las invasiones biológicas no reconocen límites políticos o administrativos, no se debe perder de vista que las acciones a seguir deben considerar no sólo los efectos locales, sino también aquellos que tienen lugar a escala regional y global.

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca dentro de los proyectos CYTED (Programa iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo) y GL2004-04884-C02-01/BOS, financiados por el Ministerio de Educación y Ciencia (MEC). Agradecemos especialmente a Rodrigo Medel su valioso y paciente trabajo editorial y a Regino Zamora su trabajo de coordinación y a todos los participantes en el proyecto CYTED por las interesantes discusiones. CLM agradece a CONICET y CYTED por el apoyo financiero recibido.

Apéndice I: Estudios incluidos en el meta-análisis del efecto de la especie invasora en la frecuencia de visitas de especies nativas en función de la identidad del/ de los principal/es polinizador/es.

Fuente	Especie invasora	Origen	Especie nativa	Principales polinizadores
Aigner 2004, Biological Conservation	Varias	Europa / Sudáfrica	<i>Dithyrea maritima</i>	Otros
Brown <i>et al.</i> , 2002, Ecology	<i>Lythrum salicaria</i>	Eurasia	<i>Lythrum alatum</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Carvalho <i>et al.</i> , inédito	<i>Echium vulgare</i>	Eurasia	<i>Alstroemeria ligtu</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Carvalho <i>et al.</i> , inédito	<i>Echium vulgare</i>	Eurasia	<i>Phacelia secunda</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Carvalho <i>et al.</i> , inédito	<i>Echium vulgare</i>	Eurasia	<i>Schizanthus hookeri</i>	Otros
Carvalho <i>et al.</i> , inédito	<i>Echium vulgare</i>	Eurasia	<i>Stachys albicaulis</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Chittka y Schürkens 2001, Nature	<i>Impatiens glandulifera</i>	Asia	<i>Stachys palustris</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Ghazoul 2004, Biotropica	<i>Chromolaena odorata</i>	Américas	<i>Dipterocarpus obtusifolius</i>	Otros
Ghazoul, 2006, Journal of Ecology	<i>Solidago canadense</i>	Américas	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Otros
Jacobson y Traveset, inédito	<i>Oxalis pes-caprae</i>	Sudáfrica	<i>Diplotaxis erucoides</i>	Otros
Kaiser <i>et al.</i> , 2008, Biotropica	Varias	No reportado	<i>Syzygium mamillatum</i>	Otros
Larson <i>et al.</i> , 2006, Biological Conservation	<i>Euphorbia esula</i>	Eurasia	<i>Campanula rotundifolia</i>	Otros
Larson <i>et al.</i> , 2006, Biological Conservation	<i>Euphorbia esula</i>	Eurasia	<i>Linum lewisii</i>	Otros
Larson <i>et al.</i> , 2006, Biological Conservation	<i>Euphorbia esula</i>	Eurasia	<i>Oxytropis lambertii</i>	Otros
Lopezaraiza-Mikel y Memmott, inédito	<i>Impatiens glandulifera</i>	Asia	<i>Stachys palustris</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Moragues y Traveset 2005, Biological Conservation	<i>Carpobrotus acinaciforme</i>	Sudáfrica	<i>Anthyllus cytisoides</i>	Otros
Moragues y Traveset 2005, Biological Conservation	<i>Carpobrotus edulis</i>	Sudáfrica	<i>Lotus cytisoides</i>	Otros
Moragues y Traveset 2005, Biological Conservation	<i>Carpobrotus acinaciforme</i>	Sudáfrica	<i>Cistus monspeliensis</i>	Otros
Moragues y Traveset 2005, Biological Conservation	<i>Carpobrotus edulis</i>	Sudáfrica	<i>Cistus salvifolius</i>	Otros
Morales 2006, tesis doctoral	<i>Carduus thoermeri</i>	Europa	<i>Alstroemeria aurea</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Muñoz y Cavieres 2008, Journal of Ecology	<i>Taraxacum officinale</i>	Eurasia	<i>Hypochaeris thrincoides</i>	Otros
Muñoz y Cavieres 2008, Journal of Ecology	<i>Taraxacum officinale</i>	Eurasia	<i>Perezia carthamoides</i>	Otros
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Agryranthemum fructecens</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Ceballosia fruticosa</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Euphorbia balsaminifera</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Euphorbia obtusifolia</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Frankenia lewis</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Lavandula buchii</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Plocama pendula</i>	No reportados
Padron, inédito	<i>Opuntia dillemii</i>	Américas	<i>Schizogyne sericea</i>	No reportados
Suehs <i>et al.</i> , inédito	<i>Carpobrotus acinaciforme</i>	Sudáfrica	<i>Anthyllis barbajovis</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Suehs <i>et al.</i> , inédito	<i>Carpobrotus acinaciforme</i>	Sudáfrica	<i>Senecio leucanthemifolius</i>	Otros
Suehs <i>et al.</i> , inédito	<i>Carpobrotus acinaciforme</i>	Sudáfrica	<i>Cistus monspeliensis</i>	<i>Apis-Bombus</i>
Suehs <i>et al.</i> , inédito	<i>Carpobrotus acinaciforme</i>	Sudáfrica	<i>Lotus cytisoides</i>	Otros
Suehs <i>et al.</i> , inédito	<i>Carpobrotus edulis</i>	Sudáfrica	<i>Lotus cytisoides</i>	Otros
Totland <i>et al.</i> , 2006, American Journal of Botany	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Américas	<i>Melampyrum pratense</i>	<i>Apis-Bombus</i>

CAPÍTULO 13

La biología reproductiva en la predicción del potencial invasor de plantas exóticas

ILEANA HERRERA, NELSON RAMÍREZ Y JAFET M. NASSAR

13.1. Introducción

La invasión de plantas y animales exóticos en los ecosistemas naturales es un fenómeno creciente a consecuencia de las actividades humanas (Ewel *et al.*, 1999). La invasión de especies no nativas en hábitats nuevos es señalada como la segunda causa de la pérdida de biodiversidad global y regional, precedida sólo por la destrucción del hábitat (Pimm *et al.*, 1995). En el caso de las plantas invasoras, la preponderancia del proceso de invasión como factor que reduce la diversidad biológica, se debe a que la explosión demográfica de una especie exótica en un ambiente nuevo puede modificar las propiedades y funcionamiento de comunidades y ecosistemas enteros (Vitousek y Walker, 1989; D'Antonio y Vitousek, 1992; Baruch, 1996; Le Maitre *et al.*, 1996; Williams y Baruch, 2000; Ghazoul, 2004). Este problema de conservación ha estimulado, por una parte, la identificación de características diagnósticas del potencial invasor de una planta, y por otra, la descripción de las propiedades de los hábitats más frecuentemente invadidos.

Mucho antes de que se reconociera el impacto de las plantas invasoras, Baker (1974) propuso una lista de atributos reproductivos y ecológicos que debería tener una maleza ideal (que invade áreas intensamente perturbadas tales como cultivos). Esta es la llamada “Regla de Baker”, la cual comprende las características que deberían aumentar la aptitud de los individuos que las presentan. De los atributos señalados por Baker, Sutherland (2004) confirma la importancia de la polinización generalizada, tiempos de generación cortos, crecimiento rápido y protección contra herbívoros. Sin embargo, otras características, tales como la reproducción vegetativa, autocompatibilidad y polinización por viento no fueron reconocidas como atributos de malezas nativas y exóticas en Estados Unidos de Norte América por este autor. Otros estudios sí reconocen la presencia de algunos de estos últimos atributos en plantas invasoras. Por ejemplo, la autocompatibilidad y la agamosperma son la regla entre especies exóticas invasoras en Sudáfrica (Rambuda y Johnson, 2004).

A principios de la década de los 80, el Comité Científico sobre Problemas del Ambiente (SCOPE, Scientific Committee on Problems of the Environment), en su programa para el estudio de la ecología de invasiones biológicas, sugirió que los componentes reproductivos eran una de las características más importantes para definir el potencial invasor de una planta (Drake *et al.*, 1989). Esta propuesta estaba fundamentada en el hecho de que las características reproductivas de las plantas determinan su potencial para colonizar, establecerse y expandirse hacia nuevas localidades (Gordon, 1998; Greenberg *et al.*, 2001). Muchos investigadores se han abocado a la labor de identificar características diagnósticas del potencial invasor de una planta. Algunos de estos estudios han centrado su metodología en comparaciones de especies nativas e invasoras perte-

recientes a clados relacionados presentes en una misma localidad (Radford y Cousens, 2000; Gerlach y Rice, 2003), pero los resultados son limitados, debido a que estas comparaciones por lo general incluyen bajo número de especies y pocas localidades. Este tipo de metodología tiene dos limitaciones. Primero, no podemos estar seguros de que las especies que consideramos como nativas en un ambiente dado no tengan potencial invasor en otros ambientes, es posible que éstas no hayan tenido la ocasión de migrar fuera de su hábitat nativo, y si lo han logrado, no sabemos si después de un período de naturalización podrían convertirse en invasoras. Segundo, la metodología de análisis empleada ha sido enfocada en la búsqueda de diferencias entre especies nativas e invasoras. Sin embargo, es posible que en cuanto a la biología reproductiva se refiere, las semejanzas entre ambos tipos de plantas puedan ser importantes en determinar el éxito de la invasión. Muth y Pigliucci (2006) propusieron como enfoque alternativo que las comparaciones deberían establecerse entre especies exóticas invasoras y no invasoras de clados muy relacionados. Sin embargo, estos autores no encontraron características específicas de las especies invasoras analizadas. Comparaciones de algunos atributos reproductivos de diferentes especies de plantas invasoras y nativas a mayor escala geográfica no tuvieron mucho éxito en definir caracteres que podrían propiciar la invasión (Perrins *et al.*, 1992; Crawley *et al.*, 1996; Rejmánek y Richardson, 1996; Williamson y Fitter, 1996; Reichard, 1996, Sutherland, 2004), a excepción del trabajo de Rejmánek y Richardson (1996), en el cual se compararon especies de *Pinus* nativos e invasores del Hemisferio norte, y el de Reichard (1996) que comparó plantas leñosas invasoras y no invasoras en Estados Unidos de Norte América.

Otra posible explicación a la falta de perfiles característicos generales de plantas invasoras, es que estos perfiles pueden ser diferentes dependiendo de la forma de vida de las plantas y de las características del hábitat colonizado. Por ejemplo, se ha planteado que las islas son poco resistentes a las invasiones de plantas (Rejmánek, 1996a; ver Traveset *et al.*, este volumen), que el tipo de hábitat puede tener efecto en el establecimiento de relaciones mutualistas con agentes dispersores (Lloret *et al.*, 2005), y que la forma de vida puede ser la característica que diferencia más a las especies de plantas invasoras de las no invasoras en algunos hábitat (Sutherland, 2004; Muth & Pigliucci, 2006). Estas observaciones sugieren que para identificar las características reproductivas, que pueden incrementar el potencial invasor de una planta, es importante considerar conjuntamente variables no reproductivas y reproductivas, tomando en cuenta el hábitat donde se presenta la especie invasora.

La falta de patrones reproductivos bien definidos y de otras características ecológicas diagnósticas de plantas invasoras ha generado un pesimismo colectivo en cuanto a la factibilidad de poder predecir las invasiones de plantas, para tomar medidas preventivas y efectivas (Mack *et al.*, 2000). Sin embargo, dadas las implicaciones teóricas y prácticas de poder predecir el potencial invasor de una especie, persiste la necesidad de encontrar un perfil general de atributos que permita definir a una planta como invasora en un hábitat particular. El surgimiento de teorías predictivas en la biología de invasiones de plantas ayudaría a evitar muchas de las invasiones de plantas en el futuro debido a que la mayoría (85%) de las invasiones ocurridas en los últimos años, al menos en Estados Unidos de Norte América, han ocurrido producto de introducciones intencionales (Reichard, 1996). Las teorías predictivas, además, contribuirían a mejorar los sistemas de escrutinio desarrollados por diferentes autores (Tucker y Richardson, 1995;

Reichard y Hamilton, 1997; Pheloung *et al.*, 1999). Estos sistemas consisten en una serie de preguntas acerca de las características de una planta, para las cuales hay que seleccionar una respuesta. Cada posible respuesta tiene un puntaje diferente, dándosele más puntaje a las especies que presenten el mayor número de características asociadas con el potencial de invadir.

Con el fin de contribuir a identificar atributos reproductivos predominantes en plantas invasoras y de examinar si estos atributos son independientes de otras variables ambientales, se realizó una revisión de las características reproductivas de plantas identificadas como invasoras en la literatura y se evaluaron y discutieron las relaciones entre algunas variables reproductivas y no reproductivas de estas especies.

13.2. Métodos

Se elaboró una lista de especies espermatofitas invasoras utilizando como definición de invasora aquellas plantas exóticas (no nativas) naturalizadas que han expandido su área de distribución en ecosistemas naturales o seminaturales colonizados fuera del área de distribución original (Richardson *et al.*, 2000b). La lista fue generada a partir de dos fuentes principales, la lista de plantas invasoras angiospermas de Cronk y Fuller (1995) y la lista de Daehler (1998). Además, fueron incluidos reportes de especies particulares tomadas de la literatura y especies estudiadas por uno de los autores (NR) del presente estudio.

Para las especies de espermatofitas reportadas en las listas mencionadas anteriormente se buscó información sobre las siguientes características de su biología reproductiva: sistema sexual o sexualidad, grado de incompatibilidad genética, sistema de apareamiento, capacidad de propagación vegetativa, tipo o clase de vector de polen, especialización del sistema de polinización y mecanismo de dispersión de semillas. Adicionalmente, se consideraron algunos aspectos físicos y ecológicos, incluyendo latitud, insularidad vs. continentalidad, hábitat invadido por la especie y la forma de vida de las plantas invasoras. Los datos fueron obtenidos de 155 fuentes de información.

Caracteres no reproductivos

Latitud. La latitud a la cual cada especie de planta invade fue clasificada en tres categorías: i) templada, que incluye invasoras que tienen una distribución desde el sub-trópico hasta las zonas templadas y especies exclusivas de las zonas templadas, ii) tropical, que incluye invasoras que tienen una distribución desde el sub-trópico hasta las zonas tropicales y especies exclusivas de las zonas tropicales, y iii) cosmopolita, que incluye especies invasoras distribuidas en zonas templadas, subtropicales y tropicales.

Insularidad. Las plantas invasoras fueron clasificadas en tres categorías, según su presencia exclusiva en islas, exclusiva en áreas continentales y su presencia tanto en islas como en áreas continentales.

Hábitat. Cuatro tipos generales de hábitats invadidos por cada especie considerada fueron definidos: i) áreas abiertas, con variado grado de perturbación dentro de áreas semi-naturales, ii) zonas boscosas, incluyendo zonas dominadas por diferentes tipos de vegetación arbórea, tales como, bosques secos, bosques húmedos, bosque ripa-

rinosa, bosques de pinos, entre otros, iii) zonas secas, incluyendo vegetación xerófila, sabanas, herbazales y arbustales secos, y iv) ambientes acuáticos, refiriéndose a cuerpos de agua dulce y salobres (marceas).

Forma de vida. Las plantas invasoras fueron clasificadas según su forma de vida en cinco grupos generales: i) hierbas anuales y bianuales, que comprenden plantas herbáceas anuales y bianuales y trepadoras anuales, ii) hierbas perennes, que incluye hierbas que presentan longevidad superior a los dos años, iii) trepadoras, que abarca a especies trepadoras leñosas perennes, iv) arbustos y v) árboles.

Caracteres reproductivos

Sistema sexual. Cada especie de planta invasora fue clasificada según su sistema sexual como: i) hermafrodita, ii) monoica, la cual abarca todas las variantes de monoecia (e.g., andromonoica y ginomonoica), y iii) dioica, incluyendo todas las variantes de esta condición (e.g., androdioicas y ginodioicas).

Sistema reproductivo. Las plantas invasoras fueron clasificadas en tres grupos según su grado de autocompatibilidad genética y la propiedad especial de poder o no producir semillas sin fertilización: i) autocompatibles, ii) autoincompatibles y iii) agamospermas. En ninguna de las categorías de esta variable se incluyó a las plantas dioicas.

Sistema de apareamiento. Tres tipos de sistemas de apareamiento fueron considerados: i) autogamia, incluyendo plantas cleistógamas y plantas que producen propágulos principalmente por autofertilización, ya sea asistida o no, ii) xenogamia, incluyendo plantas autoincompatibles, dioicas y auto compatibles que producen semillas principalmente por polinización cruzada y iii) mixto, que abarca especies xenógamas facultativas, es decir, especies que potencialmente son xenógamas pero pueden comportarse como autógamas.

Propagación vegetativa. Las plantas invasoras fueron clasificadas en dos categorías de acuerdo a su capacidad de propagarse por vía asexual, las que tienen la capacidad de propagarse vegetativamente y las que no tienen esta capacidad.

Agentes polinizadores. Los agentes polinizadores reportados para cada especie fueron clasificados de manera general como viento, agua, insectos, aves y mamíferos. Posteriormente, estas categorías fueron agrupadas en tres sistemas generales de polinización: polinización por insectos, por vertebrados (aves y mamíferos) y por agentes abióticos (agua y viento).

Especialización en la polinización. El tipo de especialización del sistema de polinización incluyó tres categorías: i) especialización abiótica, que incluye polinización por el viento y agua, ii) biótico especializado, que considera a las especies polinizadas por una sola categoría general de animal (e.g., exclusivamente abejas o aves) y iii) biótico generalista, la cual incluye especies polinizadas por más de una categoría general de animal (e.g., polinización por abejas y aves).

Modo de dispersión. Un total de ocho modos diferentes de dispersión de diásporas fueron considerados: i) viento, ii) agua, iii) viento combinado con agua, iv) balística (dehiscencia explosiva), v) granivocoria (hormigas y vertebrados), vi) aves, vii) aves y otros vertebrados, viii) mamíferos (epizoocoria y endozoocoria por mamíferos omnívoros y herbívoros). Posteriormente, estas categorías fueron agrupadas en dos grupos, según si el agente dispersor era abiótico o biótico.

13.3. Análisis de los datos

Análisis de frecuencia

Para cada uno de los caracteres estudiados, se calculó el porcentaje de especies invasoras que calificaban dentro de cada categoría. Se realizó un análisis log-lineal de frecuencias para cada una de las posibles interacciones entre pares de caracteres, con el fin de establecer la dependencia e interacción entre caracteres. Cuando el análisis de frecuencia resultó estadísticamente significativo, se realizó un análisis de residuales estandarizados (frecuencias observadas menos esperadas dividido por la raíz de la frecuencia esperada) para cada celda de la comparación de los caracteres. Los residuales fueron estandarizados y probados para su significancia. Este análisis permite establecer qué pares de caracteres se desvían significativamente de los valores esperados (Legendre y Legendre 1993), y por lo tanto tienen mayor contribución a la asociación. El signo del residual estandarizado permite diferenciar dependencias negativas y positivas entre caracteres. Una dependencia positiva entre dos caracteres indica que la asignación de una categoría dada en uno de los caracteres considerados está ligada a la asignación de una categoría particular en otro de los caracteres (e.g., una dependencia positiva entre bosques y dispersión por aves significa que en los bosques la dispersión de semillas es por aves). Residuales estandarizados negativos y estadísticamente significativos indican que las dos categorías de los dos caracteres considerados son excluyentes entre sí (e.g., una dependencia negativa entre la forma de vida arbórea y el sistema de apareamiento autógeno significa que los árboles no son autógenos). En algunos casos el análisis de dependencia fue realizado excluyendo algunas categorías debido a que la distribución producía más del 20% de celdas con frecuencias esperadas con valores muy bajos (Marascuilo y Levin 1983). Con esta limitación estadística, los datos fueron modificados agrupando algunas categorías para ajustar su distribución al análisis estadístico. Las modificaciones fueron las siguientes: i) las especies agamospermas fueron excluidas de todas las comparaciones de sistema reproductivo y ii) en el caso de los agentes polinizadores y dispersores se redujo el número de categorías.

Análisis de correspondencia

Con la finalidad de identificar asociaciones entre más de dos caracteres reproductivos y/o no reproductivos, se realizaron cuatro análisis de correspondencia. El análisis de correspondencia es una técnica multivariada que permite explorar la estructura de múltiples caracteres por categoría y evidencia asociaciones entre éstos. El valor de inercia muestra cuánto de la distribución (o varianza) es explicado por cada una de las dimensiones (ejes) y tiene un significado similar al valor de chi-cuadrado (StatSoft, 1995). No se realizó un único análisis de correspondencia que involucrara a todos los caracteres, debido a que no se obtuvo la misma información para todas las especies. Los caracteres involucrados en cada análisis de correspondencia fueron seleccionados con el criterio de disminuir el número de celdas vacías e incluir el mayor número de especies por análisis.

13.4. Resultados

La lista de plantas superiores invasoras obtenida consistió en 447 especies pertenecientes a 100 familias (listado disponible por los autores). Sin embargo, el número total de especies consideradas en nuestros análisis fue mucho menor ($N = 103 - 216$). El tamaño de la muestra varió dependiendo del número de especies con información para cada carácter. La principal limitación de este estudio fue la poca información básica existente sobre la biología reproductiva de plantas invasoras y que para todas las especies seleccionadas no se obtuvo el mismo tipo de información.

Los resultados de los análisis de frecuencias de pares de caracteres examinados considerando todas las especies no difirieron de los resultados obtenidos al excluir del análisis las especies de las familias más abundantes, por lo que se concluyó que los resultados obtenidos no fueron afectados por la abundancia relativa de especies en las distintas familias representadas. Las familias que presentaron el mayor número de especies invasoras fueron Poaceae (12.9%), Asteraceae (11.6%), Mimosaceae (5.1%) y Solanaceae (3.35%).

Análisis de frecuencia

Las distribuciones de frecuencia de las categorías de los caracteres reproductivos considerados fueron estimadas en base a cada categoría de los caracteres no reproductivos. Estas frecuencias se muestran en las Tablas 13.1 - 13.4. Para ninguno de los caracteres reproductivos la frecuencia por categorías estuvo asociada a la latitud (Tablas 13.1 y 13.5), mientras que algunos caracteres reproductivos dependieron significativamente de otros caracteres reproductivos (Tabla 13.5). Específicamente, el modo de dispersión dependió de la condición de insularidad (Tabla 13.2). Casi todos los caracteres reproductivos considerados, excepto el sistema reproductivo, dependieron del tipo de hábitat (Tabla 13.3) y todos dependieron de la forma de vida (Tabla 13.4). A continuación describimos los patrones obtenidos para las especies invasoras analizadas en cada una de las categorías de los siete caracteres reproductivos considerados.

Propagación vegetativa

El 72.2% ($N = 169$) de las especies invasoras consideradas presentaron capacidad de propagación vegetativa (CPV), independientemente de la latitud y de la insularidad (Tabla 13.5). La CPV fue dependiente significativamente del hábitat y forma de vida (Tabla 13.5) y del sistema reproductivo y el sistema de apareamiento (Tabla 13.6). Particularmente, todas las especies de plantas que invaden cuerpos de agua (100%), las trepadoras (100%) y casi todas las hierbas perennes (98%) presentan capacidad de propagación vegetativa (Tablas 13.3 y 13.4).

Sistema sexual

El 75.9% ($N = 257$) de las especies invasoras consideradas son hermafroditas. Un porcentaje menor son monoicas (15.2%, $N = 257$) y dioicas (8.9%, $N = 257$). El sistema sexual de las especies es independiente de la latitud e insularidad, pero dependiente significativamente del tipo de hábitat y de la forma de vida (Tabla 13.5). Aunque

Tabla 13.1. Distribución de frecuencias de las características reproductivas en relación a la latitud.

	Trópico N (%)	Templado N (%)	Cosmopolita N (%)	Total N (%)
Sistema sexual				
Hermafrodita	98(78.4)	45(71.4)	9(75.0)	152(76.0)
Monoica	18(14.4)	9(14.3)	2(16.7)	29(14.5)
Dioica	9(7.2)	9(14.3)	1(8.3)	19(9.5)
Total	125	63	12	200
Sistema reproductivo				
Auto incompatibles	18(28.6)	7(16.3)	2(25.0)	27(23.7)
Auto compatibles	45(71.4)	36(83.7)	6(75.0)	87 (76.3)
Total	63	43	8	114
Sistema de apareamiento				
Xenógamo	42(58.3)	24(50.0)	5(55.6)	71(55.0)
Autógamo	19(26.4)	16(33.3)	2(22.2)	37(28.7)
Mixto	11(15.3)	8(16.7)	2(22.2)	21(16.3)
Total	72	48	9	129
Propagación vegetativa				
Presente	65(76.5)	34(63.0)	6(75.0)	105(71.4)
Ausente	20(23.5)	20(37.0)	2(25.0)	42(28.6)
Total	85	54	8	147
Tipo polinizadores				
Insectos	61(76.3)	32(65.3)	5(71.4)	98(72.1)
Mamíferos-Aves	10(12.5)	3(6.1)	0(0.0)	13(9.6)
Abiótica	9 (11.2)	14(28.6)	2(28.6)	25(18.4)
Total	80	49	7	136
Especialización polinización				
Biótico especializado	35(59.3)	13(36.1)	4(57.1)	52(51.0)
Biótico generalista	15(25.4)	8(22.2)	1(14.29)	24(23.5)
Abiótico	9(15.3)	15(41.7)	2(28.6)	26(25.5)
Total	59	36	7	102
Dispersión de semillas				
Abiótica	55(47.4)	30(56.6)	9(81.8)	94(52.2)
Mamíferos-Aves	61(52.6)	23(43.4)	2(18.2)	86(47.8)
Total	116	49	11	180

Tabla 13.2. Distribución de frecuencias de las características reproductivas en relación a la insularidad. * $P < 0.05$.

	Continente N(%)	Continente/Isla N(%)	Isla N(%)	Total N(%)
Sistema sexual				
Hermafrodita	91(82.7)	39(69.6)	35(70.0)	165(76.4)
Monoica	14(12.7)	11(19.6)	7(14.0)	32(14.8)
Dioica	5(4.6)	6(10.7)	8(16.0)	19(8.8)
Total	110	56	50	216
Sistema reproductivo				
Auto incompatibles	17(21.8)	4(16.7)	4(33.3)	25(21.9)
Auto compatibles	61(78.2)	20(83.3)	8(66.7)	89(78.1)
Total	66	23	10	114
Sistema de apareamiento				
Xenógamo	35(45.4)	20(64.5)	15(71.4)	70(54.3)
Autógamo	31(40.3)	6(19.4)	2(9.5)	39(30.2)
Mixto	11(14.3)	5(16.1)	4(19.1)	20(15.5)
Total	77	31	21	129
Propagación vegetativa				
Presente	56(70.9)	29(65.9)	29(82.9)	114(72.2)
Ausente	23(29.1)	15(34.1)	6(17.1)	44(27.8)
Total	79	44	35	158
Tipo polinizadores				
Insectos	58(72.5)	31(83.8)	22(64.7)	111(73.5)
Mamíferos-Aves	6(7.5)	2(5.4)	5(14.7)	13(8.6)
Abiótica	16(20.0)	4(10.8)	7(20.6)	27(17.9)
Total	80	37	34	151
Especialización polinización				
Biótico especializado	26(45.6)	14(56.0)	13(54.2)	53(50.0)
Biótico generalista	15(26.3)	6(24.0)	3(12.5)	24(22.6)
Abiótico	16(28.1)	5(20.0)	8(33.3)	29(27.4)
Total	57	25	24	106
Dispersión de semillas*				
Abiótica	50(53.2)	37(66.6)	21(37.5)	108(52.4)
Mamíferos-Aves	44(46.8)	19(33.4)	35(62.5)	98(47.6)
Total	94	56	56	206

el hermafroditismo fue más abundante para todas las formas de vida, los árboles mostraron la más baja fracción de especies hermafroditas y la mayor proporción de monoecia y dioecia (Tabla 13.4). En hábitats acuáticos hay una mayor proporción de especies monoicas y dioicas que en el resto de las categorías de hábitats evaluados. El sistema sexual fue dependiente del sistema de apareamiento, especialización en la polinización y modo de dispersión (Tabla 13.6). La asociación entre el sistema sexual

Tabla 13.3. Distribución de frecuencias de las características reproductivas en relación al hábitat. * $P < 0.05$; † residuales significativos, $P < 0.05$.

	Acuático N(%)	Seco N(%)	Bosque N(%)	Zonas abiertas N(%)	Total N(%)
Sistema sexual*					
Hermafrodita	6(46.2)	55(85.9)	58(68.2)	23(79.3)	142(74.4)
Monoica	4(30.8)	6(9.4)	13(15.3)	5(17.2)	28(14.7)
Dioica	3(23.1)	3(4.7)	14(16.5)	1(3.5)	21(10.9)
Total	13	64	85	29	191
Sistema reproductivo					
Auto incompatibles	0(0.0)	8(24.2)	8(25.8)	9(33.3)	25(25.0)
Auto compatibles	9(100.0)	27(77.1)	27(77.1)	18(66.7)	81(76.4)
Total	9	35	35	27	106
Sistema de apareamiento*					
Xenógamo	5(55.6)	16(41.0)	35(68.6)	13(54.2)	69(56.1)
Autógamo	3(33.3)	15(38.5)	7(13.7)	8(33.3)	33(26.8)
Mixto	1(11.1)	8(20.5)	9(17.7)	3(12.5)	21(17.1)
Total	9	39	51	24	123
Propagación vegetativa*					
Presente	16(100.0)	38(80.9)	39(60.0)	14(58.3)	107(70.4)
Ausente	0(0.0)	8(17.4)	25(39.1)	10(41.7)	45(29.6)
Total	16	47	65	24	152
Tipo polinizadores*					
Insectos	6(40.0)	39(79.6)	47(75.8)	13(72.2)	105(72.9)
Mamíferos-Aves	0(0.0)	4(16.2)	4(6.4)	2(11.1)	10(6.9)
Abiótica	9(60.0)†	6(12.2)	11(17.0)	3(16.7)	29(20.2)
Total	15	49	62	18	144
Especialización polinización*					
Biótico especializado	2(18.2)	20(52.6)	18(46.2)	9(60.0)	49(47.6)
Biótico generalista	0(0.0)	12(31.6)	11(28.2)	3(20.0)	26(25.2)
Abiótico	9(81.8)*	6(15.8)	10(25.6)	3(20.0)	28(27.2)
Total	11	38	39	15	103
Dispersión de semillas*					
Abiótica	10(83.3)	31(46.3)	41(50.0)	17(70.8)	99(53.5)
Mamíferos-Aves	2(16.7)	36(53.7)	41(50.0)	7(29.2)	86(46.5)
Total	12	67	82	24	185

y de apareamiento es obvia, la dioecia y monoecia están asociadas a la xenogamia. Mientras que las tendencias sugieren que la asociación entre el sistema sexual y la especialización en la polinización se deben a que muchas hermafroditas son polinizadas por un solo tipo de insectos (65.3 %, $N = 72$), muchas dioicas (56.3%, $N = 16$) y monoicas (66.7%, $N = 9$) están especializadas a la polinización por agentes abióticos. Adicionalmente, los datos sugieren que las especies hermafroditas tienden a ser dispersadas menos por agentes abióticos (60.6%, $N = 132$) que las monoicas (72.0%, $N = 25$) y dioicas (94.4%, $N = 18$).

Incompatibilidad genética

La mayoría de las especies de plantas invasoras son autocompatibles (73.2 %, $N = 123$), una menor proporción son autoincompatibles (22.0%, $N = 123$) y muy pocas son agamospermas (4.9%, $N = 123$). El sistema reproductivo fue independiente de la latitud, la insularidad y el tipo de hábitat y dependiente de la forma de vida (Tabla 13.5). En general, la autocompatibilidad es mayor para todas las formas de vida, pero notablemente mayor en hierbas perennes (100%, $N = 22$) y anuales (88.9%, $N = 35$) (Tabla 13.4).

Sistema de apareamiento

De 136 especies invasoras con sistema de apareamiento conocido, el 55.8% son xenógamas, seguidas por el 28.7% de especies autógamas y 15.4% con sistema de apareamiento mixto. El sistema de apareamiento fue independiente de la insularidad y latitud y dependiente significativamente del tipo de hábitat y forma de vida (Tabla 13.5). Las tendencias generales revelan que la autogamia en plantas invasoras es poco frecuente en bosques (13.6%, $N = 51$) en comparación con los otros tipos de hábitat considerados (Tabla 13.3). Así mismo, la autogamia es menos frecuente en plantas invasoras con forma de vida arbórea (8.6%, $N = 35$) en comparación con el resto de las forma de vida consideradas (Tabla 13.4).

Polinización

El principal agente polinizador de las plantas invasoras ($N = 167$) correspondió al grupo de los insectos (73.1%), seguido por una menor proporción de especies polinizadas por el viento (15%), aves (7.8%), agua (3.6%) y mamíferos (0.6%). Al considerar grandes grupos, la polinización por insectos es considerablemente mayor (73.1%) que la polinización abiótica (18.6%) y la diplocoría: aves-mamíferos (8.4%). Dentro de los insectos, el grupo más importante en cuanto al número de especies de plantas invasoras que polinizan son las abejas y abejorros (56.7%, $N = 60$).

Los sistemas generales de polinización considerados son dependientes significativamente del hábitat y la forma de vida de las plantas (Tabla 13.5). La polinización por insectos es alta en todos los tipos de hábitats invadidos, excepto para los hábitats acuáticos, en los cuales lo más frecuente es la polinización por agentes abióticos (Tablas 13.3 y 13.5), específicamente la hidrofilia. De manera similar, la polinización por insectos es alta para todas las formas de vida, sin embargo, la proporción de especies polinizadas por insectos es comparativamente menor en el caso de hierbas anuales y perennes (Tabla 13.4).

Tabla 13.4. Distribución de frecuencias de las características reproductivas en relación a la forma de vida de las plantas. * $P < 0.05$; † residuales significativos, $P < 0.05$.

	Arbol N(%)	Arbusto N(%)	Trepador N(%)	Hierba perenne N(%)	Hierba annual N(%)	Total N(%)
Sistema sexual						
Hermafrodita	34(58.6)	43(87.8)	16(88.9)	32(68.1)	33(82.5)	158(74.5)
Monoica	15(25.9)	1(2.0)	0(0.0)	9(15.2)	7(17.5)	32(15.1)
Dioica	9(15.5)	5(10.2)	2(11.1)	6(12.8)	0(0.0)	22(10.4)
Total	58	49	18	47	40	212
Sistema reproductivo*						
Auto incompatibles	10(40.0)	6(28.6)	2(40.0)	0(0.0)	4(11.4)	22(20.4)
Auto compatibles	15(60.0)	15(71.4)	3(60.0)	22(100.0)	31(88.6)	86(79.6)
Total	25	14	5	22	35	108
Sistema de apareamiento*						
Xenógamo	28(80.0)	18(72)	5(71.4)	10(41.7)	8(23.5)	69(55.2)
Autógamo	3(8.6)	6(24.0)	1(14.3)	11(45.8)	16(47.1)	37(29.6)
Mixto	4(11.4)	1(4.0)	1(14.3)	3(12.5)	10(29.4)	19(15.2)
Total	35	25	7	24	34	125
Propagación vegetativa*						
Presente	16(50.0)	23(74.2)	23(100.0)	42(97.7)	18(50.0)	122(73.9)
Ausente	16(50.0)	8(25.8)	0(0.0)	1(2.3)	18(50.0)	43(26.9)
Total	32	31	23	43	36	165
Tipo polinizadores*						
Insectos	29(72.5)	25(75.8)	12(100.0)	15(57.7)	20(60.6)	101(70.1)
Mamíferos-Aves	3(7.5)	6(18.2)	0(0.0)	0(0.0)	3(9.1)	12(8.3)
Abiótica	8(20.0)	2(6.0)	0(0.0)	11(42.3)	10(30.3)	31(21.6)
Total	40	33	12	26	33	144
Especialización polinización*						
Biótico especializado	11(44.0)	16(69.6)	6(60.0)	3(15.8)	12(41.4)	48(45.3)
Biótico generalista	7(28.0)	5(21.7)	3(30.0)	3(15.8)	7(24.1)	25(23.6)
Abiótico	7(28.0)	2(8.7)	1(10.0)	13(68.4)	10(34.5)	33(31.1)
Total	25	23	10	19	29	106
Dispersión de semillas*						
Abiótica	31(48.4)	9(22.5)	13(72.2)	32(84.2)	23(63.9)	108(55.1)
Mamíferos-Aves	33(51.6)	31(77.5)*	5(27.8)	6(15.8)	13(6.1)	88(44.)

Tabla 13.5. Análisis log-lineal y análisis de residuales estandarizados entre pares de caracteres reproductivos y no reproductivos.

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$

Variables	gl	Interacción X^2	Análisis de residuales
Latitud x Insularidad	4	20.79***	
Latitud x hábitat	6	19.66***	
Insularidad x hábitat	6	19.23*	
Insularidad x Forma de vida	8	38.79***	
Insularidad x Dispersión	2	9.16*	
Hábitat x Forma de vida	12	102.05***	Abiertos-Hierbas anuales
Hábitat x Forma de vida	12	102.05***	Acuáticos-Hierbas perennes
Hábitat x Sistema Sexual	4	14.26 *	
Hábitat x Sistema Apareamiento	6	9.15*	
Hábitat x Propagación Vegetativa	3	13.23**	Acuático-Abiótica
Hábitat x Polinización	6	16.64*	Acuático-Abiótica
Hábitat x Especialización en la polinización	6	18.34**	
Hábitat x Dispersión	3	8.44*	
Forma de Vida x Sistema Sexual	8	21.17**	
Forma de Vida x Sistema Reproductivo	4	14.51**	
Forma de Vida x Sistema Apareamiento	8	29.21***	
Forma de Vida x Propagación Vegetativa	4	38.95***	
Forma de Vida x Polinización	8	19.20*	
Forma de Vida x Especialización en la polinización	8	20.34**	Arbustos-Vertebrados
Forma de Vida x Dispersión	4	33.61***	

Con respecto a la especialización en la polinización, se obtuvo que de 119 especies de plantas invasoras, el 50.4% está especializada para la polinización por animales, 21.8% presenta un sistema de polinización generalista y 27.7% presenta polinización especializada abiótica. La especialización en los sistemas de polinización en plantas invasoras está significativamente asociada al tipo de hábitat y a la forma de vida (Tabla 13.5). La polinización biótica especializada se encuentra aproximadamente en el 50% de las especies invasoras de hábitats secos, bosques y zonas abiertas (Tabla 13.3). En contraste, la polinización abiótica especializada está estadísticamente asociada a hábitats acuáticos (Tablas 13.3 y 13.5), lo cual corresponde con especies polinizadas por el agua.

Con respecto a la asociación entre la especialización en la polinización y la forma de vida, se obtuvo que la proporción de especies invasoras con polinización biótica especializada es comparativamente mayor para todas las formas de vida (excepto para las hierbas perennes) que la proporción de especies con polinización biótica generalista y abiótica especializada (Tabla 13.4). Las hierbas perennes presentan una mayor proporción de especies con polinización abiótica (68.4%) que el resto de las formas de vida consideradas (Tabla 13.4).

Tabla 13.6. Análisis log-lineal y análisis de residuales estandarizados entre pares de caracteres reproductivos

Variables	gl	Interacción X^2	Análisis de residuales
Sistema sexual x Sistema de apareamiento	4	14.57**	
Especialización en polinización	4	24.61***	
Modo de dispersión	2	7.77*	
Sistema reproductivo x Sistema de apareamiento	2	40.28***	Auto incompatible- xenógama
Sistema reproductivo x Sistema de apareamiento	2	40.28***	Autoincompatible-autógama (-)
Propagación vegetativa	1	7.48**	
Especialización en la polinización	2	14.10***	
Sistema de apareamiento x propagación vegetativa	2	9.13**	
Especialización en polinización x Dispersión	2	8.38*	

Agentes dispersores

El principal agente dispersor de las plantas invasoras ($N = 242$) es el viento (40.5%), seguido por las aves y otros vertebrados (18.2%), aves (13.6%), mamíferos (11.6%), agua (5.8%), granívoros (4.0%), dispersión balística (3.7%) y la diplocoría agua-viento (1.7%). El modo de dispersión de propágulos de las plantas invasoras fue independiente de la latitud y dependiente de la insularidad, tipo de hábitat y forma de vida (Tabla 13.5).

En las islas, la dispersión por aves y mamíferos es más frecuente (62.5%) que la dispersión por agentes abióticos (37.5%), mientras que para las especies que invaden islas y continentes la dispersión por agentes abióticos es más frecuente (66.1%) (Tabla 13.2). La dispersión de semillas por agentes abióticos (viento y/o agua) es mayor que la dispersión por agentes bióticos para los hábitats abiertos (70.8%) y acuáticos (83.3%) (Tabla 13.3). Por otra parte, la proporción de especies invasoras dispersadas por viento, por mamíferos y por aves es similar en hábitats secos y en bosques (Tabla 13.3). La dispersión abiótica de semillas es la más alta para todas las formas de vida, excepto para las

especies arbustivas (Tabla 13.3). El análisis de residuales indicó que los arbustos están significativamente asociados con dispersión por aves y mamíferos (Tablas 13.4 y 13.5).

Asociación entre más de dos caracteres reproductivos y/o no reproductivos

Al evaluar la asociación entre los caracteres no reproductivos de las especies invasoras, se obtuvieron tres grupos de caracteres asociados que dan cuenta del 31.4% de la varianza (Figura 13.1A). Estos grupos sugieren que: (1) en las zonas tropicales, las islas tienden a ser más invadidas que las zonas continentales, y dentro de las islas tropicales los hábitats más invadidos son los bosques, principalmente por especies arbóreas y trepadoras, (2) las zonas templadas son principalmente invadidas por hierbas anuales, las cuales invaden principalmente las zonas continentales, en hábitats secos y abiertos y (3) las especies que invaden tanto zonas tropicales como templadas (cosmopolitas) son frecuentemente hierbas perennes que invaden hábitats acuáticos.

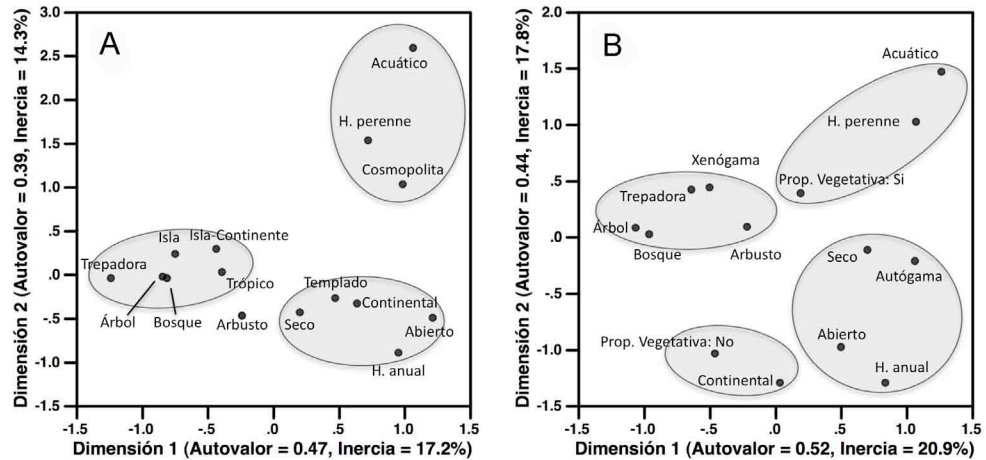


Figura 13.1. Análisis de correspondencia múltiple entre los caracteres (A) latitud, insularidad, forma de vida y hábitat y (B) hábitat, forma de vida, sistema de apareamiento y propagación vegetativa.

El análisis de correspondencia entre algunos caracteres no reproductivos y reproductivos reveló varias relaciones de dependencia entre éstos. En la Figura 13.1B está representado el análisis de correspondencia que involucró como caracteres al hábitat, forma de vida, sistema de apareamiento y capacidad de propagación vegetativa. Este análisis muestra que: (1) las especies de plantas que invaden bosques, árboles, arbustos y trepadoras son frecuentemente xenógamas, (2) el sistema de apareamiento mixto está asociado con la reproducción sexual, (3) la capacidad de propagación vegetativa está frecuentemente presente en hierbas perennes de hábitats acuáticos, y (4) los hábitats secos y abiertos tienden a ser invadidos por hierbas anuales autógamas. La asociación entre estos caracteres explica el 38.7 % de la varianza total (Figura 13.2A). Adicionalmente, el análisis de correspondencia que involucró al hábitat, forma de vida, agente polinizador y agente dispersor (Figura 13.2B), el cual da cuenta del 35.5% de la varianza, evidencia lo siguiente: (1) las plantas que frecuentemente invaden bosques, árboles y trepadoras, son polinizadas por insectos y vertebrados (aves-mamíferos), (2) en hábitat

secos y plantas con forma de vida arbustiva, los agentes polinizadores son frecuentemente vertebrados, (3) existe una asociación entre la forma de vida hierbas perennes y hábitats acuáticos, y (4) las plantas que invaden áreas abiertas son frecuentemente hierbas anuales polinizadas y dispersadas por agentes abióticos.

La asociación entre el sistema reproductivo, sistema de apareamiento, agente polinizador y especialización en la polinización (Figura 13.2) sugiere que: (1) la autoincompatibilidad y la xenogamia están asociadas a la especialización en la polinización por agentes bióticos, (2) la polinización por agentes abióticos está asociada a la especialización en la polinización por estos agentes, y (3) la autocompatibilidad y autogamia están asociados a la polinización por aves y mamíferos y a la polinización generalista por agentes bióticos. Estas asociaciones explican el 59.1% de la varianza.

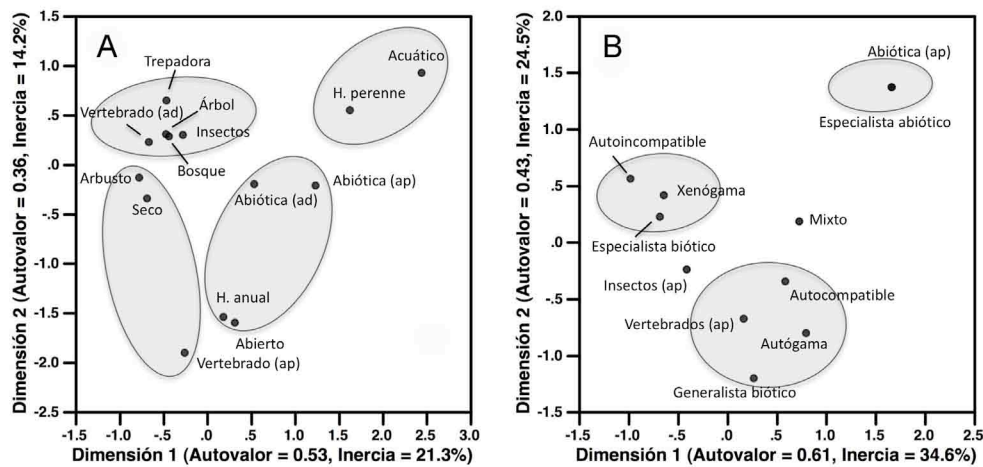


Figura 13.2. Análisis de correspondencia múltiple entre los caracteres (A) hábitat, forma de vida, agente polinizador y agente dispersor y (B) hábitat, forma de vida, agente polinizador y agente dispersor.

13.5. Discusión

Propagación vegetativa

Es de esperar que la capacidad de propagación vegetativa esté presente en plantas invasoras, debido a las diversas ventajas que ésta puede conferir a una planta para colonizar una nueva localidad, tales como la reproducción en ausencia de polinizadores y la reproducción a partir de un solo individuo (Richards, 1997). En particular, la propagación vegetativa tiene la ventaja de favorecer el establecimiento rápido y la ocupación del espacio formando parches densos (Hutchings, 1988). Estas afirmaciones están en concordancia con los resultados obtenidos en este trabajo, los cuales muestran que la mayoría de las plantas invasoras presentan propagación vegetativa. Esto también coincide con el patrón observado en islas mediterráneas, donde el carácter invasor de especies de planta exóticas está positivamente asociada con la capacidad de propagación vegetativa (Lloret *et al.*, 2005). En contraste, nuestros resultados difieren de los de Sutherland (2004), quien sugiere que la propagación vegetativa no juega un rol importante en incrementar el potencial invasor de una planta.

De forma particular, nuestros resultados sugieren que la propagación vegetativa está asociada al potencial invasor de las plantas que invaden hábitats acuáticos. Estos resultados han sido predichos por Cronk y Fuller (1995), al referirse al potencial que tienen las plantas acuáticas de invadir. Además, la capacidad de propagación vegetativa puede estar asociada al potencial invasor de trepadoras y hierbas perennes en hábitats terrestres, debido a que estos grupos presentaron alto porcentaje de especies con propagación vegetativa. Aunque no encontramos una asociación entre la capacidad de propagación vegetativa y la forma de vida arbórea, es importante mencionar que el éxito en la invasión de especies leñosas en los Estados Unidos de Norte América ha sido explicado en parte por la capacidad de propagación vegetativa (Reichard, 1996).

Por otra parte, es importante añadir que en plantas invasoras la reproducción asexual está generalmente acompañada de reproducción sexual, lo que evita la disminución en la diversidad genética de las poblaciones y permite en muchos casos la dispersión de semillas a larga distancia (Eriksson, 1989; Stöcklin y Bäumler, 1996; Williams y Baruch, 2000; Winkler y Stocklin, 2002).

Sistema sexual

La mayoría de las plantas invasoras son hermafroditas, como lo son la mayoría de las plantas vasculares (Richards, 1997). La producción de flores bisexuales garantiza la producción de semillas en ausencia de conespecíficos, siempre y cuando haya cierto grado de autocompatibilidad. A pesar de la dominancia del hermafroditismo en especies invasoras exóticas, se encontró un importante porcentaje de especies dioicas (8.9%), aún y cuando la dioecia sólo está presente en 4-6% de las angiospermas (Renner y Ricklefs, 1995; Richards, 1997). Estos resultados sugieren que la dioecia y monoecia no necesariamente limitan la condición invasora. Probablemente, esto se debe en parte a que la polinización abiótica favorece la producción de propágulos en plantas invasoras monoicas y dioicas. Además, aunque no se obtuvo una clara dependencia entre la forma de vida y el sistema sexual, muchas especies dioicas terrestres son árboles, los cuales generalmente son introducidos en gran número para fines comerciales o de reforestación (Cronk y Fuller 1995), por lo que estas plantas tampoco están limitadas por un tamaño poblacional inicial pequeño para la producción de semillas. Por otra parte, muchas plantas acuáticas también son dioicas, pero esta condición no limita su potencial invasor debido a la independencia de agentes de polinización biótica y a que presentan una efectiva y rápida propagación vegetativa.

Autoincompatibilidad y sistema de apareamiento

Baker (1974) sugirió que las malezas ideales deberían ser autocompatibles pero no completamente autógamas. La autocompatibilidad y la autogamia son características importantes para plantas colonizadoras, porque permiten el establecimiento de una población desde un solo individuo y la producción de semillas sin polinizadores (Stebbins, 1957; Baker, 1974). En este sentido, plantas con poblaciones de tamaño reducido no estarían limitadas para invadir exitosamente un ecosistema (Bazzaz, 1986). Pocos son los estudios que han puesto a prueba esta hipótesis. Uno de estos estudios reveló que el 100% de las plantas exóticas invasoras eran autocompatibles o agamospermas, in-

dependientemente de la forma de vida de las plantas (Rambuda y Johnson, 2004). Los resultados del presente análisis coinciden con las expectativas antes señaladas, ya que la mayor proporción de las especies consideradas son autocompatibles para las distintas formas de vida. Sin embargo, se observó un alto número de especies xenógamas en especies de árboles, arbustos y trepadoras. Mulligan y Findlay (1970) encontraron en 65 malezas de Canadá que la mayoría de éstas tiene la capacidad de producir semillas por autogamia, específicamente, el 100% ($N = 33$) de las malezas anuales, 91% ($N = 23$) de las bianuales, y ninguna ($N = 8$) de las perennes fueron autógamas. Los resultados obtenidos en la presente revisión coinciden con lo encontrado por Mulligan y Findlay (1970). Nuestros resultados revelan una asociación entre hierbas anuales y la condición autógrama. Además, en concordancia con la hipótesis de Baker, nuestros resultados permiten afirmar que la mayoría de las especies de plantas invasoras son autocompatibles, pero muchas (50.6%, $N = 79$) de éstas son xenógamas o presentan un sistema de apareamiento mixto. Esta condición confiere a las plantas invasoras una doble ventaja, por una parte tienen la capacidad de establecerse en una nueva localidad con un bajo tamaño poblacional inicial, pero posteriormente podrían aumentar su diversidad genética por medio de la fertilización cruzada.

Es importante señalar que la mayor proporción de especies autocompatibles, en contraste con las autoincompatibles, no es exclusiva de plantas invasoras, sino que es una generalidad en angiospermas (Richards 1997). A pesar de esta generalidad, los resultados de Sutherland (2004) son opuestos en el sentido de que este autor señala que en las plantas invasoras la autoincompatibilidad y la xenogamia son más frecuentes que en plantas nativas de los Estados Unidos. La evidencia de alta proporción de especies xenógamas obligadas (autoincompatibles o dioicas) presentada por Sutherland (2004) y por los resultados del presente análisis, sugiere que esta condición no limita la capacidad invasora de una planta en particular. Esto es un resultado inesperado que contrasta con las predicciones planteadas. Una posible explicación para esto es que probablemente estas especies (xenógamas obligadas) presentan otro tipo de características que pueden compensar la baja producción de propágulos, debido a la limitación de polen por ausencia o baja eficiencia de los agentes polinizadores. En síntesis, el sistema reproductivo y el de apareamiento no parecen ser caracteres que limiten completamente la condición de invasora. Probablemente, la combinación de la capacidad de propagación vegetativa, el sistema de polinización y las características de las invasiones (introducción en gran número), entre otros aspectos no evaluados, propician que el sistema reproductivo y de apareamiento de las plantas no limite su potencial invasor.

Mecanismos de polinización

La mayoría de los estudios acerca de las diferentes interacciones entre un organismo exótico y la biota nativa se enfocan en las interacciones negativas (Simberloff y Von Holle, 1999). En contraste, las interacciones del tipo mutualista entre especies exóticas y nativas han sido poco documentadas. Cuando una planta exótica llega a una nueva localidad, un tipo de interacción muy importante para su establecimiento es la que se genera entre dicha planta y sus agentes polinizadores, ya que a través de la polinización se modula la producción de semillas vía sexual. La polinización, en particular, es una interacción de tipo mutualista que tiene el potencial de controlar atributos importantes

de las poblaciones, como es la producción de propágulos. De aquí que los polinizadores jueguen un rol importante en el establecimiento de una planta no nativa.

Los insectos constituyen el principal grupo de animales polinizadores de plantas invasoras. Entre éstos, dominan las abejas y abejorros. Después de los insectos, el viento es el otro agente polinizador más frecuentemente asociado a plantas invasoras. Este patrón coincide con el patrón general encontrado en angiospermas (Buchman y Nabhan, 1996). Sin embargo, la anemofilia es proporcionalmente más importante en especies invasoras (15%) que para la totalidad de las plantas con flores (8.3%, Buchmann y Nabhan, 1996). De manera similar, la distribución de frecuencia de las categorías de especialización del sistema de polinización en plantas invasoras coincide con el patrón general observado en angiospermas. En particular, nos referimos a la asociación entre hábitat acuático y la especialización a la polinización abiótica, que condiciona a que muchas plantas acuáticas usen exclusivamente el agua como vector de polen (Richards, 1997). Esto sugiere que el potencial invasor de plantas exóticas debe estar asociado en algunos casos a la semejanza que éstas tengan con las plantas nativas en cuanto a los modos de polinización.

El sistema de polinización, visto como una interacción mutualista planta-polinizador, puede limitar o favorecer la invasión. Esto lo sugiere Baker (1974) al señalar que una planta invasora xenógama debe ser polinizada por agentes abióticos o bióticos no especializados. En este último caso, el establecimiento de especies exóticas autoincompatibles y dependientes de agentes polinizadores bióticos sólo ocurre si se conforman relaciones mutualistas con agentes polinizadores en la nueva localidad. Sin embargo, los resultados observados en esta revisión acerca de la especialización en la polinización no coinciden del todo con lo esperado. Las plantas invasoras dioicas y monoicas presentaron dependencia positiva con la polinización por agentes abióticos, lo cual no está en contradicción con lo predicho. Sin embargo, las especies de plantas invasoras autoincompatibles presentaron una asociación positiva con la polinización biótica especializada, entendida como polinización por un solo grupo taxonómico. Aparentemente, estos resultados sugieren que la especialización en la polinización por agentes bióticos no limita la invasión de plantas autoincompatibles, lo que puede deberse a que los agentes polinizadores de estas especies también fueron introducidos, son de amplia distribución, o tienen equivalentes funcionales en distintas localidades. Esto sólo se pudo confirmar para 13 especies de plantas autoincompatibles de las analizadas. Estas especies son polinizadas por insectos que habían sido introducidos en la localidad invadida o por polinizadores de amplia distribución geográfica, como *Apis mellifera* y algunas especies del género *Bombus*.

En plantas autocompatibles que requieren polinizadores, posiblemente ocurre una situación similar a la de plantas autoincompatibles, tal como es el caso de *Centaurea solstitialis*, una planta invasora autocompatible que aumenta considerablemente la producción de semillas cuando la abeja de la miel está presente (Barthell *et al.*, 2001). Un resultado similar fue obtenido para la mayoría de las especies de plantas invasoras en Victoria, Australia (Richardson *et al.*, 2000a). Estas observaciones contrastan con lo señalado por otros autores, acerca de que la abeja de la miel contribuye poco al éxito invasor de muchas plantas (Butz-Huryn, 1997), debido a que no son buenos polinizadores (Westerkamp, 1991). Sin embargo, estos autores no le dieron importancia al hecho de que la abundancia y amplia distribución de *Apis mellifera* puede incrementar la

probabilidad de que las plantas exóticas se encuentren con un polinizador potencial en una nueva localidad, trayendo como consecuencia que las plantas exóticas no presenten limitación en la producción de semillas por escasez de polinizadores (ver Morales *et al.*, este volumen).

La limitación de polinizadores, por baja densidad de éstos, es una de las hipótesis propuestas para explicar altos porcentajes de flores abortadas en plantas autoincompatibles (Sutherland y Delph, 1984; Sutherland, 1986). Algunos trabajos han reportado limitación en la producción de semillas en plantas exóticas por escasez de polinizadores. Este es el caso de especies de *Trifolium* que fueron introducidas en Nueva Zelandia y no invadieron hasta la introducción de abejorros, y de tres especies de *Ficus* introducidos en Hawái, Florida y Nueva Zelandia, que sólo se hicieron invasoras cuando se introdujeron sus polinizadores (Ramírez y Montero, 1988; Richardson *et al.*, 2000a). En el caso del género *Ficus*, la especificidad de sus polinizadores juega un rol importante en limitar la invasión. Sólo tres especies de este género son invasoras en Florida, a pesar de que al menos 60 especies fueron introducidas en esta localidad (Richardson *et al.*, 2000a), lo cual es debido a que en este género de plantas es difícil romper con la especificidad de la polinización, ya que es una relación mutualista obligada, tanto para la planta como para el insecto. Aunque se sabe de la alta especialización del género *Ficus*, se conoce de una especie introducida en África (*Ficus lutea*) que es polinizada por avispas diferentes a las de su hábitat natural (Ware y Crompton, 1992), sin embargo, este podría considerarse un caso aislado.

Aunque existen excepciones, se puede concluir que la invasión de plantas puede estar limitada por sistemas de polinización especializados y cuando el mutualismo planta-polinizador sólo puede establecerse en la región de origen de la planta, debido a una distribución restringida de los polinizadores. Esto podría ser particularmente importante para especies que son introducidas desde áreas tropicales a zonas templadas, debido a que en los trópicos los sistemas de polinización tienden a ser más especializados que en zonas templadas (Richardson *et al.*, 2000a).

De acuerdo con los resultados de la presente revisión y lo reportado por algunos autores, un sistema especialista de polinización en una planta no es suficiente para predecir fallas en el potencial invasor, sino que es necesario considerar el área de distribución de los posibles polinizadores. Plantas con sistemas de polinización altamente especializados y con agentes polinizadores endémicos tienen muy baja probabilidad de convertirse en invasoras (Richardson *et al.*, 2000a). Esto explicaría la baja representación taxonómica de las orquídeas como plantas invasoras (Pysek, 1998; Daehler, 1998). La importancia del sistema de polinización para predecir el potencial invasor de una planta se limita a categorizar como no invasora a una especie con sistemas altamente especializados y a categorizar como potenciales invasoras a plantas que pueden ser polinizadas por vectores abióticos (en áreas abiertas o cuerpos acuáticos), o por insectos de amplia distribución como la abeja de la miel y sus equivalentes funcionales. Es de notar que la introducción de especies exóticas de insectos que pueden funcionar como potenciales polinizadores en las nuevas localidades es parte del cambio que están sufriendo muchos ecosistemas y que los pueden hacer más vulnerables a las invasiones de plantas (Stokes *et al.*, 2006).

Dispersión de propágulos

La planta invasora ideal posee adaptaciones para la dispersión a larga y corta distancia (Baker, 1974). Estas adaptaciones incluyen diferentes características de la unidad de dispersión, que permitan movilizar los propágulos por el viento y/o agua, por aves y/o mamíferos, y la capacidad de propagarse vegetativamente, que permite la dispersión a corta distancia. La mayoría de las plantas invasoras analizadas son dispersadas por el viento y por aves. Estos resultados concuerdan con lo encontrado en especies invasoras de islas mediterráneas (Lloret *et al.*, 2005). La dispersión a larga distancia permite el establecimiento en nuevos lugares que serán nuevos focos de invasión, lo cual a largo plazo incrementa la velocidad de invasión (Moody y Mack, 1988; Muller-Landau *et al.*, 2003; Lloret *et al.*, 2005; Richardson & Pysek, 2006). Por otra parte, la dispersión a corta distancia permite la repoblación cerca de la planta madre, produciendo parches densos (Hutchings, 1988). La acción combinada de la dispersión a corta y larga distancia provee a las plantas el potencial de expandirse a mayor velocidad, porque asegura el establecimiento de nuevos focos y permite que cada foco de invasión esté representado por parches densos que se expanden individualmente.

Algunos autores han asociado el éxito de invasión con la dispersión por aves, sin prestar mucha atención a la dispersión por viento (Binggeli, 1996; Rejmánek y Richardson, 1996; Rejmánek, 1996a). Cronk y Fuller (1995) señalan que la mayoría de las plantas invasoras son dispersadas por aves y mamíferos, y la dispersión por viento estaría limitada a plantas de zonas abiertas, sugiriendo que esto se debe a que las plantas dispersadas por vertebrados presentan semillas con mayores reservas energéticas. En contraste, el presente análisis mostró que el porcentaje de plantas dispersadas por aves y mamíferos (48.6%, $N = 242$) está cercano al de plantas dispersadas por factores abióticos (51.4%, $N = 242$). Esto concuerda con los resultados reportados para especies invasoras de islas mediterráneas (Lloret *et al.*, 2005). Además, el porcentaje de especies dispersadas por aves y vertebrados incluye no sólo semillas con altas reservas energéticas, sino también semillas pequeñas de hierbas y arbustos (leguminosas) que son dispersadas por herbívoros, quienes consumen las semillas junto con el pasto. Este patrón sugiere que las reservas energéticas de las semillas no limitan el establecimiento de plantas exóticas, lo que posiblemente se deba a que las semillas de estas plantas germinan rápidamente (Harper, 1977; Brown y Gubb, 1986).

En especies nativas los agentes dispersores están asociados al hábitat. En los bosques, el principal modo de dispersión de especies nativas es por aves o mamíferos (Roth, 1987), mientras que en muchos ecosistemas secos la dispersión de los propágulos depende de mamíferos herbívoros y omnívoros que en muchos casos ingieren las semillas junto con el pasto o las transportan por epizoocoria (Rockwood, 1985). En hábitats acuáticos y áreas abiertas, la dispersión es principalmente mediada por agentes abióticos, agua y viento, respectivamente (Richards, 1997). Este patrón, que asocia al hábitat con los dispersores predominantes, está también presente en las especies invasoras en este estudio. Esto sugiere que hay una correspondencia general entre el modo de dispersión de las plantas invasoras y de las nativas, por lo que el éxito de invasión debería estar asociado al hecho de que los síndromes de dispersión de las especies invasoras sean compatibles con los de las especies presentes en el hábitat invadido.

El éxito de plantas invasoras con frutos carnosos no sólo depende de la presencia de dispersores animales, los cuales pueden movilizar los propágulos a larga y corta distancia, sino también de la disponibilidad relativa de frutos de plantas nativas (Vila y D'Antonio, 1998; Richardson *et al.*, 2000a). Esto sugiere que áreas boscosas que hayan sido deforestadas o altamente perturbadas, donde la producción de frutos por especies nativas haya mermado considerablemente, pueden ser vulnerables a la invasión de plantas con frutos carnosos como consecuencia, por ejemplo, de que muchas de las aves frugívoras presentes se alimentarían frecuentemente de frutos de plantas invasoras potenciales y dispersarían un alto número de sus propágulos.

Las plantas invasoras más exitosas son aquellas que pueden expandirse sobre grandes áreas de distribución, lo cual depende de la producción de propágulos y del modo de dispersión. Específicamente, esto está relacionado con la capacidad de dispersión a corta y larga distancia y con la producción de propágulos. Sin embargo, si una planta es capaz de dispersar sus propágulos a una gran distancia pero es autoincompatible, el establecimiento de nuevas poblaciones sería retrasado por efecto Allee (baja aptitud cuando el tamaño poblacional es bajo) y por tanto el proceso de invasión sería más lento. Por tal motivo, contrario a lo sugerido por Williamson y Fitter (1996), el sistema de compatibilidad en algunos casos puede afectar la capacidad de invasión, al alterar la velocidad a la cual el proceso de invasión ocurre.

Otras características reproductivas

Las características descritas y discutidas en las secciones anteriores forman parte de los componentes de la aptitud de plantas invasoras, pero no son las únicas características reproductivas importantes en determinarla. La tasa reproductiva, que incluye el número de semillas producidas, la edad de la primera reproducción y el período entre fases reproductivas, al igual que la supervivencia de las semillas en el suelo y su porcentaje de germinación, son componentes reproductivos importantes que definen la aptitud de una planta.

Las plantas invasoras producen una gran cantidad de semillas por evento reproductivo (Stevens, 1932; Baker, 1974; Rejmánek y Richardson, 1996; Rejmánek, 1996ab; Rejmánek, 2000), característica que favorece la dispersión y la presencia de propágulos en el banco de semillas del suelo y está asociada negativamente con el tamaño de las semillas (Harper, 1977; Ramírez y Berry, 1993). Muchas invasoras producen abundantes semillas relativamente pequeñas, por ejemplo, Rejmánek y Richardson (1996) señalan que el potencial invasor de especies leñosas está asociado con semillas de bajo peso (< 50 mg), relativo al promedio del total de plantas leñosas. Sin embargo, en especies herbáceas invasoras hay una tendencia a presentar semillas grandes (3 - 10 mg) en comparación con el resto de las plantas herbáceas (Burke y Grime, 1996; Crawley *et al.*, 1996). El patrón observado por diferentes autores, en cuanto al número y peso de las semillas, sugiere que el potencial invasor de especies leñosas está asociado a semillas relativamente pequeñas, mientras que el de plantas herbáceas está asociado a semillas relativamente grandes. Los beneficios de estas tendencias en plantas leñosas son la presencia de semillas pequeñas (y/o un mayor número de éstas) que favorece la dispersión a grandes distancias y la dispersión por agentes generalistas (Martin, 1985; Kollmann, 1997), mientras que en hierbas la presencia de semillas relativamente grandes puede

estar asociada a mayores reservas energéticas que favorecen la supervivencia de las plántulas.

Además de estas características, se han documentado cinco aspectos de la biología reproductiva y de dispersión de las plantas que parecen afectar el potencial invasor:

- i) Requerimientos de germinación. Baker (1974) sugirió que los requerimientos para la germinación de las semillas de especies de plantas invasoras pueden ser cubiertos en muchos tipos de hábitats. Esto se evidenció en el 50% de las especies de plantas invasoras en California, USA (Reichard, 1996).
- ii) Longevidad de las semillas. Larga longevidad de las semillas es una ventaja para las malezas (Baker, 1974), debido a que las semillas pueden permanecer por largo tiempo en el banco de semillas hasta la germinación. Algunos ejemplos son: *Portulaca oleraceae* (40 años) (Zimmerman, 1977), *Prosopis glandulosa* (10 años) (Cronk y Fuller, 1995), *Pinus radiata* (5 años) y *Fallopia japonica* (> 2 años) (Forman y Kesseli, 2003).
- iii) Tolerancia al fuego. En hábitats con alta frecuencia de fuego, la tolerancia de las semillas a éste es una característica que favorece el potencial de invadir en dichos hábitats. Además, algunas especies de plantas invasoras liberan las semillas después del fuego, tales como, muchas especies de *Acacia* (Cronk y Fuller, 1995) y especies de *Hakea* (Richardson *et al.*, 1987).
- iv) Edad de la primera reproducción. El tiempo en que se alcanza la madurez sexual en plantas es una variable importante en determinar el potencial invasor. Las plantas invasoras leñosas de Norte América tienen períodos juveniles en promedio tres años más cortos que las no invasoras (Reichard, 1996), las especies de *Pinus* invasoras alcanzan la madurez sexual en menos de 10 años (Rejmánek y Richardson, 1996) y las malezas anuales en Gran Bretaña alcanzan su madurez sexual en menos tiempo que las hierbas nativas (Perrins *et al.*, 1992).
- v) Extensión de períodos reproductivos. Largos períodos reproductivos, floración y fructificación han sido asociados con alto potencial invasor (Radford y Cousens, 2000; Rejmánek, 2000). En particular, las invasoras leñosas de Norte América presentan períodos de floración en promedio 1.7 meses más largos que las no invasoras, lo cual incrementa la probabilidad de que las flores sean visitadas por polinizadores (Reichard, 1996). Este patrón no se restringe a las especies leñosas, sino que también ha sido encontrado en hierbas invasoras anuales británicas (Perrins *et al.*, 1992). Además, largos períodos de floración promueven una mayor producción de frutos y otorga la posibilidad de aprovechar períodos estocásticos favorables para la producción de progenie.

13.6. Consideraciones finales

El rol de la biología reproductiva en la predicción del potencial invasor de una planta es limitado. Ésta no puede ser utilizada aisladamente sin considerar las diferentes variables involucradas en el proceso de invasión, tales como, la forma de vida de las plantas, las características del hábitat y la historia de la introducción.

La mayoría de las plantas invasoras presentan propagación vegetativa. Las especies invasoras autoincompatibles pueden compensar esta condición con propagación vegetativa, como es el caso de muchas plantas acuáticas. Asimismo, la mayoría de las plantas invasoras son hermafroditas: sin embargo, la dioecia y la monoecia no limitan

que una planta se convierta en invasora, esto en parte podría deberse a que ambas condiciones presentan una dependencia positiva con la polinización por agentes abióticos. La autocompatibilidad es el sistema reproductivo más frecuente en plantas invasoras y el sistema de apareamiento mayormente representado en éstas es la xenogamia. Sin embargo, las invasoras que requieren polinizadores para producir semillas, en particular las xenógamas obligadas, frecuentemente son polinizadas por insectos que habían sido previamente introducidos en la localidad invadida o por polinizadores de amplia distribución. Las plantas invasoras son dispersadas en su mayoría por el viento y por aves. Estos agentes dispersores permiten la dispersión a corta y larga distancia que ha sido asociada a la capacidad de invadir.

La semejanza en el modo de polinización y dispersión entre plantas nativas e invasoras apoya la hipótesis de la importancia de la compatibilidad de hábitat (Mack, 1996; Rejmánek, 2000) en el potencial invasor de una planta. Estas similitudes en el modo de polinización y dispersión le permiten a una planta exótica establecerse, debido a que puede “utilizar” los mismos medios o animales que las nativas para formar relaciones del tipo agente polinizador/dispersor-planta eficientes, las cuales son interacciones claves para que ocurra el proceso de invasión de plantas exóticas polinizadas y/o dispersadas por animales.

CAPÍTULO 14

Cambio climático y modificación de interacciones planta-animal

JOSÉ A. HÓDAR, JOSÉ RAMÓN OBESO Y REGINO ZAMORA

14.1. Introducción

El impacto de la actividad humana, englobada en el conjunto de fenómenos que habitualmente se describen como “cambio global”, se extiende por todo el planeta (Vitousek *et al.*, 1997a; Sanderson *et al.*, 2002), modificando sustancialmente la mayoría de las comunidades tanto en la composición y abundancia relativa de las especies como en la organización de las interacciones ecológicas. Dicho impacto humano está dando lugar a varios procesos simultáneos: la extinción o rarefacción de las especies nativas, por degradación o fragmentación de hábitats naturales; el transporte accidental o voluntario de especies por el hombre a cualquier punto del planeta, y cambios en la distribución latitudinal y/o altitudinal de las especies. El resultado son ecosistemas emergentes con una nueva combinación de especies, formada por las especies autóctonas, las invasoras, y las que se expanden de forma indirecta debido al calentamiento del planeta o por la alteración de los hábitats naturales (degradación de hábitats, introducción de especies invasoras, contaminación, etc.), provocando una homogenización biótica del planeta (Hobbs *et al.*, 2006). Las características esenciales de esas nuevas comunidades son, 1) su novedad: nuevas combinaciones de especies se están formando, con el impacto potencial en el funcionamiento del ecosistema, y 2) su origen: estas nuevas combinaciones son el resultado de la acción humana, inadvertida o deliberada. Un aspecto de capital importancia es que las actividades humanas no afectan a todas las especies por igual. Muchas se ven perjudicadas, mientras que una minoría se ve favorecida. Como promedio, más del 50% de las especies suelen verse negativamente afectadas por las actividades humanas, mientras que el porcentaje de especies nativas que se ven beneficiadas por dichos impactos es comparativamente mucho menor (McKinney y Lockwood, 1999). Además, tanto los perdedores como los ganadores no son una muestra al azar, sino que pertenecen a determinados grupos taxonómicos y tienen rasgos ecológicos bien delimitados. El hecho de que se pierdan muchos más de los que se ganan, y que estos ganadores son más parecidos entre sí que los que había antes provoca una biota cada vez más homogénea. Además, en muchos casos, las especies ganadoras son numéricamente dominantes, representan la mayor parte de la biomasa, por lo que canalizan a través de ellas los flujos de energía y nutrientes en los ecosistemas, en detrimento de las especies nativas, en clara desventaja en este escenario impuesto por el hombre.

Una pregunta clave es si los cambios señalados anteriormente en la composición específica de la comunidad conllevan cambios en la naturaleza e intensidad de las interacciones ecológicas y, por extensión, en la arquitectura y organización de las comunidades. Nuestra intención en este capítulo es centrarnos en un aspecto concreto del

efecto del cambio global en el funcionamiento de las comunidades biológicas, cual es la afección sobre las interacciones entre plantas y animales. El lector interesado puede encontrar información adicional previa en Chapin *et al.* (2001), Ehleringer *et al.* (2002), Hódar *et al.* (2004) y Zamora *et al.* (2004).

14.2. Efectos ecofisiológicos en las plantas que afectan a la interacción planta-animal

Cambios en la producción vegetal

Las respuestas de las plantas al cambio global van a depender de los factores que limitan la producción primaria en los diferentes ecosistemas, ya sean el agua, la temperatura o los nutrientes. En principio, las plantas pueden responder al incremento en concentración de CO₂ incrementando la tasa de crecimiento y reduciendo la fotorrespiración y la conductancia estomática, lo cual aumenta la eficiencia en el uso del agua y del nitrógeno. El efecto final es un incremento de la producción, tanto de la parte aérea como de la radicular (Körner y Bazzaz, 1996; Kubiske y Godbold, 2001). Sin embargo, para algunos autores, el incremento en producción será reducido porque las plantas se aclimatan rápidamente a la nueva concentración de CO₂ en la atmósfera. En este caso las respuestas serían específicas, ya que el incremento de productividad no es una respuesta general (Bazzaz *et al.*, 1993; Peñuelas *et al.*, 1997a; Körner, 2000; Saxe *et al.*, 2001). La revisión de 36 experimentos realizados en el Ártico señala que el efecto del CO₂ será muy limitado en comparación con otros factores como la temperatura (Dormann y Woodin, 2002), los que no sólo incrementan el crecimiento sino que también estimulan la tasa de mineralización en el suelo (Vitousek *et al.*, 1997b, 2002). En otros casos el aumento de temperatura perjudicará a las plantas, particularmente en el escenario de disminución de la precipitación previsible en muchas áreas del planeta (IPCC 2007).

El incremento de aportes nitrogenados como consecuencia del cambio global incrementará la productividad de las plantas, además de alterar el ciclo del nitrógeno (Reich *et al.*, 2001; Dijkstra *et al.*, 2004). El aumento de la disponibilidad de nitrógeno incrementará también la capacidad competitiva de algunas especies nitrófilas e incrementará la herbivoría y las infecciones por hongos patógenos, al tiempo que reducirá la interacción mutualista con micorrizas (Gilliam, 2006).

En resumen, la mayoría de los estudios señalan que la producción vegetal va a aumentar como consecuencia del cambio global, lo que pondría a disposición de los heterótrofos una mayor disponibilidad de recursos. Pero la cantidad de recursos no es lo único importante.

Cambios en la calidad de las plantas como alimento

El incremento en producción como consecuencia del aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera y del subsiguiente aumento de temperatura incrementa la biomasa vegetal, pero esto significa dilución del nitrógeno en los tejidos. Esta relación entre temperatura y contenido en nitrógeno es bien conocida (Reich y Oleksyn, 2004). Así, se espera un cambio en la estequiometría de los tejidos de las plantas (relaciones C/nutrientes más altas, Peñuelas y Matamala, 1990; Peñuelas y Estiarte, 1998; Loladze

2002). Esto puede tener un efecto directo sobre los herbívoros, por presentar diluidos los nutrientes (N, P, S, etc.), o bien indirecto, al modificar las defensas de las plantas. De acuerdo con las teorías del balance carbono-nutrientes (Bryant *et al.*, 1983) y de la disponibilidad de recursos (Coley *et al.*, 1985), un incremento de la relación C/N en las plantas conduciría a una acumulación de compuestos secundarios y estructurales basados en el carbono (CSEBC, Peñuelas *et al.*, 1997b; Peñuelas y Estiarte, 1998) que inhibirían la herbivoría. Sin embargo, los resultados empíricos son de nuevo confusos, ya que las plantas podrían aclimatarse a largo plazo (Peñuelas *et al.*, 2002) o bien se obtienen respuestas dependientes de la especie (Hansen *et al.*, 2006) y no siempre reducen su calidad para los herbívoros. No obstante, también se ha señalado una reducción de la herbivoría provocada por insectos en especies forestales asociada a un aumento de la relación C/N (Knepp *et al.*, 2005).

Si el escenario de incremento de CO₂ y temperatura lleva asociada la fertilización por nitrógeno (Vitousek *et al.*, 1997b, 2002; Nordin *et al.*, 2005; Manning *et al.*, 2006), la calidad de las plantas como alimento para los herbívoros variará dependiendo de la relación estequiométrica del aumento de C y N en el ecosistema. Pero incluso la subida de temperaturas podría mitigar los efectos negativos derivados del incremento del CO₂ (Zvereva y Kozlov, 2006). Experimentos a largo plazo que examinaron el efecto de la temperatura y la fertilización sobre el contenido en CSEBC y N concluyen que la calidad de las plantas como alimento para los herbívoros se verá notablemente alterada pero no puede predecirse ni la dirección ni la intensidad de las respuestas, que serán dependientes de la especie (Hansen *et al.*, 2006). Sin embargo, Throop y Lerdau (2004), al revisar los efectos de la deposición de nitrógeno sobre la herbivoría por insectos concluyen que este fenómeno incrementaría tanto la cantidad como la calidad de alimento disponible, aumentando el contenido en aminoácidos (glutamina y arginina) y reduciendo los CSEBC.

Además de los cambios estequiométricos sobre la composición de las plantas hay otros efectos menos estudiados, como las variaciones en la asignación de recursos a diferentes estructuras de la planta, que pueden ser consecuencia directa o indirecta del cambio global. En este sentido, experimentos con enriquecimiento de CO₂ muestran cómo varía la asignación a diferentes estructuras en la anual *Xanthium strumarium*, respuesta que es previsible para otras especies (Nagel *et al.*, 2005).

Cambios en la distribución y la fenología de las plantas

El incremento de temperatura, unido a un marco general de fertilización por CO₂ y N, va a provocar un mayor y más rápido crecimiento de las plantas, lo que dará lugar a profundas alteraciones en la fenología y distribución de las plantas. Hoy día contamos con un registro bastante completo de ejemplos de plantas y animales en todo el mundo que han cambiado su fenología, su distribución, o ambos, y evidencian las dimensiones de este proceso. Puede destacarse la revisión de Parmesan y Yohe (2003), en la que los autores analizan los cambios fenológicos y de distribución registrados en unas 1.700 especies de plantas y animales repartidas por todo el mundo, comprobando si los cambios experimentados por estas especies se corresponden con las predicciones derivadas del marco abiótico que suponen los cambios climáticos registrados en el globo durante el siglo XX, esto es, que las especies adelantan su aparición primaveral, retrasan su

desaparición otoñal, avanzan hacia los polos o hacia las cumbres en sus límites polar o altitudinal de distribución y desaparecen de sus límites ecuatoriales o inferiores en altitud. El resultado es contundente: más del 95% de las especies que han mostrado algún tipo de cambio lo han hecho acorde con las predicciones del cambio global (ver también IPCC 2007), por lo que todas las interacciones sostenidas por estas especies son susceptibles de alteración.

14.3. Efecto del cambio global sobre los consumidores

El cambio global puede afectar de manera muy diferente a los distintos grupos de consumidores primarios (polinizadores, herbívoros, frugívoros, granívoros) y a los secundarios. Entre ellos, la respuesta de los herbívoros al cambio global es de particular interés porque constituyen el grupo con mayor diversidad (sobre todo los insectos) a escala global y por la variedad de efectos que estos tienen sobre la vegetación (Lewinsohn *et al.*, 2005). Sin embargo, este interés contrasta con la escasez de experimentos que examinan el efecto del cambio global sobre las comunidades de herbívoros (véase no obstante Percy *et al.*, 2002; Hartley y Jones, 2003; Hartley *et al.*, 2003; Sanders *et al.*, 2004).

La temperatura, por sí sola o en combinación con otros factores, es el factor que más afecta a los insectos herbívoros, ya que provoca un aumento de la actividad metabólica, incluyendo la actividad digestiva, la tasa de ingestión y el desarrollo. También afecta su supervivencia, rango de distribución y abundancia. El efecto principal se producirá en relación a la supervivencia invernal y se prevén mayores cambios en latitudes altas (Bale *et al.*, 2002). Hay poca evidencia de un efecto directo del CO₂ o la radiación UV-B, y en general la fenología suele estar más determinada por el fotoperíodo. No obstante, el aumento del CO₂ por sí solo puede alterar la biología de algunos herbívoros sin afectar a la relación C/N de la planta nutricia, como el caso de *Helix aspersa* (Bezemer y Knight, 2001).

En un escenario de calentamiento global los insectos herbívoros dispondrían de una ventana fenológica más amplia para crecer y reproducirse (Roy *et al.*, 2004), pero también se producirán alteraciones en la fenología de las plantas, que afectarán a la sincronización con los herbívoros, alterando la interacción herbívoro-planta de una manera impredecible (Lewinsohn *et al.*, 2005). Por otra parte, el ascenso térmico provocará un aumento de la densidad de ungulados herbívoros, al menos en el Hemisferio Norte, debido a la mayor supervivencia invernal (Côté *et al.*, 2004), y a la mayor disponibilidad de alimento vegetal al aumentar la amplitud del período de crecimiento. Un fenómeno similar puede estar ocurriendo en el caso de aves herbívoras (Kéry *et al.*, 2006). Por el contrario, los ungulados de la sabana africana podrían estar sufriendo un declive debido a la reducción de la precipitación durante la estación seca (Ogutu y Owen-Smith, 2003).

Mientras que la dirección del cambio es más incierta en los herbívoros, parece claro que los polinizadores están sufriendo un declive a escala global, asociado fundamentalmente a los cambios en los usos del territorio: la denominada “crisis de la polinización”, que pone en riesgo la existencia de numerosos mutualismos (Kearns *et al.*, 1998; Cane y Tepedino, 2001; Wilcock y Neiland, 2002; Goulson *et al.*, 2008; pero véase Ghazoul, 2005b para una crítica). Los polinizadores también pueden verse afectados

por el incremento de la temperatura invernal y su efecto negativo sobre la producción de flores (Saavedra *et al.*, 2003) y por variaciones en la fenología de floración (Price y Waser, 1998). En cuanto a los recursos florales, parece que mientras el CO₂ no afecta a la producción de néctar, el aumento de radiación UV-B sí producirá una reducción de la misma (Davis, 2003), afectando de manera subsiguiente a los polinizadores.

El aumento de la producción animal, incluyendo tanto los herbívoros silvestres como el aumento de carga ganadera, incluso en espacios naturales, es un elemento importante del cambio global (Wardle y Bardgett, 2004). Este aumento de la densidad de ungulados produce modificaciones en la estructura del hábitat (en su calidad de “ingenieros de los ecosistemas”) y tiene efectos en cascada sobre los artrópodos herbívoros, reduciendo su densidad y diversidad (Hartley *et al.*, 2003; Côté *et al.*, 2004), sobre los polinizadores (Kearns *et al.*, 1998) e incluso en el cambio de dieta en vertebrados frugívoros (Rodríguez *et al.*, 2007). Sin embargo, otros grupos no herbívoros, como los carábidos terrestres, podrían incrementar su abundancia (Melis *et al.*, 2006). Un efecto contrario al del pastoreo se manifiesta en la fertilización de los ecosistemas por efecto del cambio global, que puede aumentar la diversidad y abundancia de los artrópodos herbívoros. Tal sería el caso de los hemípteros herbívoros en los brezales de *Calluna* (Hartley *et al.*, 2003) o el de diferentes grupos de herbívoros en parches de vegetación de brezal con arbolado (Rowe *et al.*, 2006), que aumentan su abundancia tras la fertilización experimental.

Otros efectos del cambio global sobre los animales se producirán a través de interacciones multitróficas. La densidad de insectos herbívoros puede ser controlada por depredadores y/o parasitoides más que por la propia vegetación. Estas fuerzas reguladoras descendentes (*top-down*) son más importantes que las ascendentes (*bottom-up*) en el control de la densidad de la larva *Operophtera brumata* (Lepidoptera) y su daño sobre el arándano *Vaccinium myrtillus*. Las plantas fertilizadas apenas son más afectadas por las larvas que las plantas control, ya que como se pudo demostrar excluyendo experimentalmente a las aves insectívoras, éstas reducen la densidad de larvas, en especial en las parcelas fertilizadas (Strengbom *et al.*, 2005). Sin embargo, Turkington *et al.* (2002) encuentran apoyos para la hipótesis de control mediante fuerzas reguladoras ascendentes después de 10 años de fertilización de herbáceas en bosques boreales.

Otro componente del cambio global con un efecto notorio en las poblaciones animales es el incremento de la variabilidad climática. En este sentido se ha documentado bien la influencia de la variación climática asociada a las oscilaciones de la NAO (Oscilación Atlántico Norte) y la ENSO (El Niño-Oscilación Pacífico Sur) en muchos organismos. Así, las poblaciones de los ungulados en ambos hemisferios muestran cambios asociados a las variaciones en estos índices (Ogutu y Owen-Smith, 2003). Del mismo modo, también se prevén aumentos en la frecuencia de las explosiones demográficas de insectos herbívoros, debido a las dificultades de los parasitoides para rastrear las poblaciones de sus huéspedes en un escenario de incremento de la variabilidad climática (Stireman *et al.*, 2005).

14.4. Efectos sobre la comunidad: disrupciones y creación de nuevas interacciones

Efectos en la interacción mutualista planta- polinizador y planta-dispersante

Las alteraciones en las comunidades asociadas a cambios en el uso del territorio (fragmentación y degradación de hábitat) pueden provocar modificaciones sustanciales en las interacciones mutualistas y antagonistas (Murcia, 1995, 1996; Calvo-Irabién e Islas-Luna, 1999; Steffan-Dewenter y Tschardtke, 1999, 2002; Cunningham, 2000b; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Lienert y Fischer, 2003), afectando la red de interacciones bióticas de la comunidad (Valladares *et al.*, 2006; Dupont y Nielsen, 2006). Por ejemplo, se ha comprobado que la abundancia y riqueza de los polinizadores disminuye como consecuencia de la fragmentación (Ghazoul y McLeish, 2001; Barbosa y Marquet, 2002; Aizen y Feinsinger, 1994a, 2003; Quesada *et al.*, 2004), lo que provoca una disminución en la producción de semillas (Ghazoul y McLeish, 2001; Ward y Johnson, 2005; Aguilar *et al.*, 2006; ver Aizen y Chacoff, en este volumen).

El cambio climático puede alterar la fenología de las plantas y su dependencia con los polinizadores y dispersantes. La fenología floral depende de causas próximas y últimas, como el fotoperíodo, la temperatura y la humedad. Muchas especies leñosas florecen en respuesta a señales térmicas, generalmente la suma de días por encima de un determinado umbral de temperatura (e.g., Kelly y Sork, 2002).

Los cambios fenológicos de las plantas unidos a los cambios en la actividad y distribución espacio-temporal de los animales con los que interactúan provocan disrupciones en las interacciones ecológicas, cuyas consecuencias dependen del grado de dependencia reproductiva de las plantas y de los animales con los que interactúan (Bond, 1994; Murcia, 1996; Aizen y Feinsinger, 2003). En este sentido, el sistema de compatibilidad de las plantas es un rasgo importante para evaluar esta dependencia del mutualismo. Ciertas especies autocompatibles pueden poseer la capacidad de reproducirse vía autogamia espontánea, sin la intervención de polinizadores. Por el contrario, es esperable que las plantas autoincompatibles sean más susceptibles a las disrupciones en los ensamblajes de polinizadores, ya que sólo pueden utilizar polen de otros individuos conespecíficos y por lo tanto presentan una alta dependencia de los polinizadores para reproducirse.

En plantas que dependen de animales para dispersarse, los cambios en la composición de la comunidad animal también pueden potencialmente condicionar los procesos de dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas (e.g., Santos *et al.*, 1999; Benítez-Malvido, 1998; Cordeiro y Howe, 2001; Marsh y Loiselle, 2003; Jordano *et al.*, 2007, ver ejemplo en Bustamante, en este volumen). Las especies cuyas semillas son dispersadas por animales se verán mucho más afectadas que las anemócoras o dispersadas por otro sistema de dispersión abiótico, más cuanto más especializado sea el sistema de dispersión. Los efectos negativos de las disrupciones se manifestarán con más fuerza cuando el reclutamiento de las plantas esté limitado por la disponibilidad de semillas (Clark *et al.*, 1998, 1999; Muller-Landau *et al.*, 2002). Las especies limitadas fundamentalmente por otra fase del ciclo, como la disponibilidad de microhábitats o la depredación de semillas y plántulas, se verán mucho menos afectadas.

En resumen, el cambio global puede romper las interacciones planta-polinizador y planta-dispersante de las siguientes formas (Bond, 1994): a) cambiando el microclima de la flor que condiciona directamente la producción y viabilidad del polen, b) alterando el comportamiento de alimentación de polinizadores y dispersores, c) haciendo variar de forma asincrónica la fenología de floración y fructificación y el desarrollo de los insectos, ambos sensibles a la temperatura, y d) cambiando la distribución espacial de los polinizadores y dispersores debido a migraciones latitudinales y altitudinales.

Las especies de plantas más vulnerables a las disrupciones son las que necesitan a los insectos y vertebrados como vectores. En general, las alteraciones no se manifestarían de forma inmediata, por lo que podemos considerarlas como uno de los cambios más sutiles, siendo sus consecuencias menos evidentes a corto plazo. A medio plazo, las consecuencias serían una pérdida de variabilidad genética, por la reducción del flujo génico, y una pérdida en el potencial de reclutamiento, al producirse menos semillas, y probablemente de peor calidad (Bond, 1994; Traveset y Richardson, 2006).

Alteración de interacciones preexistentes

Los diferentes motores del cambio global (cambio climático, cambios en el uso del territorio, deposición de nitrógeno, etc.) están provocando cambios en la distribución espacio-temporal de las especies y sus interacciones ecológicas. Por ejemplo, los polinizadores están sufriendo un declive a escala global asociado fundamentalmente a los cambios en los usos del territorio. Esta dramática disminución de la abundancia es susceptible de alterar el resultado de las interacciones mutualistas. En el caso concreto de los abejorros (*Bombus* spp.) existe cierta controversia sobre cuáles son las causas del declive que sufren a escala global en las últimas décadas (Goulson, 2003ab; Goulson *et al.*, 2005, 2008; Williams, 2005; Carvell *et al.*, 2006). Algunos autores proponen que las especies más susceptibles a la extinción son aquellas de menor amplitud de nicho trófico (Goulson *et al.*, 2005) y otros señalan que también son determinantes otros componentes del nicho que van desde los lugares de anidamiento hasta el hábitat y el clima (Williams, 2005; Carvell *et al.*, 2006). Por una parte, la homogeneización de las cosechas conlleva la reducción de la disponibilidad temporal de flores y una reducción de la diversidad. Esta última afecta preferentemente a las especies de *Bombus* más estenófagas, que son las de probóscide larga y precisamente las que están desapareciendo en muchas áreas (Goulson, 2003ab). Por otra parte, el aumento de temperatura producirá la retracción de mucha especies de abejorros, ya que son característicos de climas fríos (Heinrich, 1979).

En el caso de la dispersión de semillas por vertebrados frugívoros, podemos predecir que las poblaciones de frugívoros podrán verse afectados por cambios en la disponibilidad de frutos. Sin embargo, en una serie temporal de 12 años, Herrera (1998) encontró, que al menos en zonas mediterráneas y salvo algunas interacciones más ajustadas (*Sylvia atricapilla* y *Phillyrea latifolia*), la abundancia de frugívoros podía estar más determinada por factores abióticos que por la propia disponibilidad de frutos. Puesto que en la mayoría de los casos las interacciones frugívoro-planta son poco específicas (Herrera, 1984) podemos prever desplazamientos en la dieta de los frugívoros (Rodríguez *et al.*, 2007) más que desapariciones de especies.

El caso más estudiado de alteración de una de las conexiones en la cadena trófica que se traslada más arriba en la cadena es el ajuste del momento de nidificación en

las aves en relación a su principal recurso alimenticio (Sanz *et al.*, 2003; Both y Visser, 2005; Both *et al.*, 2006; Visser *et al.*, 2006). En el caso de aves insectívoras, los polluelos deben cebarse con insectos, cuyo estadio fenológico estará determinado por la temperatura y por la fenología de la planta de la que se alimentan, cuya fenología estará a su vez determinada también por la temperatura. Así, si la temperatura incrementa, por lo general se adelantarán tanto la fenología de la planta como la del insecto herbívoro. Sin embargo, los insectos por lo general responden más rápidamente a este incremento en temperatura que las plantas. Si la emergencia del insecto se hace tan temprana que la planta nutricia aún no ha producido tejidos comestibles el insecto moriría de hambre. Por el contrario, si el insecto emerge una vez que la planta ya ha iniciado el crecimiento, los insectos pueden consumir todo el tejido vegetal, causando un grave daño a la planta (Ayres, 1993; Bale *et al.*, 2002).

Por otra parte, la reproducción de muchas plantas está sometida a cambios cíclicos en la intensidad de la reproducción (*masting*), que parecen estar controlados por la temperatura o por la interacción entre esta variable y otros factores (McKone *et al.*, 1998; Selås, 2000, 2006; Selås *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2005). Por tanto, el cambio global afectará a los ciclos de producción de semillas y a la repercusión que tienen los mismos sobre los herbívoros que dependen de esas semillas, que en algunos casos pueden tener efectos devastadores sobre las poblaciones de plantas (McKone *et al.*, 1998).

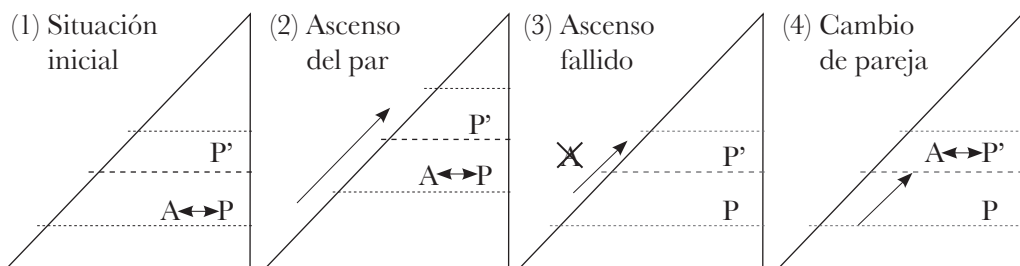
Figura 14.1. En un gradiente altitudinal (o latitudinal) un incremento de la temperatura puede provocar tres cambios básicos en las interacciones planta-animal pre-establecidas.

(1) Situación inicial. (2) Ascenso del par interactivo: animales (A) y plantas (P) corrigen simultáneamente sus bandas altitudinales, con lo que la interacción se mantiene pero cambia de ubicación. (3) Ascenso fallido: uno de los interactuantes (usualmente el animal, sobre todo si es insecto) corrige más rápidamente su banda altitudinal que la planta, debido a su menor tiempo de generación, pero no encuentra hospedador (P') a mayor altitud por lo que eventualmente podría extinguirse. (4) Cambio de pareja: uno de los interactuantes (en este caso específico, de nuevo el animal) corrige más rápidamente su banda altitudinal que la planta, y encuentra un hospedador adecuado pero diferente al original, con el que establece una nueva interacción a mayor altitud. Este último caso es tanto más posible cuanto más generalista sea el animal en sus requerimientos interactivos.

Aparición de nuevas interacciones

Los cambios en distribución y fenología de muchas especies favorecen la aparición de nuevas interacciones que hasta ahora eran inexistentes o infrecuentes. Al igual que cuando hablábamos del mantenimiento de interacciones ya existentes, la posibilidad de aparición de nuevas interacciones dependerá del grado de especificidad por parte de las especies potencialmente interactuantes: así, un herbívoro generalista tendrá más posibilidades de encontrar una planta nutricia que un herbívoro especialista al desplazarse a una nueva área como consecuencia del cambio global, lo que limitará de sobremanera las posibilidades de colonización del especialista y en cambio favorecerá las del generalista (Figura 14.1).

La procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en las montañas mediterráneas es un buen ejemplo del establecimiento de estas nuevas interacciones que ha sido recientemente estudiado en diversas partes de su área de distribución (Hódar y Zamora, 2004; Battisti *et al.*, 2005, 2006). La procesionaria desarrolla sus fases larvarias durante el invierno, y como consecuencia es muy dependiente de la temperatura invernal. Aun-



que la procesionaria es un herbívoro especializado en especies del género *Pinus*, diversas especies de este género se reparten el área circummediterránea en altitud y en latitud, de modo que cuando la procesionaria cambia de distribución como consecuencia del incremento de temperaturas hay muchas posibilidades de que en el área colonizada exista una especie de pino susceptible de ser comida (Figura 14.2). Varios estudios recientes han comprobado movimientos en altitud y/o en latitud (Hódar y Zamora, 2004; Battisti *et al.*, 2005, 2006) de la procesionaria, y en estos movimientos a veces han atacado a especies de pino que, en razón de la altitud a la que se encuentran, hasta ahora estaban libres de herbivoría por esta especie, como el pino albar (*Pinus sylvestris nevadensis*) en Sierra Nevada (Hódar *et al.*, 2003) o el pino mugo (*Pinus mugo*) en los Alpes (Stastny *et al.*, 2006). Si esta progresión en altitud continúa, significará que la procesionaria interactuará más frecuentemente con el pino silvestre que con el pino salgareño (*Pinus nigra*), su hospedador habitual hasta el momento. Ahora bien, el pino albar nevadense es una subespecie endémica que no dispone de defensas químicas frente a un defoliador tan fuerte como la procesionaria, de modo que si esta nueva interacción incrementa su frecuencia y se establece definitivamente podría acrecentar las probabilidades de extinción del pinar de silvestre nevadense (Hódar *et al.*, 2003).



Figura 14.2. Juvenil de pino salgareño (*Pinus nigra*) completamente defoliado por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*). La flecha indica el bolsón de seda que contiene las larvas. El pino salgareño es un huésped habitual de la procesionaria, pero recientemente otras especies de pino que se desarrollan a mayor altitud, como el pino albar (*Pinus sylvestris*), y que hasta ahora estaban libres de su ataque, están sufriendo defoliaciones de este tipo por el movimiento en altitud de la procesionaria debido al incremento en las temperaturas.

14.5. Efectos sobre la red de interacciones: nuevas visiones

Efectos generales en la red de interacciones

Muchas especies de plantas dependen, de forma facultativa u obligada, de los animales mutualistas para su reproducción. Los sistemas de interacción resultantes son en su mayoría generalistas, y el grado de dependencia mutuo facultativo, lo que implica que las plantas son visitadas por un elevado número de polinizadores o dispersantes, y éstos visitan las flores y los frutos de un considerable número de especies de plantas. De los estudios sobre redes mutualistas planta-animal se desprende que las interacciones entre los animales polinizadores o dispersores de semillas y las plantas que les proporcionan alimento, no están establecidas aleatoriamente dentro de la comunidad. En general, las investigaciones más recientes han puesto de manifiesto que las redes mutualistas presentan una serie de peculiaridades que son propias y las diferencian claramente de otras redes complejas, a la cual debemos prestar atención en el presente contexto (ver Jordano *et al.*, este volumen). Éstas son:

- a) Que las redes de polinización se corresponden con redes bipartitas planta-animal altamente heterogéneas (Jordano *et al.*, 2003). Por tanto, un bajo número de especies acumulan un elevado porcentaje de interacciones o enlaces (especies generalistas),
- b) Que el número medio de enlaces entre dos especies es relativamente bajo en relación al número de plantas que comparten (*small-worlds*, Olesen *et al.*, 2006).
- c) Que la red de interacciones se encuentra altamente encajada o jerarquizada (*nestedness*, Bascompte *et al.*, 2003). Es decir, que los especialistas interactúan con especies generalistas y las generalistas interactúan con especialistas y generalistas.

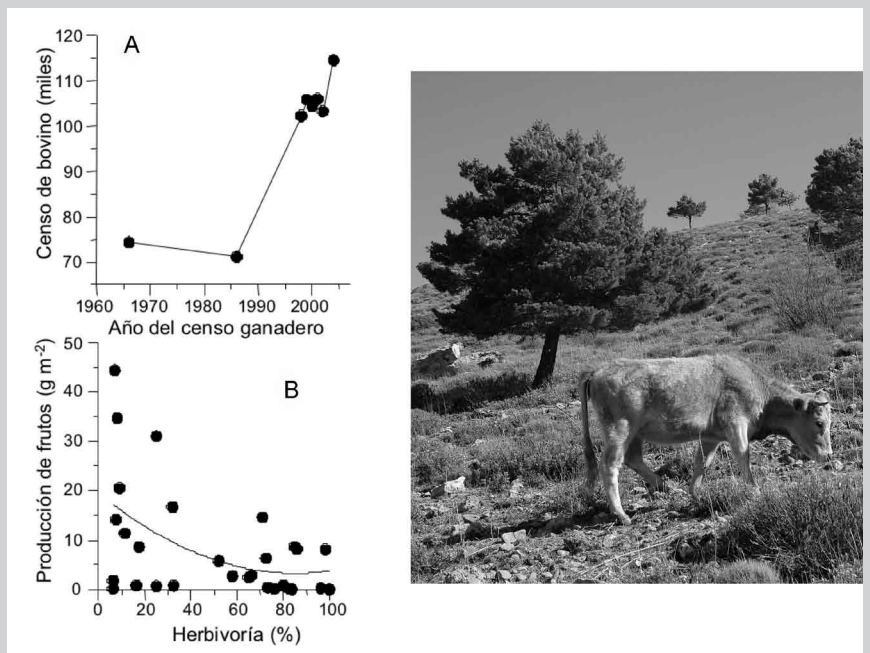
Conocidas estas peculiaridades, un determinante importante del riesgo de disrupción del mutualismo debido al cambio global será el grado de especialización en la interacción mutualista (Bond, 1994; Johnson y Steiner, 2000; Traveset y Richardson, 2006). Las especies vegetales varían ampliamente en su grado de especialización en la polinización, pudiendo utilizar desde cientos de especies de polinizadores hasta tan sólo una especie. En la práctica, las plantas son consideradas generalistas cuando son polinizadas por varias o muchas especies de animales de diferentes taxa, o especialistas, cuando son polinizadas por una o pocas especies de animales relacionados taxonómicamente (Herrera, 1996; Gómez y Zamora, 2006; ver Gómez y Perfectti, este volumen). Estos sistemas más especializados podrían ser más susceptibles a la disrupción del mutualismo ocasionada por los cambios en la composición del gremio de polinizadores, pues no podrían compensar la pérdida de especies con otros polinizadores alternativos (Bond, 1994; Waser *et al.*, 1996; Fenster y Dudash, 2001). Por el contrario, las plantas que tienen sistemas generalistas de polinización serían más resilientes a los cambios producidos en su ensamblaje de polinizadores, pues la ausencia de algún polinizador podría ser amortiguada por algún otro, siempre y cuando sea funcionalmente equivalente (Zamora, 2000). La equivalencia funcional puede aparecer porque especies taxonómicamente diferentes pueden compartir rasgos relevantes para el resultado de la interacción, produciendo resultados interactivos similares en lugares y/o tiempos distintos (Zamora, 2000).

Caso 1. Interacciones entre diversos factores: arándanos, osos y urogallos en la Cordillera Cantábrica

Los efectos del cambio global no sólo van a apreciarse por los efectos directos sobre las interacciones y sus participantes, sino también a través de efectos indirectos. Un buen ejemplo nos lo ofrecen los herbívoros y frugívoros de la Cordillera Cantábrica. El urogallo *Tetrao urogallus* es un ave folívora de distribución holártica con un área de distribución muy similar al de una especie clave en su dieta, el arándano *Vaccinium myrtillus*. El urogallo está en declive en todo su rango y mantiene poblaciones aisladas en las montañas del sur de Europa que están en peligro de extinción. En la Cordillera Cantábrica, donde se ha perdido más de dos tercios de la población en cinco lustros, se aprecia un desplazamiento altitudinal de su área de distribución que puede relacionarse con el cambio global (Obeso y Bañuelos, 2004; Quevedo *et al.*, 2006). Del mismo modo, la población cantábrica de oso pardo *Ursus arctos*, con menos de cien ejemplares, se encuentra en peligro de extinción y los frutos de arándano constituyen un componente fundamental de su dieta durante el período de hiperfagia (Naves *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2007). Factores globales (aumento de temperatura y de la densidad de ungulados silvestres) y locales (incremento de la carga ganadera) pueden estar afectando al arándano como especie clave en la dieta de estos vertebrados amenazados de extinción. De hecho, varios estudios documentan el efecto negativo de la temperatura en diferentes medidas de desarrollo del arándano, especialmente la producción de frutos (Ögren, 1996; Taulavuori *et al.*, 1998; Tolvanen y Taulavuori, 1998; Beerling, 1999; Selås, 2006). En la Cordillera Cantábrica se ha producido un aumento de temperatura en concordancia con las tendencias encontradas en el Oeste de Europa y con los índices de invierno de la NAO (Rodríguez *et al.*, 2007).

En el Parque Natural de Somiedo se estima una densidad de ungulados (silvestres y domésticos) de 4011 kg km⁻² (Rodríguez *et al.*, 2007) más del doble de las densidades más altas estimadas en Norteamérica (1500 kg km⁻² en Yellowstone, Ripple y Beschta, 2004). La densidad de ungulados ha aumentado en las últimas décadas, tanto en el caso de los silvestres (Pollo *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2007) como en el de los domésticos (Rodríguez *et al.*, 2007; Figura 14.3). Los ungulados ramonean el arándano, reduciendo su calidad como recurso y reduciendo la producción de frutos (Fernández-Calvo y Obeso, 2004; Figura 14.3). El aumento de la temperatura invernal puede actuar sinérgicamente con los ungulados, reduciendo la producción de frutos de arándano ya que contribuye a la pérdida del endurecimiento e incrementa el daño de heladas tardías (Ögren, 1996; Selås, 2006). La evidencia de una tendencia temporal en la reducción en la producción de frutos de arándano la podemos encontrar en la disminución de su frecuencia de aparición en las heces de oso pardo, que selecciona positivamente los frutos de esta especie frente a otros frutos durante el período de hiperfagia (Rodríguez *et al.*, 2007). Así, el calentamiento global y el incremento de la cabaña ganadera actúan negativamente, a través del arándano, sobre las poblaciones de oso y urogallo.

Figura 14.3. (A) Variación en la densidad de ganado bovino (*Bos taurus*) en la vertiente Asturiana de la Cordillera Cantábrica (datos de la Sociedad Asturiana de Estudios Industriales, SADEI) y (B) relación entre la producción de frutos y la herbivoría por ungulados (porcentaje de ramas ramoneadas) en *Vaccinium myrtillus* en 30 localidades de la Cordillera Cantábrica (véase Fernández-Calvo y Obeso 2004). La fotografía contigua muestra a *Bos taurus*, uno de los agentes de herbivoría más importantes en zonas de reserva del Parque Nacional de Sierra Nevada (España). El incremento de la carga ganadera es uno de los principales problemas de gestión en muchas zonas protegidas de España.



Caso 2. Interacción entre factores globales y locales como condicionantes finales

Hace unos años, Wilbanks y Kates (1999) escribían: “Hasta la fecha, la mayor parte de la investigación que relaciona la escala local con el cambio climático global se ha hecho de arriba a abajo, esto es, de lo global a lo local, concentrándose en métodos de análisis que usan como punto de inicio escenarios de cambio global generados a partir de modelos globales, a pesar de que tienen una pequeña especificidad regional o local. Sin embargo, hay un interés reciente en considerar una aproximación de abajo a arriba, planteando cómo lo local contribuye al cambio global, cómo cambian estas contribuciones con el tiempo, qué dirige tales cambios, qué control ejercen los intereses locales sobre estas fuerzas, y cómo los esfuerzos de mitigación y adaptación pueden adoptarse e iniciarse desde lo local.” Es decir, hasta ahora la forma de pronosticar lo que ocurrirá en un punto local era ejecutar un programa que simulaba cambio climático a nivel global y examinar el resultado en el píxel correspondiente a dicho punto, y tratar de derivar las potenciales consecuencias, climáticas primero ecológicas después, a partir de este resultado. Sin embargo, el resultado a nivel global suele ser bastante deficiente a nivel local, entre otras cosas porque un píxel en un modelo de este tipo puede ser un grano demasiado grueso en regiones tan diversas y heterogéneas como la mediterránea. En concreto, en sólo 50 km en línea recta (el tamaño de píxel usado, por ejemplo, en Thuiller *et al.*, 2005), la parte sur de la provincia de Granada agrupa costa subtropical y alta montaña por encima de 3000 m de altitud (y, por supuesto, todos los hábitats intermedios), por lo que estimar los cambios como un único resultado para un píxel de esta resolución sería tremendamente inexacto. Pero, por lo mismo, tratar de extraer algo de generalidad con píxeles tan diversos, en una aproximación de abajo a arriba, es muy complicado y por lo general ofrece resultados equívocos (Walker *et al.*, 1999).

¿Qué solución se nos ofrece? En nuestra opinión, más que preferir una aproximación de arriba a abajo o de abajo a arriba, lo ideal sería combinar ambas, tratando de dotar a nuestros modelos predictivos de factores climáticos globales, reflejo de la dimensión del cambio, pero combinarlos con características o efectores locales, que puedan definirse con gran resolución, y analizar la interacción entre unos y otros. Esta aproximación es la que hemos seguido al tratar de analizar la incidencia de la procesionaria en los pinares andaluces (Hódar y Zamora, datos no publicados). A diferencia del ejemplo anteriormente citado en Sierra Nevada (Hódar y Zamora, 2004), con defoliación y características climáticas de escala local (200 km²), Andalucía es una región de 87.000 km², y los pinares analizados en este trabajo suponen 700.000 ha, lo que razonablemente obliga a una aproximación de arriba a abajo, contando con efectores climáticos de escala global. Pero también sabemos que factores locales como la especie de pino o la altitud a la que se encuentra el pinar pueden ser de gran importancia a la hora de determinar la defoliación que éste puede sufrir. En efecto, los ciclos de defoliación sufrida por los pinares andaluces muestra una clara relación con el clima a nivel global, en nuestro caso medido por el índice NAO invernal de Hurrell (véase por ejemplo, Hurrell, 1995; Stenseth y Mysterud, 2005), pero tanto la especie de pino como la altitud del pinar modulan la influencia de este efector, dando lugar a un ciclo que parece estar dirigido por interacciones bióticas más que por el clima. El pinar, por lo tanto, no es un mero sujeto paciente de los cambios globales que el clima le trae, sino que su situación y composición específica pueden en gran medida determinar el resultado de esta interacción ecológica con su principal herbívoro en el estadio adulto.

14.6. Consideraciones finales

Desde la perspectiva de la ecología de comunidades, las respuestas de los organismos al cambio global no son aditivas, sino que están sujetas a las alteraciones y efectos retroalimentados que se derivan de su dependencia en otras especies, ya que las especies que forman parte de los ecosistemas están conectadas por redes de interacciones tróficas, redes de relaciones parásito-hospedador, y redes de interacciones de polinización y dispersión de semillas para las plantas. La estructura de tales redes mutualistas pivota frecuentemente en una secuencia temporal de especies que interactúan en pares, para las cuales pueden resultar desastrosas las alteraciones fenológicas asociadas al cambio global.

Las interacciones entre especies pueden llevar a respuestas complejas en escenarios de cambio global, y a respuestas no-lineales en las comunidades que en la actualidad son muy poco conocidas. Por ejemplo, estas respuestas pueden incluir desplazamientos en las especies interactuantes que pueden tener múltiples influencias en los resultados de las interacciones, tales como reducciones de la producción de semillas debidos a fracaso de la polinización, o fuerte limitación del establecimiento debido a fracasos de la dispersión de semillas a causa de extinción de los principales frugívoros, o cambios en la presión de depredación o de pastoreo debidos a cambios en la estructura de la red trófica. En escenarios de cambio global, estas variaciones influirán de forma dramática en la persistencia de especies amenazadas o relictas, que dependen estrechamente de polinizadores y/o frugívoros para su regeneración exitosa; también tendrán efectos aplazados en las redes tróficas al afectar a la dispersión de contaminantes o patógenos.

Sin embargo, no se conoce el efecto que puede ocasionar en la comunidad la introducción en el sistema de una especie foránea o invasora. Si la especie foránea no restituye las conexiones que se han perdido, las especies beneficiadas por aquellas que han sido desplazadas pueden sufrir una reducción en su eficacia biológica. La desaparición de una especie no tiene necesariamente que afectar al funcionamiento del sistema mutualista o antagonico, ya que otras especies pueden compensar la función de la desaparecida bajo condiciones ambientales dadas. Estas especies las consideramos funcionalmente equivalentes. Cuanto mayor sea el número de especies funcionalmente equivalentes en una comunidad, mayor será la probabilidad de que alguna de estas especies sobreviva, manteniendo las propiedades del sistema. La capacidad que tengan estas especies raras para incrementar su abundancia en respuesta a una disminución de su especie dominante, homóloga funcional, permitirá el mantenimiento de la función del ecosistema bajo condiciones ambientales distintas (ver Walker *et al.*, 1999).

Agradecimientos

La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y los directores y personal técnico de los Espacios Protegidos de Sierra Nevada y Sierra de Baza nos dieron permisos y todo tipo de facilidades para desarrollar nuestras investigaciones. Nuestros trabajos han contado con financiación de los proyectos REN2002-04041-CO2-01/GLO (HETEROMED) y DINAMED (CGL2005-05830-CO3) a J.A.H. y R.Z. en la Universidad de Granada.

CAPÍTULO 15

Conservación de las interacciones insecto-planta y transferencia de conocimientos en la Amazonía

MARLÚCIA BONIFÁCIO MARTINS, ROBERTA DE MELO VALENTE, MÁRCIA MOTTA MAUÉS, FRANCISCO PLÁCIDO MAGALHÃES, SARITA DE FAVERI, ADRIANA COLOSSIO

15.1. Introducción

La importancia de la economía ambiental ha crecido en las últimas décadas, reflejando una preocupación mundial en relación a la pérdida de biodiversidad en la idea de que el hombre tiene una responsabilidad moral de cuidar la naturaleza (Tisdell, 2002). Todas las personas, donde quiera que vivan, dependen directa o indirectamente de los recursos naturales para su alimentación y salud. Se calcula que 57% de los 150 remedios más recetados en los Estados Unidos provienen de plantas, animales o microorganismos que provienen de Indonesia, Brasil y otros países, consiguiendo generar cerca de 30 mil millones de dólares por año solamente en los Estados Unidos. Brasil es uno de los pocos países del mundo que posee altos niveles de diversidad biológica, representada por los diferentes biomas y ecosistemas distribuidos a lo largo de su territorio (Vilela-Morales y Valois, 2000). Brasil posee no sólo cerca del 20% de toda la biodiversidad existente en el planeta (Barbosa, 2001) sino que la Amazonía brasilera contiene algunos de los ecosistemas más ricos en biodiversidad en el mundo. Sin embargo, las áreas requeridas para preservar los ecosistemas intactos y el valor de los recursos naturales que la Amazonía puede producir bajo usos alternativos de la tierra son sustanciales, lo que implica que la decisión de no convertir estas áreas impone importantes costos de oportunidades para una economía en desarrollo y, en particular, para poblaciones locales con altos índices de pobreza (Igliori, 2006).

Según Lindberg y Paula (2003), la Amazonía es una de las pocas regiones ecológicas del mundo donde el deterioro de la biodiversidad puede ser revertido. Dada la inmensa escala geográfica de la región amazónica conjuntamente con su heterogeneidad económica, social y ambiental, la dimensión espacial es crucial para el examen de alternativas en el uso de los recursos naturales y sus conexiones con patrones de desarrollo. La proximidad a mercados nacionales e internacionales, la infraestructura de transportes, la productividad, los retornos de escala, la distribución de la tierra y, las características ecológicas son algunas de las variables importantes que se presentan con configuraciones espaciales específicas (Furtado, 1987). La adopción de un proyecto sustentable para la Amazonía pasa por la adhesión de la sociedad local al concepto y las prácticas de la sustentabilidad y, al apoyo de las iniciativas de preservación de áreas destinadas a conservación (Unidades de Conservación, UC), tanto de uso directo como indirecto. Sin embargo esta adhesión depende del conocimiento del papel de las especies y sus interacciones en el mantenimiento de la selva, de sus productos y servicios. En este contexto son de fundamental importancia las acciones de transferencia. En general

personas legas pueden fácilmente reconocer la importancia de la preservación de grandes mamíferos y de las vistosas aves, ya que no sólo los propios animales sino también sus papeles biológicos (depredación, dispersión de semillas, polinización) son evidentes a simple vista. Sin embargo, en cuanto a los insectos esta percepción no es fácil, principalmente debido a su pequeño tamaño y por el hecho que las acciones más destacadas de sus interacciones son los aspectos negativos como grandes plagas agrícolas (hormigas cortadoras, saltamontes) destructores de grano (gorgojos), de madera almacenada y de muebles (termitas, brúquidos), tapetes y libros (escarabajos, termitas) y transmisores de enfermedades (mosquitos, vinchucas), que perjudican al hombre y a su economía. Sin embargo, cuando se trata del mantenimiento de la selva tropical amazónica, tanto en términos de sus funciones ecológicas, como de la preservación de sus recursos económicos, como la madera y otros productos de extracción, el papel de las interacciones biológicas entre insectos y plantas gana una importancia destacable.

Los insectos presentan una incomparable diversidad de especies y de interacciones con el ecosistema. Son descritas cerca de 1.200.000 especies de insectos, lo que corresponde a cerca del 58% de los seres vivos y 75% de todos los animales (Ruppert *et al.*, 2005). Para hacerse una idea de la contribución real de los insectos para la biodiversidad, se pueden comparar con los vertebrados, los que en su conjunto poseen cerca de 45.000 especies descritas, o sea, contribuyen con 2.6% de la diversidad de especies descritas. Esta diferencia puede ser incluso más acentuada si consideramos que la mayoría de las especies de vertebrados ya es conocida, con excepción de los peces de agua dulce, en cuanto se estima que, por lo menos 30% de las especies de insectos fitófagos son desconocidas, principalmente en la región Neotropical (Hammond, 1992). Los insectos dominan el ambiente terrestre, donde son encontrados en prácticamente todos los tipos de nichos ecológicos. Muchas especies viven en agua dulce ocupando varios nichos, durante toda la vida o en una fase de su desarrollo y pocas especies viven en el ambiente marino. Más allá de las especies que causan perjuicio o daño económico, existen aquellas que causan beneficio económico, como las polinizadoras de plantas cultivadas (abejas, avispas, polillas, mariposas, moscas, escarabajos, trips, entre otros), productoras de alimento (miel y otros productos industrializados) y de seda (gusano de la seda), y aquellas usadas en el control biológico (avispa y larvas de escarabajos). El hecho es que el beneficio económico producido por los insectos es bastante mayor que el perjuicio económico causado por ellos (Borror y DeLong, 1988). Por otro lado, si consideramos el beneficio ecológico de los insectos, estos son imprescindibles. Los insectos participan en procesos claves en el mantenimiento de los ecosistemas, como redes alimenticias, control natural de poblaciones, polinización de la mayoría de las plantas nativas, son indicadores de calidad ambiental, y principalmente, son los primeros agentes en participar de la descomposición y reciclaje de materiales (madera, heces, cadáveres) tornándolos disponibles al ecosistema y favoreciendo el enriquecimiento del suelo. En ausencia de los insectos el ecosistema terrestre colapsaría, muchas plantas no serían polinizadas, el suelo sería infértil, los cadáveres, heces, troncos y residuos se acumularían por doquier y la mayoría de los vertebrados involucrados en esta red alimenticia (de insectos y plantas) se extinguiría. Los registros fósiles sugieren que las interacciones insecto-planta estuvieron bien establecidas y diversificadas por lo menos 115-100 Ma en el sudeste de Laurasia (Santiago-Blay *et al.*, 2005). Desde la perspectiva de los insectos, las principales interacciones hoy observadas evolucionaron en relación a

la obtención de recursos alimenticios, abrigo, lugar de apareamiento y sustrato para el desarrollo de los inmaduros. Asimismo, para las plantas, los beneficios de la interacción fueron el transporte de polen y semillas, y la protección contra el ataque de otros organismos (Strong *et al.*, 1984). Aproximadamente el 50% de las especies de insectos posee algún tipo de interacción con plantas, de las cuales el 26% son estrictamente fitófagas, o sea, se alimentan solamente de los tejidos vivos de plantas (Strong *et al.*, 1984; Anderson, 1993). El estudio de las interacciones insecto-planta amplía los resultados sobre los grupos estudiados, y es indispensable para el conocimiento, comprensión, conservación y monitoreo de la biodiversidad.

15.2. Amenazas del impacto humano sobre las interacciones insecto-planta en ambientes tropicales

Innumerables trabajos reconocen la gran importancia de los insectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas, a través del mantenimiento de diversos procesos ecológicos (Klein, 1989; Powell y Powell, 1987; Burkey, 1993; Aizen y Feinsinger, 1994a; Andresen, 2003; Cordeiro y Howe, 2003). Esta importancia va desde la participación de los insectos en la polinización, como abejas y escarabajos, en la depredación de semillas, en la dispersión secundaria de semillas por escarabajos escarabeidos, en la herbivoría foliar y en la descomposición de materia orgánica. En selvas tropicales el papel de los insectos no es menos importante. Se estima, por ejemplo, que el 85% de las especies de insectos herbívoros posee algún nivel de especificidad con su planta hospedera (Barone, 1998). En algunos casos, la especificidad es tan estrecha que la extinción local de un polinizador puede acarrear pérdida en la producción de semillas vía fertilización cruzada, y en casos más extremos disminuir la variabilidad genética de una población dada. Sin embargo, aunque es ampliamente reconocida la importancia de los insectos como mediadores de procesos ecológicos, poco se ha investigado en esta área en la Amazonía. Esta falta de conocimiento se torna aún más grave cuando nos encontramos con una creciente destrucción de la selva a través de la deforestación.

Cambios en el paisaje de las selvas tropicales ocurren en paralelo con la ocupación humana, principalmente debido a la transformación de los ecosistemas naturales a áreas de cultivo (Ramankutty y Foley, 1998). En los últimos 30 años la Amazonía perdió aproximadamente el 16% de su cobertura forestal (Lentini *et al.*, 2005). Sin embargo, esta pérdida no se dio de forma homogénea. Mientras estados como el Amapá poseen apenas un 5% de su territorio deforestado, áreas como el este del Pará llegan a un 18% de devastación, con las áreas de selvas nativas reducidas a pequeños fragmentos remanentes. La fragmentación del hábitat en la Amazonía es el resultado de diversos factores, casi siempre producto de presión humana, tal como el avance de la frontera agrícola, la explotación de madera, la abertura de caminos y los incendios forestales (Nepstad *et al.*, 1999, 2002). Otro factor de gran importancia, principalmente en el este del Pará y Maranhão, es la presión por carbón vegetal, demandado por las fábricas siderúrgicas de la región.

En la Amazonía, la deforestación ha reducido extensas áreas de selva a fragmentos de diferentes formas y tamaños y aislados por una matriz no forestada. Estos cambios en el paisaje promueven alteraciones microclimáticas en los remanentes, tales como el aumento de la incidencia de luz, disminución de la humedad del aire, y aumento de

la temperatura, principalmente en los bordes (Lovejoy *et al.*, 1986; Kapos, 1989; Camargo y Kapos, 1995). Por otro lado, estos cambios pueden afectar los componentes bióticos de un ecosistema y sus efectos pueden ser percibidos en todos los niveles de organización, desde cambios genéticos en el nivel poblacional (Young *et al.*, 1996) hasta modificaciones de procesos biológicos importantes en el mantenimiento del ecosistema (Didham *et al.*, 1996). La mayoría de los cambios percibidos en el componente biótico son causados, principalmente, por la interacción del ambiente físico con las plantas y animales. Estos cambios pueden ser directos o indirectos. Los efectos directos son aquellos que se relacionan principalmente a cambios en la abundancia y riqueza de especies (Klein, 1989; Stouffer y Bierregaard, 1995; Carvalho y Vasconcelos, 1999). Los efectos indirectos son aquellos percibidos sobre las interacciones entre las especies como consecuencia de los cambios sobre la abundancia y riqueza de especies asociado a cambios microclimáticos locales (Murcia, 1995).

Efectos sobre la herbivoría

La herbivoría desempeña un papel importante en la regeneración y estructuración de las comunidades vegetales (Janzen, 1970; Connell, 1978). En selvas tropicales, al contrario de lo que ocurre en los bosques templados, las plantas presentan altas tasas de herbivoría (Coley y Barone, 1996). En un estudio realizado en Panamá, se verificó que estos valores pueden oscilar entre un 11% y 48% de daño anualmente entre plantas tolerantes a la sombra y plantas pioneras o de ambientes alterados, respectivamente (Coley y Barone, 1996). Esta alta presión de herbivoría puede determinar la alta diversidad de defensas mecánicas, químicas y biológicas, que normalmente presentan las especies tropicales (Coley y Barone, 1996; Barone y Coley, 2002). Como consecuencia de esto, es esperable que diferentes y variadas estrategias de defensa generen una relación de especificidad entre herbívoros y sus plantas hospederas (Coley, 1998). Un ejemplo de esto fue verificado en un estudio en Panamá que determinó que el 85% de los herbívoros evaluados en cuanto a la amplitud de su dieta, presentaron algún nivel de especificidad con su planta hospedera (Barone, 1998). Esta información es preocupante si pensamos que poco se conoce sobre las relaciones entre insectos herbívoros en la Amazonía, y que altas tasas de deforestación en función de cambios en el uso de la tierra, amenazan la integridad de estas selvas. Esto significa que muchas interacciones planta-herbívoro están siendo afectadas incluso antes que se conozcan. En función de esto, el acceso al conocimiento sobre las interacciones planta-herbívoro es de primera prioridad. Esta urgencia es evidente ante los resultados de los pocos estudios realizados en ambientes tropicales que indican que la fragmentación y la reducción del área forestada afectan la cantidad de herbivoría sufrida por las plantas, es decir, especies vegetales en pequeños fragmentos sufren menos herbivoría que especies en fragmentos mayores (Zenteno, 2001; Arnold y Asquith, 2002; Fáveri, 2004). Pero, ¿por qué sucede esto? Entre todas las posibilidades, dos cuestiones resumen el motivo de este cambio en los niveles de herbivoría de las plantas en ambientes fragmentados. La primera es que la deforestación y la fragmentación afectan directamente el recurso a los herbívoros, modificando la calidad nutricional y características defensivas de las hojas. Esta posibilidad es factible dado que una modificación en el microclima surgida con la fragmentación puede interferir y modificar características foliares, como dureza, disponibilidad de agua, y

síntesis de compuestos secundarios (Murcia, 1995). Sin embargo, en los trabajos ya realizados, estos cambios no fueron detectados y, por tanto por lo menos hasta ahora podemos descartar la idea de que los cambios en los niveles de herbivoría de las plantas se deban a cambios en el recurso (Zenteno, 2001; Fáveri, 2004). La segunda posibilidad es que la fragmentación altere la comunidad de enemigos naturales, disminuyendo su abundancia y liberando los herbívoros de la presión de depredación y/o parasitismo. Aunque la importancia de este nivel trófico sobre la actividad de los herbívoros y sobre la herbivoría ya ha sido demostrada en ambientes tropicales (Van Bael *et al.*, 2003), se han efectuado pocos estudios que relacionen los efectos de los depredadores en ambientes fragmentados y su relación con los niveles de herbivoría (Fáveri, 2004; Ruiz, datos no publicados). Desafortunadamente los resultados obtenidos no son suficientes para afirmar que los cambios en los niveles de herbivoría en ambientes fragmentados sean consecuencia de la actividad de depredadores sobre las poblaciones de herbívoros. Todo indica que son los mismos herbívoros los más perjudicados por los cambios microclimáticos y en el paisaje a partir de la fragmentación (Zabel y Tschardt, 1998; Shahabuddin y Terborgh, 1999; Zenteno, 2001; Barbosa *et al.*, 2005). La mayoría de estos estudios revela que los herbívoros con alto grado de especificidad en su dieta alimenticia son los más afectados por la disminución del área y por el aislamiento de los fragmentos.

Efectos sobre la interacción entre insectos y flores

La fragmentación del hábitat reduce áreas continuas de bosque a pequeños parches aislados, y puede disminuir el número efectivo de árboles de una población (Cascante *et al.*, 2002). La pérdida y fragmentación del hábitat del bosque resultan en pérdida de biodiversidad, aislamiento de poblaciones y cambios en los patrones de migración y dispersión de las especies (Laurance *et al.*, 2002), afectando la reproducción de los árboles nativos, debido a la reducción del número efectivo de donantes de polen y a la reducción en la cantidad de polen compatible depositado en los estigmas de las flores (Quesada *et al.*, 2003). Esto puede llevar a una reducción en la tasa de fructificación y a deriva génica (Bawa, 1990a; Hamrick y Murawsky, 1990; Cascante *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003). Estos procesos pueden incluso conducir a cambios en la composición de las especies de polinizadores (Dick, 2001; Harris y Johnson, 2004), a una disminución en la población de agentes polinizadores (Aizen y Feisinger, 1994b; Cascante *et al.*, 2002), y a un aumento de la tasa de autofecundación y a una disminución en el número de visitantes florales y polinizadores (Aizen y Feisinger, 1984; Cascante *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2003). En contraste a los efectos antes descritos, estudios realizados con *Dinizia excelsa* (Leguminosae) en la Amazonía Central (Dick, 2001) y *Swietenia humilis* (Meliaceae) en Costa Rica (Boshier, 2004), mostraron que la fragmentación no restringió el flujo de polen entre árboles aislados en sistemas agropastoriles, incluso entre individuos distantes 4.5 km unos de otros. En *D. excelsa* hubo sustitución de los polinizadores efectivos en áreas de selva continua, abejas sin aguijón (Apidae, Meliponini), por la abeja exótica *Apis mellifera* (Apidae, Apini), que fue el principal polinizador de los árboles aislados. En *S. humilis*, marcadores moleculares evidenciaron el flujo de polen, entre fragmentos lejanos, mostrando que la fragmentación no representa una barrera para la reproducción de los árboles remanentes, sino más bien

aumentó los niveles de flujo de polen a larga distancia (Boshier, 2004). Estas diferentes respuestas a la fragmentación son consecuencia del comportamiento de los agentes polinizadores, en función de los diferentes radios de dispersión de polen, de acuerdo con el alcance del vuelo.

Los procesos reproductivos de las especies arbóreas de la Amazonía brasilera pueden variar bastante, dependiendo de la presencia de sistemas de incompatibilidad, a la co-ocurrencia temporal de los eventos fenológicos a nivel de poblaciones, a la diversidad de agentes de polinización y las estrategias de atracción de los polinizadores (Hopkins, 1984, 1998; Mori y Boeke, 1987; Bittrich y Amaral, 1996; Prance y Mori, 1998; Gribel *et al.*, 1999; Gribel y Gibbs, 2002; Maués, 2001; Maués *et al.*, 2004; Quesada *et al.*, 2003). El radio de dispersión de polen y semillas en las poblaciones arbóreas varía en función del agente polinizador o dispersor. Por ejemplo, abejas de la familia Euglossinae pueden recorrer hasta 23 km en vuelo orientado (Janzen, 1971b). Por otro lado, abejas nativas de pequeño tamaño, como los meliponinos, tienen un radio de acción mucho menor, siendo de 1.5 y 1.2 km para las especies *Cephalotrigona capitata* y *Melipona panamica*, respectivamente (Roubik y Aluja, 1983). Lo mismo puede decirse sobre la dispersión de las semillas, que puede ocurrir en grandes distancias cuando son transportadas por aves, murciélagos o por el agua, o ser bastante limitada, cuando el agente es la gravedad o el viento (Van der Pijl, 1982). Así, el alcance del vuelo determina la distancia de flujo del polen, pudiendo ser un factor limitante al éxito reproductivo de especies arbóreas en áreas fragmentadas. La estructura floral también es un factor limitante, ya que condiciona a los polinizadores legítimos a ser compatibles con el tamaño y disposición de los elementos florales. La coloración, el horario de apertura, los recursos ofrecidos (cantidad y calidad) y la morfología floral, son parámetros que resultan en los síndromes de polinización, un conjunto de características que deben funcionar en perfecta armonía y sincronismo para alcanzar el éxito reproductivo (Proctor *et al.*, 1996). La ruptura de un eslabón en esta compleja cadena podría afectar la reproducción de una determinada especie, con efectos negativos en el mantenimiento de la estructura de las poblaciones de la selva.

La perturbación antrópica tiene variados efectos sobre la reproducción de las especies arbóreas. La explotación maderera reduce la densidad de árboles y aumenta la distancia entre los individuos remanentes. Si la movilidad de los vectores de polinización no garantiza adecuadamente el flujo de polen entre los individuos, el número de árboles donantes de polen se verá reducido sustancialmente, es decir, cuanto menor la densidad de individuos en floración en una población, menor es el flujo efectivo de polen entre individuos (Murawski y Hamrick, 1991). De este modo, el reclutamiento en selvas fragmentadas puede ser producto de un pequeño número de árboles parentales reproductivos (Aldrich y Hamrick, 1998).

Un estudio realizado en un área sometida a explotación maderera de impacto reducido (EIR) en la Floresta Nacional do Tapajós, al oeste del Estado do Pará, mostró que la EIR afectó la tasa de fertilización del polen proveniente de la polinización natural de *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae, Papilionoidae), y *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae). Estas especies arbóreas son alógamas melitófilas, es decir, árboles con polinización cruzada efectuada por abejas. Luego de un EIR, se observó un importante cambio en la composición y frecuencia de los grupos de polinizadores, sustituyéndose especies clave de polinizadores especializa-

dos por especies más generalistas. Este cambio afectó la eficiencia de la polinización, originando alteraciones en la cantidad de polen depositado en la superficie del estigma de las flores, en último término originando una diferencia significativa en la fertilización de las flores (Maués, 2006).

En las selvas tropicales, los síndromes zoofílicos predominan en la dispersión de polen y semillas, con fuertes evidencias de casos de coevolución entre árboles y polinizadores o dispersores (Bawa, 1990; Degen y Roubik, 2004), representando una elevada especialización que puede ser extremadamente sensible a perturbaciones externas. El mantenimiento de la diversidad genética y de los procesos asociados en poblaciones de árboles en selvas manejadas generan importantes debates que buscan definir y medir la sustentabilidad del manejo forestal en las selvas tropicales a través de criterios e indicadores (Kanashiro *et al.*, 2002). Por lo tanto, para realizar el manejo forestal encaminado a la sustentabilidad, es fundamental tener en consideración la información relativa a la biología reproductiva para garantizar la reproducción y mantenimiento de la diversidad genética de las especies en esas áreas manejadas. Además, una estrategia adecuada de manejo debería también tener en cuenta la forma en que las poblaciones de polinizadores se verían influenciadas por las modificaciones en la frecuencia y composición de las especies forestales, teniendo en cuenta que en las selvas tropicales existen grupos de especies que comparten los mismos vectores de polinización (Bawa, 1990). Con esta motivación se están desarrollando proyectos en la Amazonía que tratan de dilucidar los procesos de polinización natural y las consecuencias que la explotación de impacto reducido (EIR) puede representar en el mantenimiento de esos procesos, con el fin de mejorar las prácticas actuales del manejo forestal sustentable. Para esto, se han efectuado prácticas de transferencia de información para empresas forestales y madereras de forma de introducir técnicas de manejo que minimicen los impactos de las intervenciones en las selvas y así garantizar la preservación de las interacciones entre plantas y polinizadores.

15.3. Ejemplos de acciones de investigación-transferencia

Los ejemplos seleccionados a continuación están enfocados a la comprensión de mecanismos básicos sobre las interacciones insecto-planta tanto en lo que se refiere a herbivoría como a polinización. La transferencia de conocimiento de la biodiversidad a las comunidades locales es imprescindible para el éxito de la conservación y monitoreo de la biodiversidad. Las personas interactúan con los demás organismos, con el ecosistema y también forman parte de la diversidad biológica. Es preciso entonces, establecer una relación de confianza con los habitantes locales, utilizar un lenguaje simple y presentar resultados e información relevantes a aquellas comunidades, lo que es muy diferente de imponer el conocimiento y reglas a las comunidades. La comprensión de estos conocimientos por las poblaciones locales, potencian la valoración y conservación de las especies y sus interacciones con el ecosistema. Este es un elemento clave del desarrollo sustentable. Aunque este tipo de acciones de investigación son todavía incipientes no sólo en la Amazonía sino en todo el mundo, apunta a un nuevo desafío en la producción de conocimiento, uno que tenga un vínculo efectivo con la sociedad.

Interacciones entre escarabajos (Coleoptera) y palmeras (Arecaceae)

Los escarabajos son clasificados en el orden Coleoptera de los insectos. Posee cerca de 350.000 especies descritas, representando alrededor del 30% de todos los animales y 40% de todos los insectos (Lawrence y Britton; 1994; Costa, 1999). Aproximadamente el 33% de las especies son estrictamente fitófagas (Strong *et al.*, 1984). En el Brasil hay registradas cerca de 30.000 especies de escarabajos (Costa, 1999). Los escarabajos, como los demás insectos, son esenciales a los ecosistemas terrestres y de agua dulce, especialmente en el reciclaje de nutrientes y la polinización.

Las interacciones entre escarabajos y palmeras son extremadamente variadas y pueden ocurrir, al mismo tiempo, en diversas partes de un individuo de palma y con más de una especie de escarabajo. Las interacciones pueden ser benéficas para ambos organismos (e.g., escarabajos que se alimentan de polen y también son agentes polinizadores), o perjudiciales para la palmera (e.g., larvas y adultos que son brocas del estipe, raíces, flores y frutos), o aún los escarabajos pueden ser apenas visitantes que se alimentan de hojas y flores sin perjudicar la palma. Las especies de escarabajos más comunes en palmeras son de las familias Curculionidae, Nitidulidae, Chrysomelidae, Cerambycidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Silvanidae, Colydiidae. Como las palmas son sustrato tanto para los insectos adultos como para los inmaduros, ellas atraen innumerables especies de escarabajos depredadores, especialmente de las familias Carabidae, Staphylinidae y Cleridae.

Las palmeras poseen aproximadamente 200 géneros y 1.500 especies descritas. Se estima que en toda la Amazonía habitan 190 especies y variedades, distribuidas en 34 géneros, siendo ocho géneros (24%) y 140 especies (74%) endémicos de la región (Henderson *et al.*, 1995; Uhl y Dransfield, 1987). Las palmas (Arecaceae) representan uno de los grupos botánicos más utilizados por el hombre. En particular para las comunidades amazónicas ribereñas, las palmeras hacen parte de la vida cotidiana, siendo usadas en la alimentación (frutos y palmitos), habitación, medicina casera y fabricación de artesanías y utensilios domésticos (juguetes, cestos, tamices, hamacas, abanicos, aparatos de pesca y otros). Las larvas brocas de frutos y del estipe son productos indirectos de palmeras usadas como alimento o en la medicina casera. El açai, palmito, bacaba, coco y el producto artesanal a partir de las talas son los principales productos extraídos de palmas comercializados en las ciudades. Otros productos son comercializados a escala industrial, como por ejemplo, el aceite de palma, babaçu y buriti, leche de coco, coco rallado, cáscara de coco para tapizado de automóviles, açai en polvo, en mermelada (jalea) y la pulpa, palmito de açai en conserva y dulce de buriti. Los productos obtenidos de palmas mueven una buena fracción económica en las pequeñas y grandes ciudades (Wallace, 1853; Calzavara, 1972; Balick, 1979; Aguiar *et al.*, 1980; Clement y Mora-Urpí, 1987; Balick y Beck, 1990; Rival, 1993; Jardim y Stewart, 1994). Las palmas también son extremadamente importantes como alimento y sustrato de reproducción para varias especies de animales invertebrados y vertebrados, y muchas de estas especies dependen de las palmas para sobrevivir.

Interacciones entre escarabajos gorgojos (Curculionidae) y palmeras

Los escarabajos gorgojos (Curculionidae) representan a la familia más diversa del Reino Animal con casi 60.000 especies descritas (Wibmer y O'Brien, 1986; Marvaldi y Lan-

teri, 2005), siendo cerca del 90% estrictamente fitófagas. En el Brasil hay registradas poco más de 9.000 especies de Curculionidae (excluyéndose Scolytinae y Platypodiinae, Vanin, 1999). Los registros sugieren que la interacción entre gorgojos y palmas (Arecaceae) debe haber surgido hace 40 Ma de años (Henderson, 1986; Anderson y Gómez, 1997). Las interacciones pueden ser con estructuras vegetativas (hojas, estipe, raíces) o reproductivas (flor y fruto), e incluyen principalmente especies de las subfamilias Molytinae, Baridinae, Rhynchophorinae, Eirrhinae (Derelomini) y Petalochilinae. Anderson (1993) define el hábito alimenticio de los curculiónidos en tres clases: monófago, oligófago o polífago de acuerdo a si la especie de gorgojo se alimenta en una, dos o más, o varias especies de plantas, respectivamente. Las especies asociadas a las flores de palmas generalmente son monófagas. Por otro lado, los registros muestran que una única especie de palma puede hospedar de cuatro a 18 especies de gorgojos en sus flores (Valente, 2000; Valente y Vanin, 2002). Muchas especies de gorgojos son agentes polinizadores de palmas (Gentry *et al.*, 1986; Gottsberger, 1988; Silberbauer-Gottsberger, 1990; Prada *et al.*, 1998; Henderson *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2003; Franz y Valente, 2005). La asociación de la familia Curculionidae con flores de palmas muestra una relación de dependencia del gorgojo. Los inmaduros y adultos de Curculionidae tienen asociaciones especialistas, dependen de la planta, y en por lo menos una fase del desarrollo pueden interferir en el valor económico de los productos utilizados por poblaciones humanas.

En algunas especies de gorgojos, los estadios adultos e inmaduros utilizan recursos de especies diferentes de plantas. Barbosa y Valente (2003) verificaron que el ciclo biológico del gorgojo *Mauritinus seferi* Bondar 1960 acompaña las fases fenológicas del fruto de la palma buritizeiro (*Mauritia flexuosa* L.). Las larvas del último estadio dañan el mesocarpo (pulpa) del fruto, tornándose los frutos inapropiados para el consumo humano. Superpoblaciones de larvas de *M. seferi* podrían comprometer la producción de pulpa de buriti, la cual es consumida por poblaciones locales y usada en la industria de alimentos y cosméticos. Es interesante notar que los adultos de *M. seferi* no han sido recolectados en el ambiente natural. De hecho, colectas en flores de 17 especies de palmas de Caxiuanã, incluso del buritizeiro, no han registrado ningún individuo, lo cual sugiere que los adultos de esta especie pueden asociarse a una planta de otro grupo botánico. Otras colectas en inflorescencias de especies de palmas en los estados de Pará y Amazonas no han registrado a *M. seferi* (R.M.Valente, observación personal), lo cual indica que la conservación de la especie de gorgojo requiere la conservación de la interacción de la larva y del adulto con sus respectivas plantas asociadas. Por el contrario, en otras especies de gorgojos, los adultos e inmaduros utilizan recursos diferentes (i.e., inflorescencia/espata floral) de la misma especie de palma. Por ejemplo, las especies del género *Microstrates* Lacordaire 1866 (Baridinae) y la mayoría de las especies de la tribu Derelomini (Eirrhinae) tienen interacción con inflorescencias de palmas, y pueden ser monófagas u oligófagas (Valente, 1997; Franz y Valente, 2005). En estas especies todo el ciclo de vida ocurre en la palma y, a diferencia del caso anterior, su presencia no perjudica la floración o fructificación de la planta hospedera, pudiendo incluso contribuir en el proceso de polinización.

Las interacciones entre gorgojos e inflorescencias de palma no son casuales sino que son el resultado de procesos históricos compartidos por los gorgojos y palmeras que llevaron a especiación y mantenimiento de las interacciones. Según las hipótesis filoge-

néticas obtenidas por Valente (1997) y por Franz y Valente (2005), sobre la evolución de las especies estudiadas de Curculionidae con los géneros asociados de palmas, ocurren interacciones plesiomórficas (ancestral del grupo de Curculionidae asociado a un determinado género de palma), interacciones apomórficas (especies hermanas asociadas única y exclusivamente a un género de palma) y eventos de colonización (especies no relacionadas filogenéticamente se encuentran asociadas a un mismo género de palma). Es así como la diversidad de asociaciones con distinta dependencia histórica sugiere que la conservación de las especies de gorgojos es dependiente de la conservación de las especies de palmas asociadas y viceversa.

Para la planificación de acciones sobre el uso y conservación de palmas, de gorgojos y de sus interacciones, y finalmente, transferencia del conocimiento a las comunidades locales, fue necesario el muestreo de palmas y de gorgojos asociados a sus flores. En el inventario de palmas se registraron más de 11 especies en el área de estudio, posibilitando el conocimiento de las especies estudiadas a través de claves de identificación, ilustraciones, y mapas de distribución y abundancia (Valente y Almeida, 2001, 2002). El muestreo de las especies de gorgojos en flores de palmas fue pionero en la Amazonía brasilera, y desde luego es una base para el desarrollo de nuevos estudios en la región. Valente (2000) obtuvo una alta riqueza de especies de curculiónidos (112) asociadas a las flores de palmas y señaló la necesidad de estudios de sistemática (descripción de especies, revisiones taxonómicas y construcción de claves de identificación) en el grupo. El estudio también concluyó que las interacciones entre gorgojos y palmas son específicas, y la conservación de las especies de Curculionidae, y de muchas especies de palmas polinizadas por gorgojos, dependen de la conservación de las interacciones entre el gorgojo y la palma. Con el material recopilado, Valente y Vanin (2002) hicieron un análisis de la riqueza y diversidad de especies de gorgojos colectadas en *Attalea maripa* (Aubl.) Mart., proporcionando datos para futuras comparaciones entre la fauna de gorgojos de esta palma en diferentes áreas o regiones, a través de pruebas de similitud (diversidad beta) y cálculo de la diversidad gama (regional).

Uso de la larva de Bruchidae para producción de “aceite de bicho”

Las poblaciones tradicionales no sólo conviven con la biodiversidad, además nombran y clasifican las especies vivas según sus propias categorías y nombres. Una de las particularidades, es que esta naturaleza no es vista por las comunidades como salvaje en su totalidad. Otra diferencia es que esta diversidad de vida no se entiende como “recurso natural”, sino como un conjunto de seres vivos que poseen un valor de uso y un valor simbólico. En este contexto, podemos citar el aceite de bicho, que es un producto del cerrado amazónico, extraído a partir de una larva de insecto perteneciente al orden Coleoptera, familia Bruchidae: *Speciomerus ruficornis* (Germar, 1818) cuyo insecto, se desarrolla en el interior de la semilla de Tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) que frecuentemente son colectadas por la población extractiva de Soure (Isla do Marajó), sirviendo de alimento, remedio y muchas veces la única fuente de renta para algunas familias (Figura 15.1A). Un estudio desarrollado con una comunidad de Soure evaluó los usos del producto por la población al mismo tiempo que se realizó la transferencia de conocimiento sobre la importancia de las interacciones biológicas entre el insecto y la palma, pretendiendo implementar técnicas de manejo para garantizar la viabilidad económica

de la explotación tanto de la palma como del aceite extraído del escarabajo. En este estudio todos los residentes de dos comunidades de la ciudad de Soure (Isla do Marajó) fueron entrevistados para conocerse el modo de colecta, la técnica de extracción de aceite de bicho y los modos de uso (Figura 15.1B). Los resultados de las investigaciones fueron presentados en reuniones con las comunidades, y estrategias de uso y manejo han sido elaboradas conjuntamente. La identificación de los beneficios que el aceite de bicho proporciona a las comunidades que lo utilizan también contribuyó con nuevas informaciones para el incentivo de investigaciones científicas. Los resultados de la investigación al ser presentados a la comunidad resaltaron la valoración y conservación de los recursos naturales, como estrategias muy importantes para el mantenimiento de los campos cerrados de Soure en la Isla do Marajó.

Interacciones entre abejas y flores y la producción de miel

Las relaciones entre visitantes florales y angiospermas están basadas en un intercambio de recompensas, donde el polen y el néctar son los principales recursos ofrecidos por las flores. De estos, el polen es el alimento esencial a la vida de las abejas por ser la única fuente de proteína para las larvas y obreras jóvenes, proporcionando además lípidos, vitaminas y sales minerales. Las abejas se destacan entre los principales grupos de polinizadores por constituir el mayor componente de biomasa de insectos que se alimenta de polen y néctar en muchas áreas tropicales (Johnson y Hubbell, 1974). Las fuentes preferenciales de las abejas son conocidas por medio de observaciones de las obreras forrajeando en las flores o por la identificación de los granos de polen presentes en la miel, en las pelotas de polen y en el própolis. Es así como por medio de la identificación del polen recolectado por las abejas, podemos saber cuáles son las fuentes alimenticias preferenciales de las diversas especies de abejas, además de las fuentes alternativas y casuales. Este método es bastante eficaz porque muestra todo el radio de acción de las abejas, lo que por la observación directa no siempre es posible, como es el caso de los árboles altos y plantas con floraciones cortas o muy distantes de las colmenas (Imperatriz-Fonseca y Kleinert-Giovannini 1993).



Figura 15.1. (A) Recolección de larvas de *Specioemerus ruficornis*. (B) Larva de *Specioemerus ruficornis* Germar. (C) Etapas de extracción del aceite de bicho.

La región Amazónica posee una alta diversidad de plantas apícolas en sus diversos ecosistemas (Carreira y Jardim, 1994). La crianza racional de abejas *Apis mellifera* (abejas africanizadas) y Meliponinae (abejas sin aguijón), es una actividad que tiene como premisa la conservación del ambiente para obtener mejor producción (ver también Aizen y Chacoff, este volumen). La comercialización de estos productos posibilita la mejoría de las condiciones socioeconómicas de los pequeños agricultores familiares, aumenta la producción y la productividad de los cultivos agrícolas y disminuye la presión antrópica sobre el bosque primario, la capoeira y el manglar. Diversos estudios han sido realizados en la Amazonía en cuanto a la identificación de las fuentes alimenticias para las abejas (e.g., Absy y Kerr, 1977; Absy *et al.*, 1980; Absy *et al.*, 1984; Santos, 1991; Marques-Souza, 1996, 1999; Marques-Souza *et al.*, 1995, 1996, 2002; Absy *et al.*, 1996).

En el estado del Pará algunos estudios fueron realizados en área de bosque secundario a partir de los granos de polen presentes en muestras de miel y de las cargas de polen de abejas *Apis mellifera*, revelando que este ambiente puede contribuir con la producción de miel y polen (Carreira y Jardim, 1994; Oliveira, 1997; Yoshida, 2003) y otros están siendo conducidos actualmente en áreas de manglar. Actividades de investigación y extensión han sido desarrolladas en los Municipios de Igarapé Açu y Bragança, ambos en la región nordeste del estado del Pará, involucrando a pequeños agricultores. Estas actividades involucran la identificación de las plantas visitadas por las especies de abeja y evaluaciones conjuntas entre investigadores y productores de la calidad y nivel de productividad de la miel en ambientes de bosque secundario y manglares.

15.4. Consideraciones finales

El conocimiento sobre las interacciones insecto-planta en la Amazonía es extremadamente escaso y ha sido objeto de estudio de pocos investigadores. Sin embargo el potencial de esta área en términos de ampliación de la comprensión de los mecanismos generadores de diversidad como la posibilidad de desarrollo de acciones prácticas en la dirección de la conservación de los insectos y sus plantas con el establecimiento de prácticas económicas ecológicamente sostenibles, nos trae la esperanza del rápido crecimiento de este campo de estudio y del incremento del apoyo y atención por parte de las autoridades competentes a los estudios de interacciones biológicas en el contexto de la investigación en biodiversidad.

Para muchos observadores, la pérdida de biodiversidad está directamente relacionada con la expansión y desarrollo de la sociedad (población y economía). Otros, sin embargo, poseen una perspectiva opuesta y concluyen que la degradación de la biodiversidad es una consecuencia de la ausencia o insuficiencia de desarrollo de las sociedades. Las soluciones propuestas para estas dos perspectivas son asimismo distintas. Para los primeros, las sociedades deben interrumpir el ritmo de expansión actual con el objetivo de reducir la pérdida de biodiversidad. Los últimos predicen que sólo la promoción de un amplio proceso de desarrollo puede tener éxito en reducir la presión sobre la biodiversidad a escala global. A pesar de existir muchas posibilidades que determinan las diferencias entre estas dos perspectivas, todas resultan en la disminución de la biodiversidad y en ambos casos las soluciones propuestas pueden ser pertinentes. Corresponde, por lo tanto a la propia sociedad, la opción de interrumpir el ritmo de expansión actual y/o promover procesos de desarrollo que reduzcan el declive de la

biodiversidad y el consiguiente mantenimiento de calidad de vida en el planeta. Pero, ¿cómo tales directrices pueden ser tomadas cuando la mayor parte de la sociedad desconoce los procesos de mantenimiento de la biodiversidad y la relación de estos con los demás procesos mantenedores de su calidad? En este aspecto, por lo tanto, contribuye no sólo la intensificación de investigación en biodiversidad, en todos sus aspectos, sino también acciones simultáneas de transferencia de informaciones, con la participación directa de las comunidades locales y los encargados de tomar decisiones en el proceso de producción y difusión del conocimiento generado.

Un bien o servicio ambiental cualquiera tiene gran importancia en el soporte de las funciones que garanticen la supervivencia de las especies. Esa importancia se traduce en valores morales, éticos o económicos. El valor económico de un recurso ambiental comprende la suma de los valores de uso y del valor de la existencia de este recurso. Valores de uso comprenden la suma de los valores de uso directo (consumo directo del recurso), uso indirecto (derivados de las funciones ecológicas) y valores de opción que se relacionan a la cantidad que los individuos estarían dispuestos a pagar para mantener el recurso ambiental para el futuro. En los últimos siglos, el modelo de desarrollo en el Brasil ha evolucionado de la simple extracción y agricultura de subsistencia hacia una explotación agroindustrial intensa, con aplicación de tecnologías modernas y en muchos casos, con ocupación y utilización desordenada de los recursos del ambiente, lo que pone en riesgo su rica biodiversidad. De esa forma, la complejidad de las realidades amazónicas requiere ser enfatizada para que se mantengan los esfuerzos por aumentar el conocimiento y la comprensión de los procesos de producción y mantenimiento de su diversidad así como la proposición de alternativas a la deforestación en el desarrollo regional.

CAPÍTULO 16

Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico: el caso del mutualismo de polinización

MARCELO A. AIZEN Y NATACHA P. CHACOFF

16.1. Introducción

Las distintas relaciones mutualistas y antagonistas que se establecen entre los organismos proveen beneficios directos e indirectos relevantes para la supervivencia humana. De todas las interacciones planta-animal, el mutualismo de polinización es considerado un servicio ecosistémico comparable a la preservación de las cuencas hídricas o la integridad de los suelos provista por la vegetación (Kremen, 2005; Kremen *et al.*, 2007). Este tipo de interacción, que involucra la transferencia de polen entre flores de una misma o distintas plantas por un agente biótico, no sólo asegura la reproducción sexual en la mayoría de las angiospermas sino también, en forma indirecta, la sustentabilidad productiva y el mantenimiento de la biodiversidad de la mayoría de los ecosistemas terrestres. Este mutualismo tiene asociado un beneficio económico directo (Constanza *et al.*, 1997; Balvanera *et al.*, 2005; Losey y Vaughan, 2006; Olschewski *et al.*, 2007). Se estima que cerca del 35% de la producción global de alimentos está constituida por cultivos cuya reproducción depende parcial o totalmente de polinizadores (Mc Gregor, 1976). También, muchas plantas silvestres polinizadas por animales representan fuentes alimenticias y medicinales importantes para distintas comunidades humanas (e.g., Ladio y Lozada, 2000; Ogle *et al.*, 2003).

A pesar de la gran diversidad de polinizadores, principalmente invertebrados y algunos vertebrados, el manejo de la polinización de la mayoría de los cultivos dependientes de estos mutualistas involucra casi exclusivamente a una sola especie de abeja melífera (*Apis mellifera*). Aunque en la actualidad también se crían algunas especies de abejorros y otras abejas a escala industrial, su uso habitualmente está confinado a la polinización de cultivos intensivos y altamente tecnificados (e.g., Heard y Dollin, 2000; Slaa *et al.*, 2006). La declinación global en el número de enjambres domésticos de *A. mellifera*, atribuible a diversas enfermedades, al uso de pesticidas (Kevan, 1975; Watanabe, 1994; Stokstad, 2007) y al proceso de africanización en los trópicos y subtrópicos americanos (Winston 1992), ha puesto en evidencia la vulnerabilidad de muchos de nuestros sistemas productivos (Kearns *et al.*, 1998; Kevan y Viana, 2003). Esta dependencia por una única especie de polinizador también involucra, en muchos casos, pérdidas económicas potencialmente importantes ya que esta especie de abeja no es necesariamente un polinizador eficiente en muchos de los cultivos con los que interactúa (Freitas y Paxon, 1998; Sampson y Cane, 2000; Vicens y Bosch, 2000).

Varios trabajos de investigación han alertado sobre la existencia de una verdadera crisis de polinización (Steffan-Dewenter *et al.*, 2005; Tscharrntke *et al.*, 2005; Klein *et*

al., 2007). Aunque este es un tema de amplio debate actual (Ghazoul, 2005b), existe evidencia concreta de que no sólo las poblaciones manejadas de *A. mellifera* están declinando, sino también las poblaciones de muchos polinizadores silvestres, las que están sufriendo extinciones locales y globales. Esta declinación es atribuible principalmente a la destrucción y fragmentación del hábitat, y accesoriamente al uso de insecticidas y herbicidas (Kearns *et al.*, 1998). Por ejemplo, un estudio reciente ha demostrado declinaciones paralelas en Gran Bretaña y Holanda en la abundancia y diversidad de polinizadores, tanto himenópteros como dípteros, desde el comienzo de la era industrial (Biesmeijer *et al.*, 2006). Este estudio, a su vez, ha registrado una disminución general en la producción de semillas de las plantas dependientes de estos polinizadores. Esto demuestra que, a pesar del alto grado de generalización de la mayoría de los sistemas de polinización (Waser *et al.*, 1996), la supervivencia de muchas especies de plantas se puede ver comprometida por pérdidas de diversidad de polinizadores de gran magnitud.

Esta percepción de vulnerabilidad en la polinización de gran parte de nuestra agricultura ha puesto en relieve la importancia que podría tener la preservación de los remanentes de los ecosistemas naturales o seminaturales en incrementar los rendimientos y la estabilidad reproductiva de diversos cultivos. Básicamente, estos fragmentos de hábitat podrían estar actuando como fuentes o reservorios de polinizadores silvestres o asilvestrados para los cultivos aledaños. El concepto de los remanentes de hábitats naturales o seminaturales como fuente de polinizadores tiene dos aspectos principales que lo hacen sumamente seductor. Un primer aspecto es económico, en que estos polinizadores no manejados, al menos en forma directa, podrían subsidiar la polinización incrementando la producción de frutos y/o semillas de cultivos polinizador-dependientes. El segundo aspecto es de conservación, ya que el rol de estos visitantes florales como polinizadores eficientes de diversos cultivos podría determinar políticas de manejo de los mosaicos de paisaje destinados a preservar la biodiversidad remanente. A pesar que contamos con evidencia que indica que los fragmentos de hábitat pueden ser fuente de polinizadores, tenemos sólo un conocimiento rudimentario de cómo, cuándo, y a través de qué mecanismos estos polinizadores incrementan la producción de los sistemas agrícolas.

Los objetivos de este capítulo son: (1) documentar la importancia que tiene la polinización biótica en la producción de frutos y/o semillas en cultivos de importancia económica, (2) indagar sobre el rol funcional de la biodiversidad en la polinización de cultivos, (3) revisar la evidencia existente sobre una declinación en el servicio de polinización y evaluar la hipótesis de que los remanentes de sistemas naturales estarían actuando como una fuente de polinizadores para cultivos aledaños, (4) ejemplificar con un estudio particular la necesidad de encarar trabajos con un enfoque más mecanicista que ayuden a entender los factores cuantitativos y cualitativos de la polinización que limitan la productividad, y (5) explorar las consecuencias asociadas a la escala espacial del servicio de polinización en el manejo del paisaje. Si bien el concepto de la polinización animal como un servicio ecosistémico indirecto, a través de su rol en el mantenimiento de la biodiversidad terrestre, tiene un sustento lógico y empírico muy fuerte, paradójicamente no ocurre lo mismo con su rol como servicio ecosistémico directo en la agricultura (Cane y Tepedino, 2001; Ghazoul, 2005b). A lo largo de este capítulo evaluaremos la evidencia existente en este último sentido, identificando vacíos de información e interrogantes que esperan respuesta.

16.2. Relevancia de la polinización biótica en la agricultura

A pesar de una larga historia de selección, y más recientemente de manipulación genética, muchas especies de relevancia agronómica continúan dependiendo total o parcialmente de la presencia de polinizadores para su reproducción. Por ejemplo, Williams (1994) evaluó las necesidades de polinización de 264 especies cultivadas en Europa y encontró que la producción del 84% de las mismas depende, aunque en diferentes grados, de la presencia de polinizadores. En el caso de cultivos tropicales, Roubik (1995) estimó que la polinización animal puede mejorar el rendimiento de alrededor del 70% de las 1330 especies analizadas. Una estimación más reciente muestra que la producción de frutos y/o semillas del 68% de los 57 cultivos más importantes a nivel mundial puede ser incrementada por la presencia de polinizadores (Klein et al. 2007). La inclusión de otras especies de menor relevancia, en términos de volumen de producción o extensión cultivada (108 en total), aumenta este valor a 85%.

Sin embargo, aunque estas cifras proveen una idea general de la importancia de la polinización animal en la agricultura, las mismas son poco informativas respecto al grado en que las especies cultivadas dependen de animales para su polinización y cuál es el rango de variación de esta dependencia. Este conocimiento es esencial para estimar el impacto que una disrupción completa o parcial del mutualismo de polinización tendría en la economía y provisión de alimentos (Southwick y Southwick, 1992). La Figura 16.1 muestra el porcentaje de disminución de la producción de frutos o semillas en ausencia de polinizadores para 30 cultivos cuyas flores son visitadas y presumiblemente polinizadas por insectos. Esta figura ilustra que a pesar de existir un amplio rango de variación del grado de dependencia de polinizadores, desde una casi total dependencia en el almendro (Degrandi-Hoffman *et al.*, 1992) a dependencia cero, como en el caso de muchos cultivos autógamos (Klein *et al.*, 2007), la mayoría de los cultivos disminuyen su productividad/rendimiento en ausencia de polinizadores.

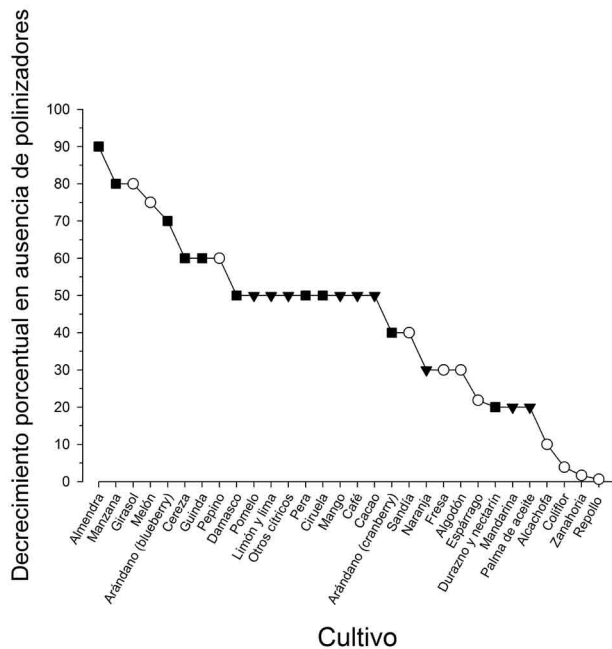


Figura 16.1. Porcentaje de frutos o semillas producidos en ausencia de visitantes florales en relación a los producidos cuando los mismos están presentes para 30 cultivos distintos reportados en Krell y Kenmore (1998; ver también Southwick y Southwick, 1992; Free, 1993). Los distintos cultivos están ordenados, de mayor a menor, de acuerdo a su grado de dependencia por insectos polinizadores. Los cuadrados rellenos indican cultivos leñosos de origen templado; los triángulos rellenos, cultivos leñosos de origen tropical o subtropical; y los círculos vacíos, cultivos herbáceos.

Para entender el origen de esta variación, clasificamos a los cultivos exhibidos en la figura según sea su hábito de vida leñoso o herbáceo. En el caso de los cultivos leñosos, mayormente árboles y arbustos, realizamos una segunda clasificación según si su mayor área cultivada se encuentra en zonas templadas o tropicales y subtropicales (9 y 10 cultivos, respectivamente). No se realizó este tipo de división entre los cultivos herbáceos (11 cultivos) debido al mayor grado de cosmopolitismo de los mismos. Los promedios en el grado de dependencia para estos tres grupos fueron: 57% (leñoso-templado), 41% (leñoso-tropical), y 32% (herbáceo). Un análisis de varianza confirmó la existencia de diferencias entre estos tres grupos. Particularmente, los cultivos leñosos tienden a ser más dependientes de polinizadores que los herbáceos (Tabla 16.1), a pesar que en este último grupo pueden existir cultivos altamente dependientes como sucede con varios pertenecientes a la familia Cucurbitaceae (e.g., melón, pepino, sandía, etc.). No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre cultivos leñosos tropicales vs. templados. Estas tendencias son similares a las que se encuentran entre las especies silvestres de polinización animal, donde la forma de vida y no tanto su rango de distribución latitudinal está relacionada al sistema reproductivo y, en consecuencia, a su grado de dependencia de polinizadores (Wiens, 1984; Aizen *et al.*, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002).

La información provista en esta figura sólo representa un nivel jerárquico dado en el análisis de esta dependencia, ya que las necesidades de polinización pueden ser muy variables no sólo entre las especies, sino también entre variedades cultivadas de una misma especie. Este es el caso de las distintas especies cultivadas del género *Citrus* (naranjas, mandarinas, y pomelos, entre otros) donde el rango de sistemas reproductivos y dependencia pueden variar desde la apomixis y total independencia de polinizadores, hasta la autoincompatibilidad y total dependencia, pasando por todos los rangos de autocompatibilidad y dependencia intermedios (Chacoff y Aizen, 2007).

Tabla 1. Resultados de un análisis de varianza comparando tres tipos de cultivos (leñoso tropical o subtropical, leñoso templado, y herbáceo) en cuanto a su dependencia por polinizadores. Se plantearon dos contrastes ortogonales (Sokal & Rohlf 1995): "leñoso vs. herbáceo" y "tropical vs. templado". La variable dependiente, proporción en que la producción de frutos y/o semillas decrece en ausencia de visitantes florales, fue transformada como el arcoseno de la raíz cuadrada.

Factor	Grados de libertad	Cuadrado medio	<i>F</i>	<i>P</i>
Tipo de cultivo	2	0.1847	3.75	0.037
Leñoso vs. herbáceo	1	0.2752	5.59	0.026
Tropical vs. templado	1	0.0841	1.71	0.20
Error	27	0.0493		

La relevancia de la polinización biótica en agricultura puede medirse también por su valor económico. Constanza *et al.*, (1997) estimaron que el valor del servicio de polinización es de alrededor de 120 US\$ ha⁻¹año⁻¹, lo que da una cifra del orden de los cientos de miles de millones de dólares a escala global. Estimaciones más parciales dan también

cuenta de la magnitud económica de este servicio. Por ejemplo, se ha estimado que el valor de la polinización de *Apis mellifera* sólo para los Estados Unidos se encuentra entre 5 y 14 miles de millones de dólares por año (Southwick y Southwick, 1992). La conservación de los sistemas naturales como proveedores de servicio de polinización también puede ser valuada económicamente. En un área del centro de la isla de Sulawesi, Indonesia, Priess *et al.* (2007) estimaron que los remanentes de bosque de la región son proveedores de un servicio de polinización para cultivos de café aledaños valuado en 46 € ha⁻¹ año⁻¹. Otro ejemplo para las zonas templadas frías de Norte América, lo provee el estudio de Morandin y Winston (2006) que reportó que el servicio de polinización aumentaría los rendimientos económicos de variedades genéticamente modificadas de canola en casi un 40% si se dejara cerca de cada plantación un área no cultivada. Más allá de estas estimaciones, los polinizadores brindan un servicio que se puede considerar relevante no sólo desde un punto de vista económico sino también social y cultural, sustentando, en parte, modos de vida tradicionales relacionados con un uso sustentable de recursos (Buchmann y Nabhan, 1996; Martins *et al.*, este volumen).

16.3. Los polinizadores y el rol de la biodiversidad en la polinización de cultivos

Como ocurre con las plantas silvestres, los polinizadores más importantes de las plantas cultivadas son las abejas (superfamilia Apoidea) (Mc Gregor 1976, Free 1993, Roubik 1995). Relacionado a una larga historia de domesticación y de introducción en continentes donde previamente estaba ausente, *Apis mellifera* se ha convertido en el polinizador dominante de muchos cultivos. Esta especie de abeja melífera ha sido mencionada al menos como visitante floral de cerca del 60% de los 108 cultivos listados por Klein *et al.* (2007). Además, debido a su gran plasticidad y potencial invasivo (Seeley 1985), *A. mellifera* no sólo tendría importancia en cultivos donde la polinización está bajo manejo, sino también en aquellos donde este proceso queda librado al azar. Por ejemplo, Chacoff y Aizen (2006) encontraron que más del 90% de las visitas a las flores de pomelo en plantaciones del noroeste de Argentina son realizadas por abejas melíferas africanizadas no sometidas a manejo. En particular, el proceso de africanización, que involucró la hibridización entre enjambres domésticos de *A. mellifera* de origen europeo y silvestres de origen africano, ha convertido a esta variedad de abeja en uno de los invasores más fenomenales en los subtrópicos y trópicos americanos (Winston, 1992). Esta invasión pudo haber beneficiado la polinización de algunos cultivos en Latinoamérica, como el café (Roubik, 2002).

Comparada con muchas otras abejas, *A. mellifera* es una especie versátil y relativamente sencilla de manejar, con la ventaja accesoria que además de ser un polinizador generalista, es un productor de miel a escala industrial. Sin embargo, esta especie no es necesariamente un polinizador eficiente para muchas especies cultivadas, particularmente aquellas que producen flores grandes, como es el caso de varias cucurbitáceas (Canto-Aguilar y Parra-Tabla, 2004), o que presentan mecanismos específicos de polinización, como muchas leguminosas y solanáceas (e.g., Bohart, 1957; Cane, 2002; Greenleaf y Kremen, 2006a). En estos cultivos, abejas de mayor tamaño como los abejorros (*Bombus* spp.) y otras especies de los géneros *Xylocopa*, *Megachile*, *Centris*, y *Osmia*, entre muchos otros, pueden proveer un servicio de polinización más eficiente (Dela-

plane y Mayer, 2000). Particularmente, la cría de algunas especies de abejorros (e.g., *B. terrestris*, *B. impatiens*) para la polinización de cultivos de invernadero se ha convertido en una industria de exportación próspera (Morales, 2007). Como ha sucedido con *A. mellifera*, la introducción de especies de abejorros fuera de su rango geográfico provee varios ejemplos de invasiones recientes, provocando en algunos casos el desplazamiento competitivo de especies de polinizadores nativos y la alteración de la estructura de las redes de interacción planta-polinizador (Dafni, 1998; Morales y Aizen, 2002, 2006; Ings *et al.*, 2005; Morales, 2007; Aizen *et al.*, 2008).

Las abejas sin aguijón, o melíponas (Apidae: Meliponini), que viven en los trópicos y subtropicos son, por sus características sociales, también aptas para la crianza (meliponicultura), la producción de miel y la polinización de los cultivos (Heard, 1999). La meliponicultura se está extendiendo en países como Costa Rica, Brasil y Australia (Heard y Dollin, 2000; Cortopassi-Laurino *et al.*, 2006). En una revisión reciente, Slaa *et al.* (2006) reportaron que en los últimos años los cultivos que son polinizados efectivamente por abejas melíponas se han duplicado, siendo representados en la actualidad por 18 especies cultivadas entre las que se incluyen la frutilla o fresa (Malagodi-Braga y Piexoto-Kleinert, 2004) y la palta o aguacate (Can-Alonzo *et al.*, 2005). Alrededor de 11 especies de abejas melíponas pertenecientes a seis géneros han sido reportadas como especies que forrajean en condiciones de “ambiente cerrado”, lo que las hacen particularmente apropiadas para cultivos en invernadero (De Oliveira Cruz *et al.*, 2005). Dentro de sus rangos geográficos, muchas de estas especies son además indicadoras de condiciones de baja alteración ambiental debido, en parte, a sus requerimientos específicos de nidificación (e.g., Brown, 2001; Brosi *et al.*, 2007), por lo cual existe una tendencia incipiente a favorecer la polinización de diversos cultivos tropicales y subtropicales por melíponas dentro de programas de manejo ecológicamente amigables (Eltz *et al.*, 2003).

A pesar de la preponderancia de las abejas como polinizadores de cultivos, otros grupos de invertebrados como los dípteros y escarabajos pueden estar involucrados en la polinización de plantas cultivadas con sistema de polinización generalista, o incluso de algunos cultivos especialistas de gran importancia económica. Por ejemplo, el cacao es principalmente polinizado por moscas de la familia Cerapotonidae (Rice y Greenberg, 2000) mientras que especies cultivadas de anonáceas, como la chirimoya, tienen a escarabajos como polinizadores importantes (Free, 1993; Blanche y Cunningham, 2005), reflejando el modo típico de polinización en esa familia (Gottsberger, 1970). Por último, existen algunos pocos cultivos, mayormente tropicales, que incluyen vertebrados en su ensamble de polinizadores, principalmente murciélagos y colibríes, o que son polinizados preponderantemente por ellos (Klein *et al.*, 2007).

De esta breve reseña, se deduce que una alta diversidad de polinizadores está involucrada en la polinización de especies cultivadas. Sin embargo, esta conclusión es sólo parcialmente correcta considerando que existen entre 20.000 y 30.000 especies de abejas en el mundo (Michener 2000), pero sólo un puñado de las mismas son manejadas activamente como polinizadoras de cultivos. De hecho, sólo una especie, *A. mellifera*, continúa siendo utilizada como el polinizador generalista por excelencia. Sin embargo, enfermedades parasitarias como la provocada por el ácaro *Varroa jacobsoni* (i.e., la varroasis), particularmente importante en zonas templadas del hemisferio norte, el problema de la africanización en los trópicos y subtropicos americanos, y el uso abusivo de pesticidas han diezmando en muchas regiones los enjambres manejados de *A. mellifera*,

dejando en evidencia la vulnerabilidad de la agricultura extensiva y mono-polinizador dependiente (Kearns *et al.*, 1998; Stokstad, 2007).

Algunos estudios recientes han confirmado una relación entre la diversidad de abejas silvestres y los niveles de polinización y rendimientos de algunos cultivos (Kremen *et al.*, 2002, 2004; Klein *et al.*, 2003a; Ricketts, 2004). Estos estudios sugieren que existe un valor intrínseco en la biodiversidad de polinizadores más allá de su abundancia o frecuencia total de visitas. Sin embargo, el estudio de los mecanismos a través de los cuales un incremento de la diversidad de polinizadores se traduce en mayores niveles de polinización, o en una polinización de mayor calidad, es todavía incipiente. Una posible explicación de la relación positiva entre diversidad de polinizadores y polinización, es que la misma puede ser atribuible a un efecto de muestreo, ya que un ensamble diverso tiene asociado una probabilidad más alta de incluir especies de polinizadores eficientes (ver Gómez y Perfectti, este volumen). Por ejemplo, por medio de simulaciones, Larsen *et al.*, (2005) reportaron que el orden de extinción de las especies en una comunidad afectaba significativamente el funcionamiento ecosistémico, en particular a la función de polinización. Una literatura más amplia muestra que la capacidad de depositar polen en una visita en especies de plantas con ensambles diversos de polinizadores puede variar ampliamente entre los mismos (Keys *et al.*, 1995; Aizen, 2001; Ivey *et al.*, 2003). Incluso existen ejemplos que muestran que tanto la cantidad como la calidad del polen depositado en los estigmas pueden estar limitadas por la eficiencia intrínseca de un polinizador más que por su abundancia (Chacoff *et al.*, 2008). Una segunda posibilidad está relacionada a la existencia de complementariedad de nicho, por la cual diferencias morfológicas y/o comportamentales pueden determinar que distintos visitantes florales se especialicen en distintas recompensas florales (e.g., polen vs. néctar) o modo de uso de un mismo recurso floral (Freitas y Paxon, 1998; Vicens y Bosch, 2000; Greenleaf y Kremen, 2006b). También diferencias en la morfología y/o en el comportamiento podrían determinar que distintos visitantes polinicen distintas partes de una flor, distintas flores de una planta, o distintas plantas. Por ejemplo, Herrera (1995) encontró ensambles de polinizadores de composición contrastante en plantas de lavanda vecinas creciendo bajo condiciones de baja vs. alta intensidad lumínica. En este caso, la existencia de distintos polinizadores con requerimientos térmicos dispares podría estar determinando un mayor éxito reproductivo a nivel poblacional. Por último, podría existir una facilitación funcional entre distintos polinizadores, a través de la cual la presencia de una o varias especies de visitantes florales incrementa la eficiencia polínica de otra. Por ejemplo, interacciones indirectas de tipo comportamental entre polinizadores nativos y *A. mellifera* fueron responsables de un aumento de cinco veces la cantidad de polen que esta última especie depositaba en los estigmas del girasol (Greenleaf y Kremen, 2006b).

Las interacciones planta-animal en general, y las planta-polinizador en particular, están caracterizadas por una alta variabilidad temporal tanto a nivel estacional como interanual (e.g., Herrera, 1988; Aizen, 2001; Chacoff y Aizen, 2006). En el caso de plantas generalistas, esta variabilidad puede ser amortiguada por la baja dependencia de un polinizador específico (Pettersson, 1991; Loreau *et al.*, 2003; Fontaine *et al.*, 2006). Esto tiene directa relación con el problema de la mono-dependencia por una o pocas especies de polinizadores de gran parte la agricultura moderna. En este contexto, un

ensamble diverso de polinizadores que sea redundante en cuanto al rol funcional de las especies que lo componen puede considerarse como un reaseguro o “buffer” ante eventuales extinciones o disminuciones de abundancia de alguna especie en particular (Allen-Wardell *et al.*, 1998; Ricketts, 2004; Balvanera *et al.*, 2006). En consecuencia, al menos parte de la estabilidad productiva a corto y largo plazo de numerosos cultivos polinizador-dependientes podría estar directamente relacionada con el mantenimiento o el manejo de comunidades de polinizadores diversos.

16.4. Declinación de polinizadores y la polinización de cultivos

Existe una percepción creciente de la existencia de una declinación de polinizadores a escala global, lo que podría derivar en una crisis de polinización. Aunque la existencia de esta crisis ha sido cuestionada por estar basada principalmente en la evidencia de una disminución del número de enjambres domesticados de *Apis mellifera*, o ejemplos de extinciones de polinizadores a nivel local o en sistemas insulares (Ghazoul, 2005b), existe una base científica sólida que la justifica.

Una línea de evidencia es la que proveen los estudios sobre los efectos de una destrucción del hábitat y/o intensificación agrícola sobre los ensambles de polinizadores y/o niveles de polinización en cultivos. Hasta la fecha se han publicado al menos 16 de estos estudios, comprendiendo nueve cultivos distintos en cuatro continentes (ver Tabla 1 en Klein *et al.*, 2007). Todos ellos muestran efectos negativos de la agriculturización del paisaje sobre uno o más de los atributos que caracterizan el proceso de polinización, incluyendo: diversidad y abundancia de polinizadores, frecuencia de visitas en las flores, deposición de polen y/o crecimiento de tubos polínicos, y producción de frutos y/o semillas. Por ejemplo, Kremen *et al.* (2002) encontraron que las abejas nativas proveen un servicio de polinización significativo en plantaciones de melón cercanas a hábitats naturales, mientras que este servicio se empobrece en plantaciones alejadas. Varios estudios realizados en distintos sitios de Asia y América coincidieron en que la riqueza de abejas, la tasa de visitas, y la producción de granos de café estarían negativamente relacionadas con la distancia a remanentes de selva o a manejos intensivos de las plantaciones (Klein *et al.*, 2003a,b; De Marco y Monteiro-Coelho, 2004; Ricketts, 2004). La extrapolación de los resultados de estos estudios a escalas espaciales mayores sustenta la existencia de una tendencia a la declinación de la diversidad y abundancia de polinizadores a nivel global, como lo demuestra el estudio a escala de países de Biesmeijer *et al.* (2006), con consecuencias potenciales para la agricultura. Posiblemente, la causa principal de esta declinación es la destrucción de hábitats naturales y seminaturales. Por ejemplo, Pries *et al.* (2007) desarrollaron un modelo espacialmente explícito a partir del cual predicen que la productividad de café en su área de estudio en Indonesia se reduciría en casi un 20% en las próximas dos décadas como consecuencia de la deforestación.

Algunas de las causas de la declinación de los polinizadores, tales como la destrucción y fragmentación del hábitat y el uso de pesticidas y plaguicidas, pueden ser consideradas directas (Kearns *et al.*, 1998). Sin embargo, los efectos indirectos mediados por terceros niveles tróficos también podrían ser importantes. Por ejemplo, Tylianakis *et al.* (2007) encontraron a lo largo de un gradiente de intensificación agrícola un incremento en la tasa de parasitismo en abejas y otros insectos polinizadores por parte de algunos insectos parasitoides que cambiaron sus hábitos de generalistas a especialistas a partir

de la perturbación. En consecuencia, modificaciones en la estructura de las redes de interacción insecto-insecto, o de otro tipo de redes tróficas, podrían también tener efectos indirectos en la polinización de los cultivos.

Varios de los estudios mencionados más arriba (e.g., Kremen *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2003ab; De Marco y Coelho, 2004; Ricketts, 2004; Morandin y Winston, 2005; Blanche *et al.*, 2006) también demuestran que los hábitats naturales o seminaturales, o sus remanentes, pueden actuar como fuentes de polinizadores silvestres para cultivos aledaños, proveyendo una alta gama de recursos y nichos específicos de nidificación. Estos remanentes de hábitat pueden incluso actuar como reservorios de polinizadores exóticos asilvestrados. En el NO de Argentina, por ejemplo, Chacoff y Aizen (2006) encontraron una disminución muy marcada de la diversidad y abundancia de insectos visitantes a flores de cultivos de pomelos en relación a la distancia a remanentes de bosque subtropical. Además de que muchas especies de polinizadores desaparecieron a 1000 m del borde de contacto entre selva y cultivo, la frecuencia de visitas por parte de abejas africanizadas, el polinizador dominante, disminuyó casi en un 50% a esa distancia (Figura 16.2). Esta asociación de *A. mellifera* con los remanentes de bosque no es necesariamente una consecuencia de la africanización. Un incremento de visitas por parte de esta especie de abeja cerca del borde del bosque fue también reportado por Blanche *et al.* (2006) en cultivos de nuez macadamia en Australia, donde el proceso de africanización no ha ocurrido. Niveles moderados de agriculturización del paisaje pueden incluso ser compatibles con el mantenimiento de una alta diversidad de polinizadores (Winfree *et al.*, 2007) y hasta bordes de vegetación a lo largo de caminos y cultivos pueden actuar como reservorios importantes de abejas silvestres (Westphal *et al.*, 2003; Carvell *et al.*, 2007).

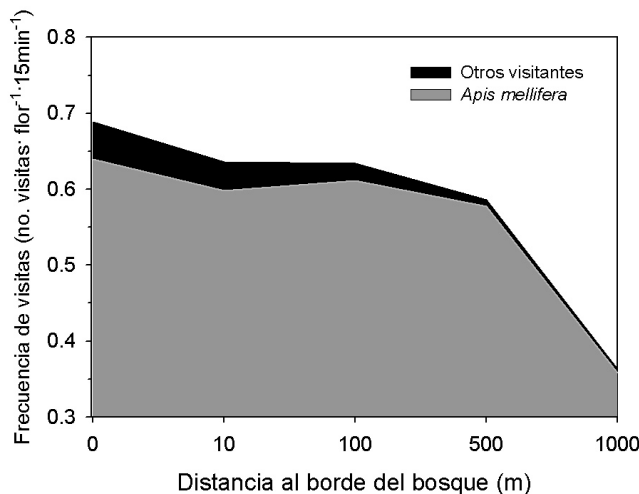


Figura 16.2. Frecuencia de visitas por parte de abejas africanizadas (*Apis mellifera*) y otros visitantes nativos (mayormente abejas sociales sin aguijón y abejas solitarias) a flores de pomelo (*Citrus paradisi*) en función de la distancia a remanentes de selva subtropical en el NO de Argentina. Este gráfico de áreas fue realizado a partir de los promedios de los valores obtenidos del muestreo de cuatro fincas a lo largo de tres años (modificado de Chacoff y Aizen, 2006).

16.5. La paradoja del pomelo

Cuando la polinización es un limitante de la producción de frutos y semillas (Ashman *et al.*, 2004), es de esperar que un incremento en la frecuencia de visitas o en la diversidad de polinizadores se traduzca en un incremento en el rendimiento del cultivo (e.g., Klein *et al.*, 2003ab; Ricketts, 2004; Blanche *et al.*, 2006). Sin embargo, las relaciones

entre la diversidad y abundancia de polinizadores, por un lado, y la polinización y reproducción de las plantas, por el otro, son complejas y una disminución en el servicio de polinización no necesariamente se traduce en una disminución en la producción de frutos y semillas. Este es el caso del efecto borde sobre la polinización y producción del pomelo (Chacoff, 2006; Chacoff y Aizen, 2006; Chacoff *et al.*, 2008). En los cultivos estudiados de esta especie al pie de las selvas de montaña en el NO argentino, una fuerte reducción de visitas por parte de abejas africanizadas (Figura 16.2), se tradujo en una disminución de > 20% en los niveles de deposición de polen en los estigmas y de tubos polínicos en los estilos a 1000 m de distancia del borde del bosque (Figura 16.3A). La adición manual de polen de la misma planta a los estigmas incrementó en > 20% la producción de frutos, mientras que la adición de polen alógamo lo hizo en aproximadamente un 40% (Chacoff *et al.*, 2008), demostrando que la producción de frutos en este cultivo está limitada tanto por la cantidad como la calidad del polen depositado (Aizen y Harder, 2007). Paradójicamente, la producción de frutos no decayó con la distancia al borde de selva como era de esperarse por la declinación en los niveles de polinización (Figura 16.3B). En este caso, ensayos de la eficiencia en la deposición de polen por *Apis mellifera* en este cultivo demostraron (1) que los niveles de deposición de polen no son significativamente afectados cuando el número de visitas acumuladas a lo largo de la vida de la flor supera las siete, lo que se cumple para todas las distancias, y (2) que estas abejas depositan polen de baja calidad en términos del rendimiento de los tubos polínicos en crecer a lo largo del estigma (Chacoff *et al.*, 2008). Si bien no se ha podido medir la eficiencia de otros visitantes, debido a la rareza de los mismos, estos resultados

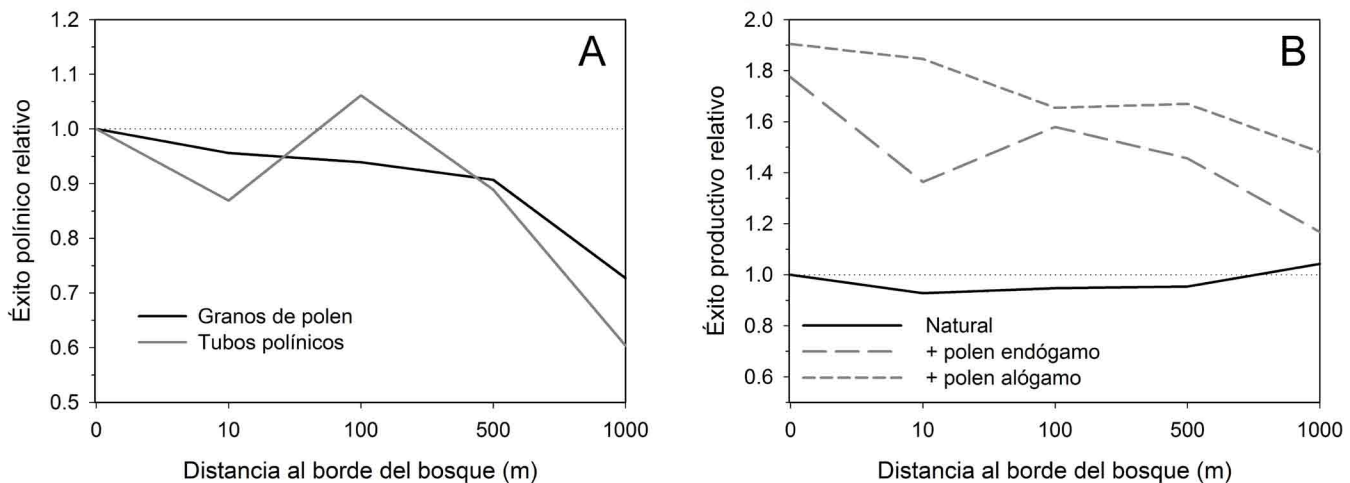


Figura 16.3. Éxito relativo de la (A) polinización y (B) producción de frutos en árboles de pomelo (*Citrus paradisi*) en función de la distancia a remanentes de selva subtropical en el NO de Argentina. En (A) los valores representan el cociente entre la media de granos de polen depositados por estigma, o tubos polínicos por estilo, estimada para cada distancia y la media respectiva estimada a partir de flores recolectadas de los árboles contiguos al borde de selva (distancia 0 m), y en (B) el cociente entre el valor de producción de frutos (i.e., relación fruto/flor) estimada a cada distancia, ya sea a partir de flores polinizadas naturalmente o suplementadas manualmente con polen de la misma planta (endógamo) o de otras plantas (alógamo), y la producción de frutos observada en flores polinizadas naturalmente en árboles de pomelos contiguos al borde de selva (distancia 0 m). Valores > 1 o < 1 (recta negra punteada) representan, respectivamente, incrementos o decrementos en los niveles de polinización o de producción de frutos con respecto a lo observado en el borde de contacto entre bosque y cultivo (modificado de Chacoff *et al.*, 2008).

demuestran que un incremento en el reclutamiento de *A. mellifera*, por ejemplo a través de la introducción de colmenas, podría ser intrascendente. Por otro lado, la preservación de los remanentes de selva en este caso podría actuar como un modo de asegurar los niveles de polinización observados.

Además y relacionado con el comportamiento de reclutamiento de *A. mellifera*, las obreras de una misma colmena usualmente focalizan su forrajeo en fuentes puntuales de néctar y polen, muchas veces representadas por las flores de un solo árbol o arbusto. A pesar de que esta especie es capaz de volar kilómetros de distancia (Beekman y Ratnieks, 2000), este tipo de forrajeo espacialmente restringido asegura que una alta proporción del polen depositado en los estigmas de una planta provenga de la misma planta, lo que tiene consecuencias negativas para la producción en las variedades de pomelo estudiadas (Chacoff y Aizen, 2007; Chacoff *et al.*, 2008). Es posible que polinizadores de mayor tamaño y que realicen vuelos más largos entre visitas incrementen tanto la cantidad como la calidad del polen depositado, o que una mayor diversidad de especies de visitantes incremente la eficiencia en la transferencia polínica. Futuras investigaciones en esta área podrían identificar a algunos de estos polinizadores entre la fauna nativa (e.g., especies de abejas melíponas) y las condiciones necesarias para su preservación y fomento. Sin embargo, el caso del pomelo pone en evidencia que la eficiencia del polinizador y la preservación de la diversidad genética de los cultivos podrían tener un rol más preponderante en la producción de frutos que la abundancia de abejas. También este estudio pone en evidencia la necesidad de conducir trabajos con un enfoque más mecanicista.

16.6. La escala espacial del servicio de polinización

Dado que el servicio de polinización puede verse favorecido por la presencia de remanentes de ecosistemas naturales o seminaturales, es crítico conocer la escala de este servicio. Por ejemplo, Kremen *et al.* (2004) encontraron que la deposición de polen en flores de melón en el valle central de California se incrementaba con la proporción del área total ocupada por hábitat natural que rodeaba al cultivo y que el efecto de este factor era máximo en un radio entre 1.2 y 2.4 km. Este es el rango de distancias máximas de vuelo de muchas especies de abejas, particularmente de gran tamaño, como las que son polinizadoras efectivas de este cultivo (Kremen *et al.*, 2002). Similarmente, Morandin y Winston (2006) encontraron que la productividad de cultivos de canola en Canadá podría maximizarse dejando al menos un 30% de la tierra sin cultivar dentro de un radio de 750 m de los bordes de la plantación. Sin embargo, estos datos no son indicativos de cómo el servicio de polinización se relaciona con el área cultivada o cómo el mismo se relaciona con la proporción borde/área cultivada. Para responder a estas interrogantes, en esta sección desarrollamos un modelo basado en resultados de efectos borde y sistema reproductivo para la especie de café de tierras bajas (*Coffea canephora*) de Klein *et al.* (2003bc). Esta especie de café posee un sistema de polinización mixto en donde intervienen los insectos y el viento. En presencia de polinizadores el cuajado de frutos puede ser incluso > 90%, mientras que en ausencia de los mismos es de cerca del 60%.

En base a esta información, y a los datos sobre cuajado de frutos de esta especie de café en relación a la distancia a remanentes de bosque lluvioso en la isla de Sulawesi, Indonesia (ver Figura 2a en Klein *et al.*, 2003b), ajustamos la siguiente relación (Ecuaciones 16.1 y 16.2):

Ecuación 16.1 $y = 94.11 \cdot e^{-0.000458x}$ si $x \leq 900$ m

Ecuación 16.2 $y = 62.3$ si $x > 900$ m

en donde y es el porcentaje de flores que desarrollan frutos, y x la distancia al bosque. Esta ecuación representa el servicio de polinización animal provisto por estos remanentes boscosos sobre la producción de frutos de café. La magnitud de este servicio es máxima en cercanías al bosque, declina exponencialmente con la distancia al mismo, y alcanza un mínimo a los 900 m del borde de contacto entre bosque y cultivo. Más allá de los 900 m, esta ecuación supone que la producción de café permanece en este mínimo y la misma puede atribuirse casi exclusivamente a la polinización por viento y a la autodeposición de polen en los estigmas.

Integramos espacialmente las ecuaciones 16.1 y 16.2 para obtener la relación fruto/flor promedio para cultivos de superficie cuadrada de tamaño creciente. Modelamos distintos escenarios, incluyendo cultivos caracterizados por poseer (1) sólo un borde de contacto con bosque, (2) dos lados contiguos en contacto con bosque, (3) dos lados opuestos en contacto con bosque, (4) tres lados en contacto con bosque, y (5) todos sus lados en contacto con bosque. Este modelo supone que el efecto borde es independiente del tamaño de la masa boscosa que bordea al cultivo y del estado de conservación del mismo. Aunque contamos con numerosos estudios que muestran que la polinización y la reproducción de las plantas silvestres pueden verse afectadas por el tamaño del fragmento de hábitat en las que están inmersas (revisado en Aguilar *et al.*, 2006, ver también Aguilar *et al.*, este volumen), hasta el presente existen sólo unos pocos estudios sobre la relación entre el tamaño del fragmento y el servicio de polinización que el mismo provee (e.g., Morandín y Winston, 2006; Olschewski *et al.*, 2007). El segundo supuesto de

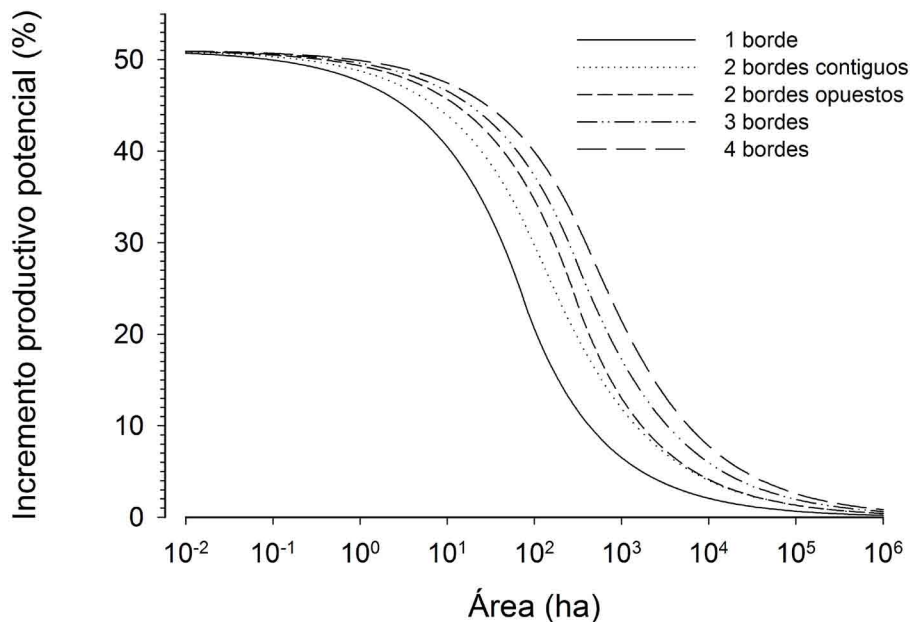


Figura 16.4. Incremento porcentual potencial en la producción de café por unidad de área para cultivos rodeados de bosque tropical por un borde, dos bordes opuestos, dos contiguos, tres, y cuatro bordes del área cultivada. El modelo desarrollado está basado en estudios del sistema reproductivo y del efecto borde sobre la polinización de *Coffea canephora* (Klein *et al.*, 2003ab).

nuestro modelo es que los efectos de dos o más bordes no son aditivos, de tal forma que los polinizadores de una determinada planta de café provienen del borde más cercano. Aunque en la realidad puede haber una adición aunque sea parcial de estos efectos, este supuesto hace más conservadora cualquier estimación del efecto borde sobre la producción de café.

Los resultados del modelo están graficados en la Figura 16.4. Esta figura muestra el incremento porcentual en la producción de café, ya sea por flor o por unidad de superficie (con una densidad de plantas constante), atribuible a la polinización animal en función del tamaño del área cultivada y el número de bordes de contacto con el bosque.

El primer resultado mostrado por este gráfico es directo: la producción de café por individuo o unidad de superficie puede experimentar incrementos potenciales de hasta un 50% siempre y cuando el cultivo tenga al menos un borde de contacto con el bosque. En realidad la superficie cultivada podría ser mayor y aún obtener rendimientos cercanos al máximo, si el cultivo fuera rectangular en lugar de cuadrado. En este caso, al menos uno de los dos bordes mayores debería estar en contacto con el bosque, mientras que el ancho del rectángulo no tendría que ser mucho mayor que 100 m.

El segundo resultado muestra que un mayor número de bordes de contacto incrementa la productividad de café. Si bien el número de bordes no hace mucha diferencia en el caso de áreas cultivadas extremadamente pequeñas (< 1 ha) o grandes ($> 10^5$ ha), sí puede tener un efecto importante para cultivos entre 10 y 1000 ha, un rango que incluye los tamaños de la mayoría de las plantaciones de café del mundo (e.g., Klein *et al.*, 2003ab; Perfecto y Armbrecht, 2003; Ricketts, 2004; Priess, 2007). Por ejemplo, para un área cultivada de ~ 100 ha, la diferencia en el incremento de la productividad entre un cultivo con un solo borde de contacto vs. uno completamente rodeado varía entre el 15% a $> 40\%$. Otra lectura de este mismo resultado dice que un mismo incremento en la productividad (e.g., 20%) se obtendría a partir del efecto borde en parcelas cultivadas cuyo tamaño puede diferir en más de un orden de magnitud, siempre y cuando se tome en cuenta el número de lados en contacto con el bosque.

El tercer resultado está relacionado con la disposición espacial de los bordes. Esto queda ilustrado por las diferencias en el rendimiento que exhiben cultivos que tienen dos bordes contiguos vs. opuestos en contacto con bosque. Particularmente en el rango de áreas que va entre 10 y 100 ha, bordes opuestos en contacto con hábitat natural pueden incrementar en forma notoria el rendimiento de un cultivo que el caso de bordes contiguos. Este resultado podría servir como un elemento a ser considerado en propuestas de manejo a nivel de paisaje, que involucre la presencia de cultivos polinizador-dependiente. En este caso, un diseño espacial en franjas, donde alternen bandas de cultivo de hasta varios cientos de metros de ancho con corredores de bosque, podría proveer una alternativa que compatibilice mejor los objetivos productivos y de conservación que, por ejemplo, un diseño de fragmentos de bosque inmersos en una matriz de cultivo.

Es muy probable que las cuestiones de escalas reveladas por este modelo, en donde la influencia de los efectos borde sobre la productividad agrícola puede ser importante en cultivos que se extienden en forma continua por cientos de hectáreas, exceda el caso específico de la polinización del café. Los estudios realizados hasta el momento sobre el servicio de polinización muestran que los efectos borde, ya sea sobre la abundancia o diversidad de polinizadores, deposición de polen o producción de frutos y semillas, pueden extenderse por cientos de metros lo que se relaciona con la distancia de vuelo

típica de un gran número de los animales involucrados en este tipo de mutualismo (Kremen *et al.*, 2004; ver García *et al.*, este volumen). En consecuencia, es de esperar que la integración espacial del efecto borde en la polinización de un gran número de cultivos no difiera del mostrado en la Figura 16.4. Aparentemente, la consecuencia en el rendimiento de este tipo de efecto borde tampoco dependería de la forma exacta de decrecimiento con la distancia. En este sistema, también hemos modelado un decrecimiento lineal en la producción de café hasta los 900 m, en lugar de exponencial, y los resultados obtenidos (no mostrados en este capítulo) fueron casi idénticos a los que exhibe la Figura 16.4.

Estos resultados también deberían ser tomados en cuenta para el caso de cultivos cuya productividad no esté limitada por la polinización, o cuya limitación polínica no esté relacionada con la abundancia de polinizadores como en el pomelo (Chacoff *et al.*, 2008). En estos cultivos, polinizador-dependientes pero no polinizador-limitados, los remanentes de hábitat naturales o semi-naturales cercanos podrían estar actuando como fuente de polinizadores y reaseguro de la polinización. En consecuencia, la escala en que los paisajes del mundo actual son fragmentados tiene implicancias directas tanto para los niveles como para la estabilidad de la productividad de una fracción importante de nuestros sistemas agronómicos. Por otro lado, la escala del servicio de polinización puede ser un elemento importante a considerar en el establecimiento de criterios para el manejo de paisajes.

16.7. Consideraciones finales

Aunque la dependencia reproductiva por animales involucra la mayoría de nuestros cultivos, más de la mitad de nuestros requerimientos calóricos son cubiertos principalmente por especies vegetales que no dependen de agentes bióticos para su polinización (e.g., trigo, maíz, arroz) (Gazhoul, 2005). De todas formas, nuestra dieta se vería extremadamente empobrecida nutricionalmente sin las frutas, semillas y partes vegetales que proveen la alta diversidad de cultivos polinizador-dependientes que podrían verse afectados por una declinación en el servicio de polinización (Klein *et al.*, 2007). Más allá de los beneficios alimenticios y económicos directos asociados a los mutualismos de polinización, existe una serie de beneficios indirectos relacionados con su conservación ya que muchos polinizadores silvestres son polinizadores generalistas no sólo asociados a la polinización de cultivos. Existe evidencia de que la preservación de los mutualismos de polinización puede no sólo ser compatible con niveles moderados de perturbación (Winfree *et al.*, 2007), sino que cultivos de floración masiva pueden incluso promover la abundancia de muchos polinizadores nativos (Westphal *et al.*, 2003). Desde el punto de vista de estas interacciones, sin embargo, todavía no conocemos qué niveles de perturbación o intensificación agrícola son compatibles con metas específicas de conservación (ver también Aizen, 2007).

En este capítulo hemos revisado la evidencia empírica que apoya el concepto de que los remanentes de hábitat natural o seminatural representan fuentes de polinizadores que pueden incrementar la polinización y productividad de cultivos aledaños. Con respecto a este punto, estudios futuros deberían evaluar los efectos de la calidad de estos hábitats remanentes, en términos de provisión de sitios de nidificación así como de abundancia y fenología de recursos florales, sobre la magnitud del servicio de poli-

nización que los mismos pueden proveer. A nivel de la escala de paisaje, también serían relevantes estudios que consideren los efectos relacionados no sólo con el tamaño, o la proporción del área que ocupan estos remanentes, sino también con su distribución y configuración espacial (ver también Aizen y Vázquez, 2006). Esta información sería de gran utilidad en el manejo de muchos agroecosistemas

Hasta el momento, los trabajos realizados en el área del servicio de polinización han sido mayormente reduccionistas, limitando la comprensión de los mecanismos por los cuales aumentos en la abundancia o diversidad de polinizadores se traducen en incrementos de la productividad en cultivos dependientes de la polinización animal. De hecho, desconocemos los requerimientos básicos de polinización para un gran número de cultivos de gran importancia económica (Klein *et al.*, 2007), basando el manejo, o no manejo, de la polinización de muchos de ellos en mitos y no en evidencia sólida. La paradoja planteada por el estudio del pomelo ilustra que aspectos relacionados con la calidad de la polinización y de los polinizadores pueden ser mucho más importantes que simplemente una cuestión de abundancia. En este caso, sólo una aproximación más mecanicista que involucre aspectos tanto pre como post-polínicos de la transferencia de polen puede ayudarnos a revelar los factores que constituyen los verdaderos limitantes productivos brindando bases científicas para encarar distintas opciones de manejo.

Por último, desconocemos cuáles son las consecuencias para la agricultura de una probable declinación global tanto de polinizadores silvestres como manejados. Si bien existe evidencia que nos alerta en este sentido (Biesmeijer *et al.*, 2006; Stokstad, 2007), y una serie de estudios de caso (e.g., Kremen *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2003ab; Ricketts, 2004), no sabemos si existe alguna evidencia de que la productividad de muchos cultivos esté declinando debido a una creciente limitación polínica. Es posible que el manejo intensivo y la manipulación genética puedan compensar o “independizar” a muchos cultivos del requerimiento de la polinización animal. Las grandes preguntas que quedan por contestar es si existen límites al reemplazo de este servicio ecosistémico por una creciente tecnificación e intensificación de la agricultura, y posiblemente en un plano más ético que científico, si es este reemplazo deseable.

Agradecimientos

Agradecemos al programa CYTED por tantos años de intercambio con colegas y amigos de ambos lados del Atlántico. Agradecemos las correcciones editoriales de A. Kenigsten y los comentarios de C. Morales y A. Traveset, los cuales han ayudado a mejorar una versión previa del presente capítulo. Los autores son miembros de la Carrera del Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET). La realización de esta contribución fue posible gracias a subsidios del CONICET (PIP 5066) y de la Universidad Nacional del Comahue (B126/ 04).

Glosario

- Actinomorfa:** Clasificación geométrica relacionada con simetría floral. Se refiere a las flores que poseen dos o más planos de simetría.
- Adecuación (aptitud) biológica:** Concepto fundamental en genética de poblaciones y evolución. Se refiere a la capacidad de un individuo con cierto genotipo de sobrevivir y reproducirse y así contribuir a los genes totales de la siguiente generación. En términos genéticos, es la contribución promedio de un alelo a las siguientes generaciones.
- Agamosperma:** Tipo de reproducción asexual en que la formación de semillas ocurre sin intervención de gametos.
- Alogamia:** Tipo de reproducción sexual en plantas que consiste en la polinización cruzada y fecundación entre individuos genéticamente diferentes. Este tipo de reproducción favorece la producción de individuos genéticamente nuevos y, por ende, la generación constante de variabilidad genética en las poblaciones.
- Ambofilia:** Fenómeno que presentan las especies con síndrome de polinización entomófila pero que adoptan una combinación de polinización por viento y por insectos.
- Anacronismo:** Se refiere a un rasgo fenotípico que no se corresponde funcionalmente con especies interactuantes actuales sino con aquellas del pasado.
- Anemocoría:** Dispersión del fruto o de la diáspora vegetal gracias a la acción del viento.
- Anemofilia:** Polinización que se realiza mediante la acción del viento
- Anidamiento:** Patrón de interacciones en que las especies generalistas interactúan con un amplio conjunto de especies, pero las más especialistas sólo interactúan predominantemente con las generalistas.
- Autocompatibilidad:** Capacidad de las especies vegetales de producir semillas con polen del mismo individuo.
- Autogamia:** Tipo de reproducción sexual donde un individuo se fecunda a sí mismo.
- Autoincompatibilidad:** Sistema regulado genéticamente que impide la autofertilización en ciertas especies vegetales.
- Banco de semillas:** Propágulos viables en estado de latencia que se encuentran generalmente enterradas en el suelo.
- Cadenas tróficas:** Representaciones del flujo de energía y nutrientes entre las distintas especies de un ecosistema.
- Coefficiente de selección:** Parámetro estadístico que estima la fuerza, dirección y curvatura de la selección natural.
- Coevolución:** Cambio evolutivo recíproco que ocurre entre dos o más especies interactuantes mediado por la selección natural.
- Compensación de densidades:** Fenómeno originado cuando la menor riqueza de especies en medios insulares se ve compensada por la elevada densidad poblacional de algunas de ellas.
- Complejo invasor:** Conjunto de especies invasoras que interactúan entre sí con mayor intensidad que con el resto de especie de la comunidad
- Concordancia entre escalas:** Mantenimiento de un patrón ecológico a lo largo de un gradiente de escala, espacial o temporal.
- Conectancia:** Se refiere a la fracción de interacciones registradas respecto al total posible. Es una variable característica de cada comunidad.
- Control ascendente:** Control ejercido por niveles tróficos inferiores (ej. plantas) sobre niveles tróficos superiores (ej. herbívoros).
- Control descendente:** Control ejercido por niveles tróficos superiores (ej. herbívoros) sobre niveles tróficos inferiores (ej. plantas).
- Crisis de polinización:** Disminución drástica en la riqueza y abundancia de polinizadores causada por distintos tipos de perturbaciones de origen antrópico. Término introducido por Buchman y Nabban (1996) en su libro *“The forgotten pollinators”*.
- Depredación de semillas predisposición:** Daño causado por animales predadores sobre las semillas en la planta madre, previo a la dispersión.

Depresión por endogamia: Se refiere al descenso del valor promedio de un carácter cuantitativo en una población endógama. Hace referencia a la reducción de los componentes de la adecuación biológica en una población con un nivel dado de endogamia.

Deriva génica: Fuerza evolutiva que cambia la frecuencia de los alelos de las poblaciones a lo largo del tiempo. Es un efecto estocástico que emerge del rol del muestreo aleatorio de alelos en la reproducción.

Desacoplamiento espacial: Diferencia en la distribución espacial de las probabilidades de transición demográfica a lo largo del ciclo de regeneración de una planta. Muchas probabilidades de transición son el resultado directo de interacciones planta-animal (e.g., depredación de semillas).

Deuda de extinción: Concepto que se refiere a los efectos demográficos futuros, aún no visualizados, que ocurren como consecuencia de actividades humanas.

Dicogamia: Separación temporal de las funciones sexuales.

Diferencial de selección natural: Coeficiente de selección que ilustra la selección total (directa e indirecta) experimentada por un rasgo fenotípico.

Dioecia: Separación de sexos en distintos individuos de una especie.

Diplozoocoría: Dispersión secundaria de semillas por endozoocoría doble (e.g., depredación de organismos dispersores).

Dominio de escala: Fracción del gradiente de escalas en el que un determinado patrón ecológico se mantiene constante, independientemente de los cambios de escala.

Ecosistemas emergentes: Nueva combinación de especies e interacciones debida, directa o indirectamente, a la actividad humana.

Efecto Allee: Ocurre cuando la densidad de una población es extremadamente baja y por lo que la baja oportunidad de reproducción conlleva una disminución en el crecimiento poblacional y eventualmente la extinción de la población.

Efecto borde: Grado de contraste, densidad y variedad de vida que existe en la zona de transición entre comunidades vegetales colindantes. También implica un cambio abrupto en las condiciones ambientales, como

por ejemplo en el tipo de suelo, la topografía o las condiciones microclimáticas.

Eficiencia de polinización: La contribución efectuada por cada visita de un determinado polinizador al éxito reproductivo de la planta.

Endozoocoría: Proceso de dispersión de semillas que involucra un tránsito de la semilla por el tracto digestivo de los animales.

Entomofilia: Polinización realizada por la acción de los insectos visitantes de las flores

Equitatividad: Distribución de los individuos muestreados entre diferentes especies. También la abundancia relativa o proporción de individuos entre especies.

Equivalencia funcional: Repetición de funciones o de rasgos relevantes por parte de especies diferentes frente a una misma situación ambiental, lo que les atribuye efectos similares en la organización de la comunidad.

Escala funcional de la fragmentación: Dimensión espacial a la cual se hacen patentes los efectos negativos de la fragmentación del hábitat sobre la biota.

Escala perceptual: Rango de extensiones, espaciales o temporales, donde un organismo es capaz de detectar, y hacer frente a, la heterogeneidad ambiental.

Escala: Dimensión física de un objeto o proceso, en el tiempo o en el espacio.

Espaciamiento: Parámetro definitorio de la escala muestral y/o analítica que representa la dimensión, espacial o temporal, de la separación entre las muestras de un estudio ecológico.

Especialización ecológica: Polinización por un reducido número de polinizadores muy eficientes en una localidad determinada

Especialización evolutiva: Grado de adaptación de una planta a sus polinizadores.

Especies nodrizas: Especies que facilitan el reclutamiento y establecimiento de otras especies en su vecindad.

Especies exóticas: Son aquellas que ocurren fuera de su área de distribución natural debido a introducciones intencionadas o accidentales, como resultado de una actividad humana

Especies heterostilas: Especies que poseen distintos morfos los cuales varían en la longitud del estigma y los estambres.

- Especies invasoras:** Son aquellas especies exóticas que una vez llegadas a un área, son capaces establecerse, sobrevivir, regenerarse y dispersarse a gran escala y a largo plazo, alcanzando grandes densidades poblacionales.
- Especies multivoltinas:** Especies de insectos que tienen más de una generación anual.
- Especies supergeneralistas:** Especies que tienen nichos muy amplios, visitando una gran cantidad de especies de plantas en el caso de los polinizadores, o siendo visitadas por un alto número de especies de polinizadores en el caso de las plantas.
- Especies univoltinas:** Especies de insectos que presentan sólo una generación por año.
- Estequiometría en plantas:** Relación entre los diferentes elementos en los tejidos vegetales, en particular entre elementos orgánicos (C, O, H) y minerales (N, P, Mg, Fe...).
- Exocruzamiento:** Polinización entre individuos de la misma especie.
- Exozoocoría:** Proceso de dispersión de semillas en que estructuras morfológicas especiales de los propágulos facilitan su adhesión al pelo o plumaje de los agentes dispersores.
- Extensión:** Parámetro definitorio de la escala muestral y/o analítica que representa la dimensión máxima, espacial o temporal, cubierta por un estudio ecológico.
- Filogeografía:** Disciplina que estudia la estructura espacial de los lineajes genéticos para reconstruir la historia evolutiva de los linajes.
- Fitness total o Lifetime fitness:** estimación del *fitness* de un individuo a lo largo de toda su vida.
- Generalización ecológica:** El uso de un espectro amplio de recursos (\equiv polinizadores) en una localidad determinada. Operativamente, la polinización exitosa por un número elevado de especies animales en una localidad determinada.
- Generalización evolutiva:** Ausencia de rasgos adaptados a la interacción con una o unas pocas especies de animales altamente eficientes.
- Gradiente de selección natural:** Coeficiente de selección que estima la magnitud, dirección y curvatura de la selección natural actuando directamente sobre un rasgo fenotípico determinado.
- Grado:** Número de interacciones por especie.
- Hercogamia:** Separación espacial entre androceo y gineceo.
- Heredabilidad:** Proporción de la variación fenotípica en una población que es atribuible a la variación genotípica entre los individuos.
- Heterostilia:** Fenómeno relativo a las especies que presentan flores con estilos de diferente longitud en individuos distintos, al tiempo que varía también la longitud de los estambres o la altura de inserción de éstos.
- Homogeneización de la biota:** incremento en la similitud de las diferentes comunidades biológicas como consecuencia de las extinciones e introducciones de especies debidas a la actividad humana.
- Ingenieros de los ecosistemas:** Especies que, con su actividad, cambian el entorno abiótico y modifican la disponibilidad de recursos para las otras especies del ecosistema.
- Integración de especies exóticas:** Proceso por el cual una especie exótica se incorpora a la red trófica de la comunidad receptora.
- Interacción nueva:** Interacción previamente inexistente aparecida como consecuencia de las alteraciones debidas al cambio global.
- Interacciones especialistas/generalistas:** Interacciones ecológicas en las que el grado de dependencia de los interactuantes es alto (especialización) o bajo (generalismo).
- Interacciones multitróficas:** Interacciones que afectan a más de dos especies de la red trófica a la que pertenecen.
- Invasional *melttdown*:** Proceso en el cual se dan interacciones positivas entre especies invasoras y que producen ciclos de retroalimentación positiva, aumentando recíprocamente el tamaño de sus poblaciones.
- Lambda estocástica:** Tasa finita de crecimiento poblacional resultante de un modelo estocástico, y que por tanto incluye tanto un grado de incertidumbre como un intervalo de tiempo futuro sobre el que se proyecta.
- Ley de Baker:** Se refiere a la ventaja en habilidad de colonización que las especies con capacidad de reproducirse de forma independiente (por autofecundación

- o mediante clones) tienen respecto a especies dependientes de polinizadores.
- Limitación polínica:** Reducción en la cantidad de frutos y/o semillas debido a una deficiencia en calidad o cantidad de polen depositado en los estigmas.
- Megamatriz:** Conjunto de matrices individuales que describen el comportamiento de poblaciones en estudio, organizadas de forma que describen a su vez las transiciones o cambios entre los distintos estados ambientales que dichas poblaciones representan
- Meta-análisis:** Herramienta estadística que permite analizar cuantitativamente datos publicados en la literatura.
- Mirmecocoría:** Dispersión de semillas por la acción de hormigas.
- Monoecia:** Separación espacial de gametos masculinos y femeninos en una misma planta.
- Niveles tróficos:** Grupos de organismos (especies o individuos) que ocupan posiciones equivalentes en el flujo de la energía y nutrientes.
- Paisaje:** Área espacialmente heterogénea, escalada respecto a un organismo o proceso ecológico de interés.
- Principio del polinizador más eficiente:** Principio propuesto por Stebbins (1970) que sugiere que una especie vegetal dada se especializará en los polinizadores más eficientes, pasando a ser éstos también los que mayor intensidad de interacción mantienen con la planta.
- Productividad:** Producción de cultivo estimado en un área determinada. Se expresa en unidades de toneladas por hectárea.
- PVA:** *Population viability Analysis*. Método para valorar el riesgo de extinción (o persistencia) de una población, basado en datos empíricos y modelos que generalmente incluyen varios escenarios ecológicos
- Red bipartita:** Representación gráfica en la cual las interacciones mutualistas ocurren entre miembros de los dos grupos (plantas y animales).
- Red cuantitativa:** Red de interacción que contiene información sobre la intensidad de la dependencia recíproca entre las especies.
- Restauración ecológica:** Proceso de alteración intencional de un hábitat para establecer un ecosistema definido. Su objetivo es imitar la estructura, la función, la diversidad y la dinámica del ecosistema original.
- Riesgo de extinción:** Proporción de simulaciones que acaban resultando en la desaparición de todos los individuos, obtenida mediante modelos estocásticos realizados en un intervalo de tiempo futuro
- Riqueza de especies:** Número de especies de nuestra muestra. En nuestro caso, número de especies que visitan las flores de una planta determinada en una localidad dada.
- Saurofilia:** Polinización mediada por reptiles
- Servicio de polinización:** Representa el beneficio que la población humana obtiene, directa o indirectamente, de la transferencia de polen mediada por polinizadores.
- Servicio ecosistémico:** Representa las condiciones y procesos a través de las cuales los sistemas naturales y las especies que los conforman, proveen distintos beneficios para la población humana.
- Talasocoría:** Dispersión de semillas realizada por el mar
- Tamaño de grano:** Parámetro definitorio de la escala muestral y/o analítica que representa la unidad mínima de resolución, espacial o temporal, que se utiliza en un estudio ecológico.
- Tasa vital:** Cuantificación de un proceso que tiene lugar durante el ciclo de vida de un organismo, por ej. nacimiento, muerte, crecimiento, reproducción, etc.
- Topología de redes:** Se refiere al conjunto de descriptores de las redes de interacción. Incluye coeficientes de conectancia, grado, simetría-asimetría, grado, etc.
- Zigomorfía:** Clasificación geométrica relacionada con simetría floral. Se refiere a las flores que poseen un solo plano de simetría.
- Zoocoría:** Dispersión del fruto o de la diáspora vegetal por la acción de animales.

Índice de términos

- Abejas 204, 266, 272, 280, 302, 303, 305, 306, 311, 312, 315, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325
- Abejorro 255
- Abejorros 204, 252, 272, 280, 281, 293, 315, 319, 320, 379
- Acacia* 230, 231, 235, 284, 335, 389, 392
- Acacia caven* 235, 335
- Acer opalus* subsp. *granatense* 335
- Actinomorfa 331, 335
- Actividad humana 217, 244, 287, 332, 333
- Adaptación 298, 332
- Adecuación biológica 233, 248, 332
- Aeonium holochrysum* 335
- Agamospermia 263
- Agamospermia 331, 335
- Agaonidae 335, 385
- Agricultura 196, 313, 316, 317, 318, 321, 322, 329
- Agrius cingulata* 335
- Agroecosistema 228, 335
- Alsinoideae 335, 398
- Alstroemeria aurea* 255, 261, 335
- Amazonía 301, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 310, 312, 335
- América 263, 264, 278, 284, 319, 322, 335
- Anemofilia 280
- Angiospermas 265, 278, 279, 280, 311, 315
- Angraecum sesquipedale* 335
- Anidamiento 293
- Antophora alluaudi* 335
- Apidae 204, 305, 320, 335, 358, 376, 391, 396
- Apini 305, 335
- Apis mellifera* 249, 251, 252, 257, 260, 280, 305, 312, 315, 319, 322, 323, 324, 335, 347, 360, 382, 396, 399
- Apocynaceae 335, 355, 368, 379
- Apodemus* 335
- Apodemus sylvaticus* 335
- Apoidea 204, 319, 335, 343, 364, 371, 388
- Área cultivada 318, 325, 326, 327
- Arecaceae 308, 309, 335, 354, 377, 395, 400
- Argentina 224, 252, 255, 319, 323, 324, 329, 335, 343, 351, 353, 360, 379
- Aristotelia chilensis* 335
- Asia 261, 322, 335
- Asimetría 206, 211, 254, 260, 334
- Asparagaceae 335
- Asparagus nesiotis* 335
- Asteraceae 268, 335, 354, 359
- Astrocaryum vulgare* 310, 335, 382
- Atmósfera 288
- Attalea maripa* 310, 335, 395
- Australia 280, 320, 323, 335, 365, 383, 384, 385, 392
- Austrocedrus chilensis* 335
- Autocompatibilidad 263, 266, 272, 277, 278, 285, 318
- Autoincompatibilidad 212, 277, 279, 318
- Autogamia 205, 266, 272, 277, 278, 279, 292
- Aves frugívoras 227, 234, 240, 241, 242, 243, 244, 283, 376
- Baccharis linearis* 235, 335, 350
- Balanophoraceae 335
- Banco de semillas 208, 219, 221, 283, 284
- Baridinae 309, 335, 395
- Beilschmiedia miersii* 243, 335
- Bencomia 335, 365
- Berberis vulgaris* 335
- Bidens* 335
- Bignoniaceae 306, 335, 361
- Biodiversidad 196, 198, 200, 221, 224, 247, 259, 263, 301, 302, 303, 305, 307, 310, 312, 313, 315, 316, 319, 321, 394
- Biogeografía de Islas 335
- Bombacaceae 335, 363
- Bombus canariensis* 335
- Bombus dahlbomii* 255, 335
- Bombus ruderatus* 249, 253, 255, 335
- Bombus terrestris* 252, 335, 355, 368
- Borderea chouardii* 335
- Bosque esclerófilo 235
- Bosque templado 216, 248, 249, 253, 254, 344
- Bos taurus* 297, 335
- Brasil 301, 308, 309, 313, 320, 335, 354, 360, 369, 382
- Brassicaceae 336
- Brassica kaber* 335, 372
- Brassica napus* 228, 335

- Bromeliaceae 336
Bruchidae 220, 231, 310, 336
Brunsvigia radulosa 221, 230, 336, 397
Buxaceae 336, 373
Buxus balearica 336, 373
- Cactaceae 57, 59, 167, 336
Cadena trófica 293
Caesalpinia gilliesii 46, 84, 85, 90, 336, 354, 379
Café 71, 326, 319, 322, 325, 326, 327, 328
Calathea ovadensis 108, 336
California 164, 7, 284, 325, 336, 363, 367, 372, 383, 386, 390, 397
Callionima griseocens 47, 336
Cambio climático 186, 196, 197, 234, 292, 293, 298
Cambio global 7, 367, 197, 247, 287, 288, 289, 290, 291, 293, 294, 296, 297, 298, 299, 333
Camellia japonica 118, 336
Campanula 71, 161, 336, 348, 368, 261
Campanulaceae 167, 255, 336, 344
Campanula glomerata 71, 336
Camponotus cruentatus 121, 336
Canadá 164, 279, 325, 336
Carabidae 308, 336, 378
Carapa guianensis 306, 336, 227
Carbono 215, 289
Carduus nutans 253, 336, 369, 390, 249
Carpobrotus 177, 168, 261, 336, 379, 397, 261
Carpobrotus edulis 168, 261, 336, 261
Caryophyllaceae 165, 166, 336, 369, 384, 398
Ceiba pentandra 167, 336, 363
Centaurea jacea 152, 336
Centaurea solstitialis 280, 336
Centris 319, 336, 360
Centrosema virginianum 167, 336, 391
Cephalotrigona capitata 306, 336
Cerambycidae 308, 336
Cerapotogonidae 320, 336
Cestrum parqui 48, 58, 57, 336
Chrysomelidae 308, 336, 393
Chusquea culeou 144, 336
Ciclo de vida 83, 87, 19, 26, 8, 5, 16, 18, 200, 202, 222, 233, 244, 309, 334
Cirsium vulgare 253, 336, 249
Citrus 318, 323, 336, 353, 383, 324
Citrus paradisi 323, 336, 353, 324
Clarkia xantiana spp. *xantiana* 70, 336
Cleridae 308, 336
Cneoraceae 172, 336, 394
Cneorum tricoccon 172, 255, 336, 387, 394
CO₂ 388, 288, 289, 290, 291, 336, 347, 355, 357, 371, 372, 374, 380, 383, 386
Coeficiente de selección 331, 332, 333, 336
Coevolución 15, 17, 170, 153, 252, 307
Coffea arabica 71, 336, 371
Coffea canephora 71, 325, 336, 371, 326
Coleoptera 231, 308, 310, 336, 344, 346, 354, 359, 376, 378, 384, 393, 395, 398
Colydiidae 308, 336
Compensación de densidades 157, 158, 178
Competencia 14, 50, 146, 219, 240, 245, 247, 256
Complementariedad de nicho 321
Compositae 235, 336
Comunidad 8, 19, 229, 199, 203, 205, 211, 213, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 228, 229, 248, 249, 251, 255, 287, 292, 296, 299, 305, 310, 311, 321, 331, 332, 333
Conectancia 19, 334
Conservación 172, 394, 196, 198, 200, 221, 222, 224, 260, 263, 301, 303, 307, 309, 310, 311, 312, 316, 319, 326, 327, 328, 346, 385
Control biológico 217, 302
Coprosma 165, 142, 336
Coprosma propinqua 172, 336
Cordillera Cantábrica 134, 177
Corvus corax 170, 121, 336, 381
Cosecha 96, 177, 209
Costa Rica 107, 305, 320, 336, 344, 346, 361, 363, 377
Craniolaria 58, 336
Crassulaceae 169, 142, 336
Crataegus monogyna 134, 173, 336, 226
Crisis de la polinización 290
Cryptocarya alba 239, 197, 233, 234, 235, 236, 240, 241, 243, 244, 245, 336, 350, 353
Cuajado de frutos 153, 325
Cuaternario 185, 336
Cucurbitaceae 318, 336, 351
Cultivo 117, 324, 303, 318, 323, 324, 325, 326, 327, 334
Curculio camelliae 118, 336
Curculionidae 398, 308, 309, 310, 336, 344, 346, 359, 384, 395, 396
Cyclura 157, 336

- Cyclura cornuta* 173, 336
Cypripedium calceolus 110, 336
Cytisus scoparius 110, 252, 253, 336, 383
- Dactylanthus taylorii* 169, 336
Daphne rodriguezii 172, 173, 336
 Darwin 4, 14, 36, 44, 45, 77, 181, 186, 6, 336, 355
Dasyscyolia ciliata 168, 336
 Declinación de polinizadores 322, 336
 Deforestación 215, 303, 304, 313, 322
 Degradación ambiental 5, 62, 70, 71, 97, 101
 Demografía 14, 16, 32, 196, 208, 219, 222, 223, 233, 234, 239
 Dependencia 70, 96, 104, 105, 106, 109, 110, 131, 133, 138, 152, 317, 197, 203, 205, 208, 211, 223, 254, 267, 276, 278, 280, 285, 292, 296, 299, 309, 310, 315, 317, 318, 321, 328, 333, 334
 Depredación 96, 105, 109, 131, 133, 154, 231, 200, 215, 216, 218, 219, 220, 221, 223, 230, 231, 240, 245, 247, 292, 299, 302, 303, 305, 332, 353
 Depredación de semillas 77, 117, 353, 218, 219, 220, 221, 223, 245, 292, 303, 332
 Depresión por endogamia 115
Depressaria pastinacella 27, 337
Derelomini 309, 337
 Deriva génica 332, 337
 Desarrollo 84, 96, 17, 25, 28, 31, 95, 104, 107, 108, 120, 121, 125, 313, 196, 198, 199, 200, 201, 213, 215, 216, 220, 290, 293, 297, 301, 302, 303, 307, 309, 310, 312, 313
 Deuda de extinción 222
 Dicogamia 332, 337
 Diferencial 84, 332, 337
 Diferencial de selección 95, 332, 337
 Dinámica poblacional 16, 37, 208, 215, 222
Dinizia excelsa 305, 337
 Dioecia 332, 337
 Diplozoocoría 332, 337
 Diptera 230, 337, 231
Dipteryx odorata 306, 337
 Dispersión 16, 187, 227, 196, 197, 200, 202, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 218, 222, 223, 226, 233, 234, 235, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 248, 249, 260, 265, 266, 267, 268, 271, 275, 276, 278, 282, 283, 284, 285, 292, 293, 299, 302, 303, 305, 306, 307, 331, 332, 333, 352, 376, 385, 395
 Dispersión de semillas 170, 5, 214, 196, 197, 200, 209, 210, 211, 213, 223, 233, 234, 240, 241, 243, 244, 248, 265, 267, 275, 278, 292, 293, 299, 302, 332, 333, 352, 376, 395
 Dispersión horizontal 170
 Dispersión vertical 177
 Disrupción mutualista 186
 Distancia al bosque 326
 Distancia filogenética 26
 Diversidad 173, 334, 196, 198, 199, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 209, 211, 212, 216, 219, 221, 222, 223, 252, 259, 263, 278, 279, 290, 291, 293, 301, 302, 304, 306, 307, 310, 312, 313, 315, 316, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 327, 328, 329
Ducula pacifica 337, 378
- Economía 158, 301, 302, 312, 317
 Ecosistema 62, 163, 170, 183, 193, 6, 231, 199, 204, 205, 231, 242, 260, 278, 287, 289, 299, 302, 304, 307, 331, 333, 334
 Efectividad 39, 54, 75, 107, 238
 Efecto Allee 283
 Efecto borde 324, 326, 327, 328, 326
 Eficacia 45, 72, 73, 202, 238, 299, 239
 Eficiencia 71, 239, 197, 202, 238, 240, 279, 288, 307, 321, 324, 325
 Eficiencia de polinización 332, 337
Eichhornia paniculata 167, 337, 346
Elaenia albiceps 144, 337
 Elasticidad 92, 99, 157
 Encajamiento 29, 30, 167, 175
 Endemicidad 157, 174
 Endogamia 77, 131, 199, 332, 337
 Endozoocoría 173, 174, 63, 332
 ENSO 382
 Entomofilia 332, 337
 Equitatividad 332, 337
 Erirrhinae 309, 337
Eristalis tenax 337, 249
Erysimum medihispanicum 44, 337, 361
 Escala espacial 188, 19, 178, 204, 316, 325
 Escala temporal 168
 Escarabajo 44, 308, 311
 Esfíngido 8, 177, 193
 España 14, 177, 297, 337, 376, 297

- Especialización 34, 192, 208, 203, 205, 206, 207, 208, 210, 211, 212, 251, 252, 265, 266, 271, 272, 274, 275, 277, 280, 281, 296, 307, 333
- Especie clave 177, 297
- Especie exótica 247, 252, 260, 263, 333, 250
- Especie introducida 69, 186, 197, 253, 281
- Especie invasora 184, 45, 62, 255, 256, 257, 258, 259, 264, 261
- Especie nativa 255, 257, 258
- Estrés ambiental 169
- Euglossinae 306, 337
- Euphorbiaceae 182, 337, 344, 370
- Euphorbia obtusifolia* 45, 337, 261
- Exclusión competitiva 34
- Éxito reproductivo 209, 202, 206, 207, 208, 212, 214, 219, 220, 223, 306, 321, 332
- Exozoocoría 333, 337
- Extensión 284, 333, 337
- Extinción 337, 199, 210, 211, 221, 222, 223, 244, 255, 287, 293, 295, 297, 299, 303, 321, 332, 334
- Fabaceae 46, 51, 167
- Facilitación 16, 64, 69, 177, 181, 182, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 192, 193
- Falco tinnunculus* 174
- Fenología 84
- Fenotipo floral 5, 15, 77, 78, 83, 84, 85, 87, 88, 89, 90, 91, 92
- Ficus* 115
- Filtros demográficos 135, 136
- Fitness 77, 81, 83, 86, 87, 88, 89, 91, 95, 96, 97, 99, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 111, 122, 123, 128, 129, 130, 150, 166, 172
- Fitness total 95, 96, 97, 99, 102, 103, 104, 107, 111
- Fragmentación 7, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 158, 163, 176, 177, 178
- Freyinetia reineckei* 167
- Frugivoría 21, 33, 134, 141, 144, 147, 148, 153, 154
- Frugívoros 18, 19, 20, 21, 22, 26, 27, 28, 29, 33, 34, 37, 38, 134, 138, 140, 141, 145, 146, 148, 153, 162, 163, 170, 174, 175
- Fruto carnoso 19, 20, 22, 140, 144, 162, 191
- Fuerza selectiva 77, 89, 96, 162
- Función sexual 84, 86, 92
- Furanocumarinas 117
- Gallotia* 157, 170, 171, 172, 174, 177
- Gallotia galloti* 171
- Gallotia goliath* 172
- Geitonogamia 93
- Generalización 5, 14, 19, 26, 28, 29, 31, 34, 36, 39, 40, 49, 61, 62, 63, 64, 70, 71, 72, 75, 76, 96, 167, 177
- Genética cuantitativa 77, 130
- Gentiana 161
- Geospiza 163
- Geospiza scandens* 163
- Gestión 8, 61, 100, 101, 109, 110, 154, 155, 179
- Gradiente de selección 84, 134
- Grado 8, 14, 19, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 37, 38, 39, 40, 43, 49, 58, 62, 63, 64, 70, 71, 117, 135, 136, 137, 138, 143, 145, 148, 149, 151, 152, 153, 154, 157, 159, 164, 177, 179, 191, 192
- granivoría 115, 125
- Grano 139, 140, 142, 144, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 155
- Greya politella* 115, 116
- Habenaria gourlieana* 46, 51, 53, 54
- Hábitat 19, 35, 40, 67, 68, 69, 106, 107, 110, 133, 134, 138, 141, 144, 148, 149, 150, 151, 152, 154, 155, 158, 167, 177, 178, 183, 184, 186
- Halictus 168
- Hawái 157, 159, 163, 165, 166, 169
- Hedyotis* 166
- Helichrysum stoechas* 168
- Herbivoría floral 105, 110, 152
- Herbivoría foliar 95, 104, 109, 133
- Herbívoro 114, 115, 117, 119, 176, 189, 192
- Hercogamia 88, 162, 164, 165, 166
- Heredabilidad 79, 89, 129, 130
- Heuchera grossulariifolia* 116
- Hierba perenne 120, 152
- Hormatophila spinosa* 120
- Ilex aquifolium* 142
- Iris versicolor* 164, 166
- Isla Krakatoa 160
- Isla oceánica 175
- Isla para-oceánica 169
- Islas Azores 167
- Islas Baleares 172
- Islas Canarias 157, 160

- Islas Galápagos 177
- Japón 25, 115, 118, 119, 161, 162, 163, 176
Juniperus communis 140, 141
- Kalanchoe pinnata* 177, 178
- Lambda 98, 99, 100, 101, 103, 104, 106, 111
- Lamiaceae 70
- Lanius meridionalis* 174
- Larus michahellis* 170
- Lasius niger* 121
- Lathyrus vernus* 102, 103, 105
- Ley de potencia 25, 26, 27, 28
- Ley de potencia truncada 25, 26
- Limitación polínica 102
- Linepithema humilis* 177
- Lithophragma 116, 117
- Loxia curvirostra* 118, 130
- LTRE 100
- Lupinus arboreus* 106
- Lychnis viscaria* 69
- Lycium intricatum* 171, 174
- Macroescala 143, 144
- Macrosiphum hellebori* 121
- Maleza 263
- Mandevilla hirsuta* 167
- Mandevilla laxa* 46, 51, 52, 58, 59
- Mandevilla petraea* 46, 53
- Manduca diffissa* 48
- Manduca rustica* 47
- Manduca sexta* 52, 355
- Manduca tucumana* 56
- Manejo 8, 377, 196, 198, 224, 307, 310, 311, 315, 316, 319, 320, 322, 327, 328, 329, 374, 376
- Marsetella* 166
- Martes martes* 255
- Martyniaceae 58
- Masting 294
- Matorral 17, 228, 197, 233, 234, 235, 237, 239, 240, 243, 244, 345, 350, 356, 360
- Matriz de interacción 21, 118, 172, 29
- Matriz de proyección 97
- Mauritia flexuosa* L 309
- Mauritinus seferi* 309, 346
- Mausoleopsis aldabrensis* 168
- Mediterráneo 28, 78, 255, 360
- Megachile 177, 319
- Megachile rotundata* 177
- Meligethes aureus* 70
- Melipona panamica* 306
- Meliponinae 312, 343, 376
- Meliponini 305, 320, 358, 375
- Mesoescala 143, 106, 135
- Meta-análisis 33, 100, 206, 207, 257, 258, 261
- Metapoblaciones 113, 201
- Microescala 142, 114
- Microhábitat 192
- Microstrates* 309, 395
- Migración 107, 210, 305
- Mimosaceae 268
- Mimus thenca* 234, 244
- Mirmecocoría 334
- Modelo determinístico 98
- Molytinae 309
- Monoecia 334
- Mortalidad 96, 217, 218, 234, 240
- Mosaico Geográfico 114
- Murciélagos 169
- Mutualismo 5, 328, 198, 203, 205, 209, 211, 222, 281, 292, 296, 315, 317
- Myosotis* 161
- Mystacina robusta* 169
- NAO 291, 297, 298
- Néctar 33, 44, 253, 291, 311, 321, 325
- Neochamaelea pulverulenta* 172, 171
- Nesocodon mauritianus* 255
- Nicho 184, 250, 293, 321
- Nicho de regeneración 164, 46, 48, 51, 55, 58
- Nicotiana glauca* 46, 252, 389
- Nicotiana longiflora* 55
- Nicotiana sylvestris* 164
- Nigella* 70, 392
- Nitidulidae 19, 308
- Nitrógeno 216
- Noctuidae 144, 230
- Nodo 157, 169, 160, 161, 248, 249
- Nothofagus dombeyi* 110
- Nothoprocta perdicaria* 234
- Nueva Zelandia 247, 255, 281

- Oligoryzomys longicaudatus* 234
Operophtera brumata 291
Opuntia 163, 83, 162, 46, 261, 363, 391, 261
Opuntia stricta 167, 391
Orchidaceae 46, 54, 369, 375, 381, 390
Orquíidea 44
Osmia 319, 397
- Paisaje 8, 40, 94, 114, 128, 129, 134, 138, 140, 141, 143, 144, 145, 146, 148, 149, 151, 152, 154, 155, 128, 139, 147, 228, 199, 201, 202, 203, 204, 210, 213, 234, 235, 237, 239, 303, 305, 316, 322, 323, 327, 329, 358
- Palatabilidad 192, 193, 215
Palma 384, 308, 309, 310, 311, 361
Palmera 308
Panamá 217, 304, 344
Pandanaceae 167
Papilionoidae 306
Parasitismo 169, 200, 215, 216, 217, 247, 305, 322
Parus 115
Pastinaca sativa 189, 34
Pedicularis canadensis 106
Península Ibérica 34
Pequeño mundo 58
Pericarpo 234, 235, 239, 241
Persea lingue 235, 240, 243
Pesticidas 315, 320, 322
Petalochilinae 309
Petunia axillaris 168
Peumus boldus 235, 240
Phelsuma 165, 64
Phillyrea 293
Phillyrea latifolia 293
Phyllis 169
Phylloscopus 117
Phyllotis darwini 234
Pinus contorta subsp. *latifolia* 118
Pinus halepensis 192, 361
Pinus mugo 295
Pinus nigra 72, 295
Pinus radiata 284
Pinus sylvestris 295
Pinus sylvestris nevadensis 295
Plaga 216
- Plántulas 165, 229, 211, 213, 214, 215, 217, 219, 226, 227, 229, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 242, 243, 244, 245, 284, 292, 350
Plocama 20, 261
Poaceae 268
Población 172, 230, 199, 222, 230, 241, 278, 297, 303, 305, 306, 310, 312, 332, 333, 334
Podarcis 172
Podarcis lilfordi 189
Podophyllum peltatum 45
Polen 5, 324, 202, 203, 205, 207, 208, 210, 221, 222, 223, 248, 250, 252, 253, 256, 258, 259, 265, 279, 280, 292, 293, 303, 305, 306, 307, 308, 311, 312, 315, 321, 322, 324, 325, 326, 327, 329, 331, 334
Polinización 196, 197, 198, 200, 202, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 211, 213, 221, 222, 223, 248, 249, 252, 256, 257, 258, 259, 260, 263, 265, 266, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 277, 278, 279, 280, 281, 285, 290, 296, 299, 302, 303, 306, 307, 308, 309, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 331, 332, 333, 334, 360, 379
Polinizador 167, 261, 196, 200, 202, 203, 205, 207, 208, 209, 210, 212, 220, 222, 248, 249, 250, 253, 254, 255, 257, 258, 259, 272, 276, 277, 280, 281, 285, 292, 293, 296, 303, 305, 306, 315, 316, 319, 320, 321, 322, 323, 325, 327, 328, 332, 334
Pontederiaceae 101, 346
Portulaca oleraceae 284
Primula veris 108, 373
Primula vulgaris 136, 396
Principio del polinizador más eficiente 334
Productividad 334
Propagación vegetativa 276, 265, 268, 275, 276, 277, 278, 279, 284
Propágulos 114, 266, 275, 278, 279, 280, 282, 283, 333
Prosopis glandulosa 284
Pseudalopex griseus 235
Puntos calientes 108
PVA 334
Pycnonotus jocosus 255
Pyrope pyrope 234
- Quercus humilis* 192, 388
- Ramphastos sulfurarius* 210

- Ranunculaceae 115
Raphanus sativus 71
 Rarefacción 21, 83, 84
 Rasgo fenotípico 79, 101, 102, 104
 Reclutamiento 17, 58, 82, 120, 126
 Recompensa 55, 24, 25, 26, 34, 36
 Red bipartita 24
 Red cualitativa 32
 Red cuantitativa 24
 Red de polinización 176
 Redes complejas 14, 29, 34
 Redes ecológicas 19
 Regeneración 184
 Regla de ensamblaje 33
 Rendimiento 172
 Reptil 8
 Restauración 166
 Rhamnacea 166
Rhamnus ludovici-salvatoris 167
Rhaphithamnus 165
Rhetinodendron 162
Rhododendron kaempferi 166
 Rosaceae 168
 Rousseeaceae 71
 Rubiaceae 170, 174, 171, 174
- Saurofilia 169
 Saxifragáceas 116
 Schiedea 165
Schinus patagonicus 144
Schizogyne sericea 169
Sciurus vulgaris 118
 Scoliidae 168
 Selección difusa 115, 116, 120
 Selección direccional 58, 80, 81, 83, 88, 90, 119, 122, 123, 122
 Selección disruptiva 80, 81, 85, 90, 91, 128, 85
 Selección estabilizadora 85, 80, 81, 83, 84, 85, 86, 88, 89, 90, 91
 Selección natural 5, 15, 77, 78, 79, 80, 82, 83, 84, 88, 90, 91, 93, 119, 181
 Semilla 83, 84, 97, 125, 126, 127, 128, 129, 137, 138, 98, 126, 128
Serinus 169
 Servicio de polinización 39
 Simetría 35, 83, 85, 89, 161
- Simetría floral 89
 Síndrome 161, 166, 169, 175
 Sistema reproductivo 83, 84, 87, 93, 162, 177
Sophora microphylla 167
 Sphingidae 44
Sphinx maura 48, 53
 Sudáfrica 68, 177
 Supervivencia 15, 69, 79, 97, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 126, 129, 135, 136, 137, 138, 169, 189, 191, 192, 137
Sylvia 28, 169, 170
Sylvia borin 28
Sylvia undata 28
- Tamiasciurus hudsonicus* 117
Tanaecium 58
Taraxacum officinale 253, 261, 367, 261
Taxus baccata 142, 360
 Temperatura 30, 115, 117, 118, 120, 131, 294, 235, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 297, 304
 Tenebrionidae 308
 Teoría del Mosaico Geográfico 114, 185
 Teoría de metapoblaciones 201, 217
 Terciario 166
Tetrao urogallus 297, 382
Thaumatococcus pinnatifidus 294, 367, 391, 295
 Thymelaeaceae 166, 24, 346
Thymelaea velutina 58, 346
Tillandsia xiphioides 24
 Topología 5
 Transferencia 59, 141, 198, 202, 208, 256, 258, 259, 301, 307, 310, 313, 315, 325, 329, 334
Trichocereus 59, 244
Trichocereus candicans 120
Trifolium 228, 231, 253, 281, 373, 231
Trifolium repens 253, 373, 228
Trigonophora flammea 144
Tristerix aphyllus 244, 362
 Trópico 265
Turdus falcklandii 140, 234
- Ursus arctos* 297
 UV 11, 290, 291
- Vaccinium myrtillus* 291, 297, 359, 378, 382, 393, 297
 Variación genética 79, 82, 222

Varianza genética aditiva 79, 117, 119

Varroa jacobsoni 320

Verbenaceae 167, 393

Wahlenbergia berteroi 166

Wasmannia auropunctata 177

Xanthium strumarium 289, 381

Xenogamia 266, 272, 277, 279, 285

Xylocopa 163, 168, 319

Xylocopa darwini 163, 168

Xylocopa violacea 168

Zoocoría 159

Zorros 173, 239, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240,
244

Zosterops japonica 255

Referencias

- ABE, T. 2006a. Colonization of Nishino-shima Island by plants and arthropods 31 years after eruption. *Pacific Science* 60: 355-365.
- ABE, T. 2006b. Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Annals of Botany* 98: 317-334.
- ABSY, M.L. & W.E. KERR. 1977. Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. *Acta Amazonica* 7: 309-315.
- ABSY, M.L., E.B. BEZERRA & W.E. KERR. 1980. Plantas nectaríferas utilizadas por duas espécies de *Melipona* da Amazônia. *Acta Amazonica* 10: 271-281.
- ABSY, M.L., J.M.F. CAMARGO, W.E. KERR & I.P.A. MIRANDA. 1984. Espécies de plantas visitadas por Meliponinae (Hymenoptera: Apoidea), para coleta de pólen na região do Médio Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia* 44: 227-237.
- ABSY, M.L., W.E. KERR, A.C. MARQUES-SOUZA & J.M.F. CAMARGO. 1996. Estudos palinológicos com Meliponídeos na Amazônia. En: Congresso Brasileiro de Apicultura, 11. Confederação Brasileira de Apicultura p. 281-285.
- ACKERLY, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164: S165-S184.
- ADLER, G.H. & R. DUDLEY. 1994. Butterfly biogeography and endemism on tropical Pacific Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 52: 151-162.
- ADLER, G.H., C.C. AUSTIN & R. DUDLEY. 1995. Dispersal and speciation of skinks among archipelagos in the tropical Pacific Ocean. *Evolutionary Ecology* 9: 529-541.
- ADSERSEN, H. 1995. Research on islands: classic, recent, and prospective approaches. En: Vitousek, P.M., L.L. Loope & H. Adseren (Eds.), *Islands: biological diversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin.
- AGOSTA, S.J. & D.H. JANZEN. 2005. Body size distributions of large Costa Rican dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *Oikos* 108: 183-193.
- AGUIAR, J.P.L., H.A. MARINHO, Y.S. REBÊLO & R. SHRIMPTON. 1980. Aspectos nutritivos de alguns frutos da Amazônia. *Acta Amazonica* 10: 755-758.
- AGUILAR, R., L. ASHWORTH, L. GALETTO & M.A. AIZEN. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968-980.
- AIGNER, P.A. 2006. The evolution of specialized floral phenotypes in a fine-grained pollination environment. En: Waser, N.M. & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.
- AIZEN M.A. & P. FEINSINGER. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. En: Bradshaw, G., P. Marquet & H.A. Mooney, (Eds.), *How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*. Springer-Verlag, New York.
- AIZEN, M.A. & P. FEINSINGER. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- AIZEN, M.A. & P. FEINSINGER. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- AIZEN, M.A. 2001. Flower sex ratio, pollinator abundance, and the seasonal pollination dynamics of a protandrous plant. *Ecology* 82: 127-144.
- AIZEN, M.A., L. ASHWORTH & L. GALETTO. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- AIZEN, M.A. & D.P. VÁZQUEZ. 2006. Flower performance in human-altered habitats. En: Harder, L.D. & S.C.H. Barrett (Eds.), *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, New York.
- AIZEN, M.A. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. *Ecología Austral* 17: 7-19.
- AIZEN, M.A. & L.D. HARDER. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.
- AIZEN, M.A., C.L. MORALES & J.M. MORALES. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6: e31. doi:10.1371/journal.pbio.0060031

- ALBERT, R., H. JEONG & A.-L. BARABÁSI. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378-382.
- ALBERT, R. & A.-L. BARABÁSI. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* 74: 47-97.
- ALBRECHT, M., P. DUELLI, C. MÜLLER, D. KLEIJN & B. SCHMID. 2007. The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *Journal of Applied Ecology* 44: 813-822.
- ALCÁNTARA, J.M. & P.J. REY. 2003. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1168-1176.
- ALCÁNTARA, J.M., P.J. REY, A.J. MANZANEDA, R. BOULAY, J.M. RAMÍREZ & J.M. FEDRIANI. 2007. Geographic variation in the adaptive landscape for seed size at dispersal in the myrmecochorous *Helleborus foetidus*. *Evolutionary Ecology* 21: 411-430.
- ALCOVER, J.A., A. SANS & M. PALMER. 1998. The extent of extinctions of mammals on islands. *Journal of Biogeography* 25: 913-918.
- ALDERMAN, J., D. MCCOLLIN, S.A. HINSLEY, P.E. BELLAMY, P. PICTON & R. CROCKETT. 2005. Modelling the effects of dispersal and landscape configuration on population distribution and viability in fragmented habitat. *Landscape Ecology* 20: 857-870.
- ALDRICH, P.R. & J.L. HAMRICK. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103-105.
- ALEXANDERSSON, R. & S.D. JOHNSON. 2002. Pollinator-mediated selection on floral tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 631-636.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & M. SLATKIN. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75: 255-260.
- ALLEN-WARDELL, G., P. BERNHARDT, R. BITNER, A. BURQUEZ, S. BUCHMANN, J. CANE, P.A. COX, V. DALTON, P. FEINSINGER, M. INGRAM, D. INOUE, C.E. JONES, K. KENNEDY, P. KEVAN, H. KOPOWITZ, R. MEDELLIN, S. MEDELLIN-MORALES, G.P. NABHAN, B. PAVLIK, V. TEPEDINO, P. TORCHIO & S. WALKER. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 8-17.
- AMARAL, L.A.N., A. SCALA, M. BARTHÉLÉMY & H.E. STANLEY. 2000. Classes of small-world networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 97: 11149-11152.
- AMICO, G.C. & M.A. AIZEN. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15: 89-100.
- ANDERSON, R.S. 1993. Weevils and plants: phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant associations in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165: 197-232.
- ANDERSON, R.S. & L.D. GÓMEZ. 1997. *Systemotelus*, a remarkable new genus of weevil (Coleoptera: Curculionidae) associated with *Carludovica* (Cyclanthaceae) in Costa Rica and Panamá. *Revista de Biología Tropical* 45: 887-904.
- ANDERSON, G.J., G. BERNARDELLO, P.S. LÓPEZ, D.J. CRAWFORD & T.F. STUESSY. 2000. Reproductive biology of *Wahlenbergia* (Campanulaceae) endemic to Robinson Crusoe Island (Chile). *Plant Systematics and Evolution* 223: 109-123.
- ANDERSON, G.J., G. BERNARDELLO, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD. 2001. Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández Islands. *American Journal of Botany* 88: 220-233.
- ANDRÉN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- ANDRESEN, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- ARMBRUSTER, W.S. & A.L. HERZIG. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 1-16.
- ARMBRUSTER, W.S., M.E. EDWARDS & E.M. DEBEVEC. 1994. Floral character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology* 75: 315-329.
- ARMESTO, J.J. & J.A. MARTÍNEZ. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the Mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.

- ARMESTO, J.J. & S.T.A. PICKETT. 1985. A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 9-17.
- ARNOLD, A.E. & N.M. ASQUITH. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity and Conservation* 11: 1663-1680.
- ARNQUIST, G. & D. WOOSTER. 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 236-240.
- ARRUDA, R., D.J. RODRIGUES & T.J. IZZO. 2008. Rapid assessment of fruit-color selection by birds using artificial fruits at local scale in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 38: 291-296.
- ARTEAGA, L.L., L.F. AGUIRRE & M.I. MOYA. 2006. Seed rain produced by bats and birds in forest islands in a Neotropical savanna. *Biotropica* 38: 718-724.
- ASHMAN, T.-L. & M.T. MORGAN. 2004. Explaining phenotypic selection on plant attractive characters: male function, gender balance or ecological context? *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 553-559.
- ASHMAN, T.L., T.M. KNIGHT, J.A. STEETS, P. AMARASEKARE, M. BURD, D.R. CAMPBELL, M.R. DUDASH, M.O. JOHNSTON, S.J. MAZER, R.J. MITCHELL, M.T. MORGAN & W.G. WILSON. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- ASHMAN, T.-L. & C.J. MAJETIC. 2006. Genetic constraints on floral evolution: a review and evaluation of patterns. *Heredity* 96: 343-352.
- ASHTON, P.S., T. GIVNISH & S. APPANAH. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist* 132: 44-66.
- ASHWORTH, L., R. AGUILAR, L. GALETTO & M.A. AIZEN. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* 92: 717-719.
- ASPI, J., A. JÄKÄLÄNIEMI, J. TUOMI & P. SIKAMÄKI. 2003. Multilevel phenotypic selection on morphological characters in a metapopulation of *Silene tatarica*. *Evolution* 57: 509-517.
- ATMAR, W. & B.D. PATTERSON. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- ATSATT, P.R. & D.J. O'DOWD. 1976. Plant defense guilds. *Science* 193: 24-29.
- AYAL, Y. G.A. POLIS, Y. LUBIN AND D. E. GOLDBERG 2004. How can high animal diversity be supported in low-productivity deserts? The role of macrodetritivory and habitat physiognomy. En: Shachak, M., J.R. Gosz, S.T.A. Pickett & A. Perevolotsky (Eds.), *Biodiversity in drylands: toward a unified framework*. Oxford University Press, Oxford.
- AYRES, M.P. 1993. Plant defense, herbivory and global change. En: Kareiva, P.M., J.G. Kingsolver & R.M. Huey (Eds.), *Biotic interactions and global change*. Sinauer Associates, Sunderland.
- BACH, C.E. & D. KELLY. 2004. Effects of forest edges on herbivory in a New Zealand mistletoe, *Alepis flavida*. *New Zealand Journal of Ecology* 28: 195-205.
- BACLES, C.F.E., A.J. LOWE & R.A. ENNOS. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* 311: 628.
- BAKER, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-349.
- BAKER, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1-24.
- BALE, J.S., G.J. MASTERS, I.D. HODKINSON, C. AWMACK, T.M. BEZEMER, V.K. BROWN, J. BUTTERFIELD, A. BUSE, J.C. COULSON, J. FARRAR, J.E.G. GOOD, R. HARRINGTON, S. HARTLEY, T.H. JONES, R.L. LINDROTH, M.C. PRESS, I. SMYRNOUDIS, A.D. WATT & J.B. WHITTAKER. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8: 1-16.
- BALICK, M.J. 1979. Amazonian oil palms of promise: a survey. *Economic Botany* 33: 11-28.
- BALICK, M.J. & H.T. BECK. 1990. *Useful palms of the world: a synoptic bibliography*. Columbia University Press, New York.
- BALKENIUS, A. & A. KELBER. 2004. Colour constancy in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Journal of Experimental Biology* 207: 3307-3316.
- BALVANERA, P., C. KREMEN & M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: examples from pollination and carbon storage. *Ecological Applications* 15: 360-375.

- BALVANERA, P., A.B. PFISTERER, N. BUCHMANN, J.-S. HE, T. NAKASHIZUKA, D. RAFFAELLI & B. SCHMID. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.
- DE LA BANDERA, M.C. & A. TRAVESET. 2006. Reproductive ecology of *Thymelaea velutina* (Thymelaeaceae): factors contributing to the maintenance of heterocarpy. *Plant Systematics and Evolution* 256: 97-112.
- BARABÁSI, A.-L. & R. ALBERT. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286: 509-512.
- BARAZA, E., R. ZAMORA & J.A. HÓDAR. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113: 148-156.
- BARBOSA, F.B.C. 2001. Biotecnologia e a conservação da biodiversidade amazônica, sua inserção na política ambiental. *Cadernos de Ciência & Tecnologia, Brasília* 18: 69-94.
- BARBOSA, O. & P.A. MARQUET. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- BARBOSA, M.L.L. & R.M. VALENTE. 2003. *Mauritinus seferi* Bondar, 1960: bionomy, description of immature stages and redescription of adult (Coleoptera: Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 81-88.
- BARBOSA, V.S., I.R. LEAL, L. IANNUZZI & J. ALMEIDA-CORTEZ. 2005. Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology* 34: 701-711.
- BARONE, J.A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67: 400-409.
- BARONE, J.A. & P.D. COLEY. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. En: Guariguata, M.R. & G.H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- BARRETT, S.C.H. 1985. Floral trimorphism and monomorphism in continental and island populations of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 25: 41-60.
- BARRETT, S.C.H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. En: Lovett Doust, J. & L. Lovett Doust (Eds.), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, New York.
- BARRETT, S.C.H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 725-733.
- BARRETT, S.C.H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335-341.
- BARRETT, S.C.H. & J.S. SHORE. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Evolution* 41: 340-354.
- BARRETT, S.C.H. & B.C. HUSBAND. 1990. Variation in outcrossing rate in *Eichhornia paniculata*: the role of demographic and reproductive factors. *Plant Species Biology* 5: 41-56.
- BARRETT, S.C.H. & L.D. HARDER. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 73-79.
- BARRETT, S.C.H., M.T. MORGAN & B.C. HUSBAND. 1989. The dissolution of a complex genetic polymorphism: the evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution* 43: 1398-1416.
- BARTHELL, J.F., J.M. RANDALL, R.W. THORP & A.M. WENNER. 2001. Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications* 11: 1870-1883.
- BARUCH, Z. 1996. Ecophysiological aspects of the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of Neotropical savannas. En: Solbrig, O.T., E. Medina & J. Silva (Eds.), *Biodiversity and savanna ecosystem processes: a global perspective*. Ecological Studies 211. Springer-Verlag, Berlin.
- BASCOMPTE, J. & P. JORDANO. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. En: Pascual, M. & J.A. Dunne (Eds.), *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford.
- BASCOMPTE, J. & P. JORDANO. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- BASCOMPTE, J., C.J. MELIÁN & E. SALA. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 5443-5447.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO & J.M. OLESEN. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.

- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C.J. MELIÁN & J.M. OLESEN. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 9383-9387.
- BASILIO, A.M., D. MEDAN, J.P. TORRETTA & N.J. BARTOLONI. 2006. A year-long plant-pollinator network. *Austral Ecology* 31: 975-983.
- BATTISTI, A., M. STASTNY, E. BUFFO & S. LARSSON. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology* 12: 662-671.
- BATTISTI, A., M. STASTNY, S. NETHERER, C. ROBINET, A. SCHOPF, A. ROQUES & S. LARSSON. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15: 2084-2096.
- BAUMEISTER, D. & R.M. CALLAWAY. 2006. Facilitative effects of *Pinus flexilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plant species. *Ecology* 87: 1816-1830.
- BAWA, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-19.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- BAZZAZ, F.A. 1986. Life history of colonizing plant: some demographic, genetic and physiological features. En: Mooney, H.A. & J.A. Drake (Eds.), *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York.
- BAZZAZ, F.A., S.L. MIAO & P.M. WAYNE. 1993. CO₂-induced growth enhancements of co-occurring tree species decline at different rates. *Oecologia* 96: 478-482.
- BEATTIE, A.J. & L. HUGHES. 2002. Ant-plant interactions. En: Herrera, C.M. & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- BEEKMAN, M. & F.L.W. RATNIEKS. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology* 14: 490-496.
- BEERLING, D.J. 1999. Long-term responses of boreal vegetation to global change: an experimental and modelling investigation. *Global Change Biology* 5: 55-74.
- BELL, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B* 224: 223-265.
- BELL, J.M., J.D. KARRON & R.J. MITCHELL. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology* 86: 762-771.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., G. GARCÍA-GUZMÁN, I.D. KOSSMANN-FERRAZ. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* 91: 143-150.
- BENKMAN, C.W. 1999. The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *American Naturalist* 153: S75-S91.
- BENKMAN, C.W., W.C. HOLIMON & J.W. SMITH. 2001. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution* 55: 282-294.
- BERENBAUM, M.R. & A.R. ZANGERL. 1992. Genetics of physiological and behavioral resistance to host furanocoumarins in the parsnip webworm. *Evolution* 46: 1373-1384.
- BERENBAUM, M.R. & A.R. ZANGERL. 1998. Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 95: 13743-13748.
- BERENBAUM, M.R. & A.R. ZANGERL. 2006. Parsnip webworms and host plants at home and abroad: trophic complexity in a geographic mosaic. *Ecology* 87: 3070-3081.
- BERENBAUM, M.R., A.R. ZANGERL & J.K. NITAO. 1986. Constraints on chemical coevolution: wild parsnips and the parsnip webworm. *Evolution* 40: 1215-1228.
- BERGMANN, C. 1847. Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Studien* 3: 595-708.
- BERGMAN, K.O., J. ASKLING, O. EKBERG, H. IGNELL, H. WAHLMAN & P. MILBERG. 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27: 619-628.
- BERNARDELLO, G., G.J. ANDERSON, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD. 2001. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the an-

- giosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *The Botanical Review* 67: 255-308.
- BERNARDELLO, G., G.J. ANDERSON, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD. 2006. The angiosperm flora of the Archipelago Juan Fernández (Chile): origin and dispersal. *Canadian Journal of Botany* 84: 1266-1281.
- BERTNESS, M.D. & R. CALLAWAY. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- BERTNESS, M.D. & P.J. EWANCHUK. 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132: 392-401.
- BEZEMER, T.M. & K.J. KNIGHT. 2001. Unpredictable responses of garden snail (*Helix aspersa*) populations to climate change. *Acta Oecologica* 22: 201-208.
- BHATTACHARYA, M., R.B. PRIMACK & J. GERWEIN. 2003. Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? *Biological Conservation* 109: 37-45.
- BIERZYCHUDEK, P. 1999. Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications* 9: 1278-1287.
- BIESMEIJER, J.C., S.P.M. ROBERTS, M. REEMER, R. OHLEMÜLLER, M. EDWARDS, T. PEETERS, A.P. SCHAFFERS, S.G. POTTS, R. KLEUKERS, C.D. THOMAS, J. SETTELE & W.E. KUNIN. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- BIGGER, D.S. 1999. Consequences of patch size and isolation for a rare plant: pollen limitation and seed predation. *Natural Areas Journal* 19: 239-244.
- BINGHAM, R.A. & A.R. ORTHNER. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238-239.
- BINGGEL, P. 1996. A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Journal of Vegetation Science* 7: 121-124.
- BITTRICH, V. & M.C.E. AMARAL. 1996. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 200: 101-110.
- BJERKNES, A.-L., Ø. TOTLAND, S.J. HEGLAND & A. NIELSEN. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation* 138: 1-12.
- BLACKBURN, T.M. & K.J. GASTON. 2002. Scale in macroecology. *Global Ecology and Biogeography* 11: 185-189.
- BLAKE, J.G. & W.G. HOPPES. 1986. Resource abundance and microhabitat use by birds in an isolated East-Central Illinois woodlot. *Auk* 103: 328-340.
- BLANCHE, K.R. & S.A. CUNNINGHAM. 2005. Rainforest provides pollinating beetles for atemoya crops. *Journal of Economic Entomology* 98: 1193-1201.
- BLANCHE, K.R., J.A. LUDWIG & S.A. CUNNINGHAM. 2006. Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *Journal of Applied Ecology* 43: 1182-1187.
- BLONIS, G.J., D. VOKOU. 2002. Structural and functional divergence of *Campanula spatulata* subspecies on Mt Olympos (Greece). *Plant Systematics and Evolution* 232: 89-105.
- BLÜTHGEN, N., F. MENZEL & N. BLÜTHGEN. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BioMed Central Ecology* 6: 9.
- BLÜTHGEN, N., F. MENZEL, T. HOVESTADT, B. FIALA & N. BLÜTHGEN. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* 17: 341-346.
- BODIN, O.R., M. TENGO, A. NORMAN, J. LUNDBERG & T. ELMQVIST. 2006. The value of small size: loss of forest patches and ecological thresholds in Southern Madagascar. *Ecological Applications* 16: 440-451.
- BOHART, G.E. 1957. Pollination of alfalfa and red clover. *Annual Review of Entomology* 2: 355-380.
- BOND, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 344: 83-90.
- BOOTH, M.G. 2004. Mycorrhizal networks mediate overstorey-understorey competition in a temperate forest. *Ecology Letters* 7: 538-546.
- BORGARD, D. & P. LEGENDRE. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- BORGARD, D., P. LEGENDRE, C. AVOIS-JACQUET & H. TUOMISTO. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826-1832.
- BORGATTI, S.P. & M.G. EVERETT. 1997. Network analysis of 2-mode data. *Social Networks* 19: 243-269.

- BORRELL, B.J. 2005. Long tongues and loose niches: evolution of euglossine bees and their nectar flowers. *Biotropica* 37: 664-669.
- BORROR, D.J. & D.M. DELONG. 1988. Introdução ao estudo dos insetos. Editora Edgard Blucher Ltda., São Paulo.
- BOSCH, M. & N.M. WASER. 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. *Oecologia* 126: 76-83.
- BOSHIER, D.H. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? En: Schroth, G., G.A.B. Fonseca, C.A. Harvey, C. Gascon, H.L. Vasconcelos & A.M.N. Izac (Eds.), *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington.
- BOTH, C. & M.E. VISSER. 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11: 1606-1613.
- BOTH, C., S. BOUWHUIS, C.M. LESSELLS & M.E. VISSER. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81-83.
- BOUCHER, D.H., S. JAMES & K.H. KEELER. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- BOWERS, M.A. & J.L. DOOLEY JR. 1993. Predation hazard and seed removal by small mammals: microhabitat versus patch scale effects. *Oecologia* 94: 247-254.
- BOWERS, M.A. & J.L. DOOLEY JR. 1999. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch, and landscape scale. *Landscape Ecology* 14: 381-389.
- BRODIE, E.D., A.J. MOORE & F.J. JANZEN. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313-318.
- BRODY, A.K. & R.J. MITCHELL. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 110: 86-93.
- BRONSTEIN, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 214-217.
- BRONSTEIN, J.L. 1995. The plant-pollinator landscape. En: Hansson, L., L. Fahrig & G. Merriam (Eds.), *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman & Hall, London.
- BROOK, B.W., J.J. O'GRADY, A.P. CHAPMAN, M.A. BURGMAN, H.R. AKÇAKAYA & R. FRANKHAM. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- BROOKER, R.W. & T.V. CALLAGHAN. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207.
- BROSE, U. 2002. Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. *Pedobiologia* 46: 101-107.
- BROSI, B.J., G.C. DAILY & P.R. EHRLICH. 2007. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications* 17: 418-430.
- BROTHERS, T.S. & A. SPRINGARN. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6: 91-100.
- BROWN, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, J.C. 2001. Responding to deforestation: productive conservation, the world bank, and beekeeping in Rondonia, Brazil. *The Professional Geographer* 53: 106-118.
- BROWN, C.J. & A.A. GUBB. 1986. Invasive alien organisms in the Namib Desert, Upper Karoo and the arid and semi-arid savannas of western southern Africa. En: McDonald, I.A.W., F.J. Kruger & A.A. Ferrar (Eds.), *The ecology and management of biological invasions in southern Africa*. Oxford University Press, Oxford.
- BROWN, B.J. & R.J. MITCHELL. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 43-49.
- BROWN, B.J., R.J. MITCHELL & S.A. GRAHAM. 2002. Competition for pollination between an invasive species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology* 83: 2328-2336.
- BRUNA, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235-243.
- BRUNA, E.M. 2003. Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.
- BRUNO, J.F., J.J. STACHOWICZ & M.D. BERTNESS. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- BRYAN, E.H. 1931. Insects of Samoa: a review. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 7: 445-451.

- BRYANT, J.P., F.S. CHAPIN III & D.R. KLEIN. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- BUCHMAN, S.L. & G.P. NABHAN. 1996. The forgotten pollinators. Island Press, Washington.
- BUCKLEY, L.B. & W. JETZ. 2007. Insularity and the determinants of lizard population density. *Ecology Letters* 10: 481-489.
- BUNGE, J. & M. FITZPATRICK. 1993. Estimating the number of species: a review. *Journal of the American Statistical Association* 88: 364-373.
- BURD, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review* 60: 83-139.
- BURD, M. & H.S. CALLAHAN. 2000. What does the male function hypothesis claim? *Journal of Evolutionary Biology* 13: 735-742.
- BURDON, J.J. & P.H. THRALL. 1999. Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations. *American Naturalist* 153: S15-S33.
- BURGESS K.S., M. MORGAN & B.C. HUSBAND. 2008. Interspecific seed discounting and the fertility cost of hybridization in an endangered species. *New Phytologist* 177: 276-284.
- BURKE, M.J.W. & J.P. GRIME. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- BURKEY, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two Neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66: 139-143.
- BURNS, K.C. 2004. Scale and macroecological patterns in seed dispersal mutualisms. *Global Ecology and Biogeography* 13: 289-293.
- BURNS, K.C. 2005. A multi-scale test for dispersal filters in an island plant community. *Ecography* 28: 552-560.
- BURNS, K.C. 2006. A simple null model predicts fruit-frugivore interactions in a temperate rainforest. *Oikos* 115: 427-432.
- BUSTAMANTE, R.O. 1991. Clonal reproduction and succession: the case of *Baccharis linearis* in the Chilean matorral. *Medio Ambiente* 11: 43-47.
- BUSTAMANTE, R.O. 1992. Granivoría y espaciamento entre plántulas y sus plantas madres: el efecto de la distancia entre plantas madres. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- BUSTAMANTE, R.O. 1996. Depredación de semillas en bosques templados de Chile. En: Armesto, J.J., M.T. Kalin & C. Villagrán (Eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- BUSTAMANTE, R.O. & M. CANALS. 1995. Dispersal quality in plants: how to measure efficiency and effectiveness of a seed disperser. *Oikos* 73: 133-136.
- BUSTAMANTE, R.O. & J.A. SIMONETTI. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147: 173-183.
- BUSTAMANTE, R.O., J.A. SIMONETTI & J.E. MELLA. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? a field test. *Acta Oecologica* 13: 203-208.
- BUSTAMANTE, R.O., A.A. GREZ, J.A. SIMONETTI, R.A. VÁSQUEZ & A.M. WALKOWIAK. 1993. Antagonistic effects of frugivores on seeds of *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): consequences on seedling recruitment. *Acta Oecologica* 14: 739-745.
- BUSTAMANTE, R.O., A.M. WALKOWIAK, C.A. HENRÍQUEZ & I. SEREY. 1996. Bird frugivory and the fate of seeds of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 357-363.
- BUTZ-HURYN, V.M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *Quarterly Review of Biology* 72: 275-297.
- BUZATO, S., M. SAZIMA & I. SAZIMA. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- CADENASSO, M.L., S.T.A. PICKETT. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.
- CAGNOLO, L., M. CABIDO & G. VALLADARES. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132: 510-519.
- CAIN, M.L., B.G. MILLIGAN & A.E. STRAND. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- CALLAWAY, R.M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht.

- CALLAWAY, R.M. & F.I. PUGNAIRE. 2007. Facilitation in plant communities. En: Pugnaire, F.I. & F. Valladares (Eds.), *Functional plant ecology*. CRC Press, Boca Raton.
- CALLAWAY, R.M., Z. KIKVIDZE & D. KIKODZE. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89: 275-282.
- CALLAWAY, R.M., D. KIKODZE, M. CHIBOSHVILI & L. KHET-SURIANI. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856-1862.
- CALLAWAY, R.M., R.W. BROOKER, P. CHOLER, Z. KIKVIDZE, C.J. LORTIE, R. MICHALET, L. PAOLINI, F.I. PUGNAIRE, B. NEWINGHAM, E.T. ASCHEHOUG, C. ARMAS, D. KIKODZE & B.J. COOK. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- CALVO, R.N. & C.C. HORVITZ. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition matrix demographic approach. *American Naturalist* 136: 499-516.
- CALVO-IRABIÉN, L.M. & A. ISLAS-LUNA. 1999. Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany* 86: 1108-1113.
- CALZAVARA, B.B.G. 1972. Açaizeiro, recomendações básicas. EMBRAPA/CPATU, Brazil.
- CAMARGO, J.L.C. & V. KAPOS. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- CAMARGO-RICALDE, S.L., S.D. SHIVCHARN & V. GARCÍA-GARCÍA. 2004. Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 58: 423-437.
- CAMPBELL, K. & C.J. DONLAN. 2005. Feral goat eradications on islands. *Conservation Biology* 19: 1362-1374.
- CAN-ALONZO, C., J.J.G. QUEZADA-EUÁN, P. XIU-ANGONA, H. MOO-VALLE, G.R. VALDOVINOS-NUÑEZ & S. MEDINA-PERALTA. 2005. Pollination of 'criollo' avocados (*Persea americana*) and the behavior of associated bees in subtropical México. *Journal of Apicultural Research* 44: 3-8.
- CANE, J.H. 2002. Pollinating bees (Hymenoptera: Apiformes) of U.S. alfalfa compared for rates of pod and seed set. *Journal of Economic Entomology* 95: 22-27.
- CANE, J.H. & V.J. TEPEDINO. 2001. Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: detection, evidence, and consequences. *Conservation Ecology* 5:1.
- CANTO-AGUILAR, M.A. & V. PARRA-TABLA. 2000. Importance of conserving alternative pollinators: assessing the pollination efficiency of the squash bee, *Peponapis limitaris* in *Cucurbita moschata* (Cucurbitaceae). *Journal of Insect Conservation* 4: 203-210.
- CARDOSO DA SILVA, J.M. & M. TABARELLI. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- CARIVEAU, D., R.E. IRWIN, A.K. BRODY, L.S. GARCIA-MAYEYA & A. VON DER OHE. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos* 104: 15-26.
- CARLO, T.A., J.E. AUKEMA & J.M. MORALES. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. En: Dennis, A.J., E.W. Schupp, R.J. Green & D.A. Westcott (Eds.), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CAB International Press, Wallingford.
- CARLQUIST, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems in the floras of oceanic islands. *Evolution* 20: 433-455.
- CARLQUIST, S. 1974. *Island biology*. Columbia University Press, New York.
- CARREIRA, L.M.M. & M.A.G. JARDIM. 1994. Análise polínica de méis de alguns municípios do Estado do Pará-II. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém. Série Botânica* 10: 83-89.
- CARRIÈRE, S.M., M. ANDRÉ, P. LETOURMY, I. OLIVIER & D.B. MCKEY. 2002. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18: 353-374.
- CARSON, W.P. & R.B. ROOT. 2000. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70: 73-99.
- CARUSO, C.M. 2004. The quantitative genetics of floral trait variation in *Lobelia*: potential constraints on adaptive evolution. *Evolution* 58: 732-740.

- CARUSO, C.M., S.B. PETERSON & C.E. RIDLEY. 2003. Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. *American Journal of Botany* 90: 1333-1340.
- CARVAJAL, A. & G.H. ADLER. 2005. Biogeography of mammals on tropical Pacific islands. *Journal of Biogeography* 32: 1561-1569.
- CARVALHO, K.S. & H.L. VASCONCELOS. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91: 151-157.
- CARVELL, C., W.R. MEEK, R.F. PYWELL, D. GOULSON & M. NOWAKOWSKI. 2007. Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumblebee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology* 44: 29-40.
- CARVELL, C., D.B. ROY, S.M. SMART, R.F. PYWELL, C.D. PRESTON & D. GOULSON. 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation* 132: 481-489.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J.J. LOBO & E.A. FUCHS. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147.
- CASE, T.J. & R. SIDELL. 1983. Pattern and chance in the structure of model and natural communities. *Evolution* 37: 832-849.
- CASTELLÓN, T.D. & K.E. SIEVING. 2006. Landscape history, fragmentation, and patch occupancy: models for a forest bird with limited dispersal. *Ecological Applications* 16: 2223-2234.
- CASTRO, J., R. ZAMORA, J.A. HÓDAR & J.M. GÓMEZ. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10: 297-305.
- CASTRO, J., R. ZAMORA, J.A. HÓDAR, J.M. GÓMEZ & L. GÓMEZ-APARICIO. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- CASTRO, S.A., S.I. SILVA, P.L. MESERVE, J.R. GUTIÉRREZ, L.C. CONTRERAS & F.M. JAKSIC. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas de pimiento (*Schinus molle*) por el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge (IV Región, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 169-176.
- CASWELL, H. 1989. Analysis of life table response experiments I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* 46: 221-237.
- CASWELL, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- CASWELL, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- CASWELL, H. 2007. Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecology Letters* 10: 1-15.
- CAUGHLEY, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- CAVENDER-BARES, J., D.D. ACKERLY, D.A. BAUM & F.A. BAZAZ. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163: 823-843.
- CEBRIAN, J. 2004. Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecology Letters* 7: 232-240.
- CELIS-DIEZ, J.L., R.O. BUSTAMANTE & R.A. VÁSQUEZ. 2004. Assessing frequency-dependent seed size selection: a field experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 307-312.
- CENTER, T.D., T.K. VAN, F.A. DRAY JR., S.J. FRANKS, M.T. REBELO, P.D. PRATT & M.B. RAYAMAJHI. 2005. Herbivory alters competitive interactions between two invasive aquatic plants. *Biological Control* 33: 173-185.
- CHACOFF, N.P. 2006. Los ecosistemas naturales como fuente de polinizadores para cultivos en el pedemonte de las Yungas. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- CHACOFF, N.P. & M.A. AIZEN. 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering pre-montane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* 43: 18-27.
- CHACOFF, N.P. & M.A. AIZEN. 2007. Pollination requirements of pigmented grapefruit (*Citrus paradisi* Macf.) from northwestern Argentina. *Crop Science* 47: 1143-1150.
- CHACOFF, N.P., J.M. MORALES & M.P. VAQUERA. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica* 36: 109-117.
- CHACOFF, N.P., M.A. AIZEN & V. ASCHERO. 2008. Proximity to forest edge does not affect crop production despite

- pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 275: 907-913.
- CHACÓN, P. & R.O. BUSTAMANTE. 2001. The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology* 152: 137-144.
- CHAMBERS, J.C. & J.A. MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- CHAO, A. R.L. CHAZDON, R.K. COLWELL & T. SHEN. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148-159.
- CHAPIN III, F.S., M.S. TORN & M. TANETO. 1996. Principles of ecosystem sustainability. *American Naturalist* 6: 1016-1037.
- CHAPIN III, F.S., O.E. SALA & E. HUBER-SANNWALD. 2001. Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century. *Ecological studies* n° 152, Springer, Nueva York.
- CHAPMAN, C.A. & L.J. CHAPMAN. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9: 675-678.
- CHAPMAN, C.A., L.J. CHAPMAN, K. VULINEC, A. ZANNE & M.J. LAWES. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35: 382-393.
- CHAPMAN, S.K., S.C. HART, N.S. COBB, T.G. WHITHAM & G.W. KOCH. 2003. Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology* 84: 2867-2976.
- CHARLESWORTH, B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CHARLESWORTH, D. & B. CHARLESWORTH. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- CHIARELLO, A.G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71-82.
- CHIARUCCI, A., N.J. ENRIGHT, G.L.W. PERRY, B.P. MILLER & B.B. LAMONT. 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and Distributions* 9: 283-295.
- CHILDS, D.Z., M. REES, K.E. ROSE, P.J. GRUBB & S.P. ELLNER. 2004. Evolution of size-dependent flowering in a variable environment: construction and analysis of a stochastic integral projection model. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 425-434.
- CHITTKA L. & S. SCHÜRKENS. 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature* 411: 653.
- CHRISTIAN, C.E. 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413: 635-639.
- CHRISTIE, F.J. & D.F. HOCHULI. 2005. Elevated levels of herbivory in urban landscapes: are declines in tree health more than an edge effect? *Ecology and Society* 10:[online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art10>
- CIPOLLINI, M.L. 2000. Secondary compounds in fleshy fruits: evidence for adaptive functions. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 243-252.
- CLARK, J.S., E. MACKLIN & L. WOOD. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- CLARK, J.S., B. BECKAGE, P. CAMILL, B. CLEVELAND, J. HILLERISLAMBERS, J. LICHTER, J. MCLACHLAN, J. MOHAN & P. WYCKOFF. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- CLAVERO, M. & E. GARCÍA-BERTHOU. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110.
- CLEMENT, C.R. & J.E. MORA-URPI. 1987. Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*, Arecaceae): multi-use potential for the lowland humid tropics. *Economic Botany* 41: 302-311.
- CLEMENTS, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication 242, Washington D.C.
- CLEMENTS, R.E. & F.L. LONG. 1923. *Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects*. Carnegie Institute of Washington, Washington D.C.
- COCUCCI, A.A., L. GALETTO & A. SÉRSIC. 1992. El síndrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae-Caesalpinioideae). *Darwiniana* 31: 111-135.
- COHEN, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-129.

- COHEN, J.E. 1978. Food webs and niche space. Princeton University Press, Princeton.
- COLEY, P.D. 1998. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forest. *Climatic Change* 39: 455-472.
- COLEY, P.D. & J.A. BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- COLEY, P.D. & T.A. KURSAR. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. En: Smith, A.P., S.S. Mulkey & R.L. Chazdon (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- COLEY, P.D., J.P. BRYANT & F.S. CHAPIN III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- COLWELL, R.K., C.X. MAO & J. CHANG. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONNER, J.K. 2001. How strong is natural selection? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 215-217.
- CONNER, J.K. & R. NEUMEIER. 1995. Effects of black mustard population size on the taxonomic composition of pollinators. *Oecologia* 104: 218-224.
- CONNER, J.K. & D.L. HARTL. 2004. A primer of ecological genetics. Sinauer Associates, Sunderland.
- CONSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT, S. FARBER, M. GRASSO, B. HANNON, K. LIMBURG, S. NAEEM, R.V. O'NEILL, J. PARUELO, R.G. RASKIN, P. SUTTON & M. VAN DEN BELT. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- CORBET, S.A. 2000. Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96: 289-298.
- CORDEIRO, N.J. & H.F. HOWE. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- CORDEIRO, N.J. & H.F. HOWE. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 14052-14056.
- CORLETT, R.T. & I.M. TURNER. 1997. Long-term survival in tropical forest remnants in Singapore and Hong Kong. En: Laurance, W.F. & R.O. Bierregaard (Eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- CORTOPASSI-LAURINO, M., V.L. IMPERATRIZ-FONSECA, D.W. ROUBIK, A. DOLLIN, T. HEARD, I. AGUILAR, G.C. VENTURIERI, C. EARDLEY & P. NOGUEIRA-NETO. 2006. Global meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie* 37: 275-292.
- COSTA, C. 1999. Coleoptera, cap. 12. En: Brandão, C.R.F. & E.M. Canello (Eds.), *Invertebrados terrestres. Vol. V. Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX* (Joly, C.A. & C.E.M. Bicudo, orgs.). FAPESP, São Paulo.
- COSTIN, B.J., J.W. MORGAN & A.G. YOUNG. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biological Conservation* 98: 273-284.
- CÔTÉ, S.D., T.P. ROONEY, J.P. TREMBLAY, C. DUSSAULT & D.M. WALLER. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 113-147.
- COULSON, T., G.M. MACE, E. HUDSON & H. POSSINGHAM. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 219-221.
- COX, P.A. 1989. Baker's law: plant breeding systems and island colonization. En: Bock, J.H. & Y.B. Linhart (Eds.), *The evolutionary ecology of plants*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- COX, P.A. & T. ELMQVIST. 2000. Pollinator extinction in the Pacific Islands. *Conservation Biology* 14: 1237-1239.
- COX, P.A., T. ELMQVIST, E.D. PIERSON & W.E. RAINEY. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5: 448-454.
- COYNE, J.A. & H.A. ORR. 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland.
- CRAMER, J.M., R.C.G. MESQUITA & G.B. WILLIAMSON. 2007a. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation* 137: 415-423.

- CRAMER, J.M., R.C.G. MESQUITA, T. VIZCARRA-BENTOS, B. MOSER & G.B. WILLIAMSON. 2007b. Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a Central amazon endemic. *Biotropica* 39: 709-718.
- CRAWLEY, M.J. 1997a. The structure of plant communities. En: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- CRAWLEY, M.J. 1997b. Plant-herbivore dynamics. En: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- CRAWLEY, M.J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. En: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, Second edition. CABI Publishing, Wallingford.
- CRAWLEY, M.J., P.H. HARVEY & A. PURVIS. 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1251-1259.
- CRONK, Q.C.B. & J.L. FULLER. 2001. Plantas invasoras: la amenaza para los ecosistemas naturales. *Pueblos y Plantas* N° 2. WWF-UK, UNESCO. Royal Botanic Gardens, Kew. Nordan-Comunidad, Editorial Cooperativa Uruguay, Montevideo.
- CUBIÑA, A. & T.M. AIDE. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 260-267.
- CUMMINGS, C.L., H.M. ALEXANDER & A.A. SNOW. 1999. Increased pre-dispersal seed predation in sunflower crop-wild hybrids. *Oecologia* 121: 330-338.
- CUNNINGHAM, S.A. 2000a. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768.
- CUNNINGHAM, S.A. 2000b. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1149-1152.
- DAEHLER, C.C. 1998. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation* 84: 167-180.
- DAFNI, A. 1998. The threat of *Bombus terrestris* spread. *Bee World* 79: 113-114.
- DALY, K.C. & B.H. SMITH. 2000. Associative olfactory learning in the moth *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* 203: 2025-2038.
- DALY, K.C., M.L. DURTSCHI & B.H. SMITH. 2001. Olfactory-based discrimination learning in the moth, *Manduca sexta*. *Journal of Insect Physiology* 47: 375-384.
- D'ANTONIO, C.M. & P.M. VITOUSEK. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.
- DARRAULT, R.O. & C. SCHLINDWEIN. 2005. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects. *Biotropica* 37: 381-388.
- DARWIN, C. 1859. *The origin of species*. John Murray, London.
- DARWIN, C. 1862. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing*. John Murray, London.
- DAVIES, K.F., B.A. MELBOURNE & C.R. MARGULES. 2001. Effects of within-and between-patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology* 82: 1830-1846.
- DAVIS, A.R. 2003. Influence of elevated CO₂ and ultraviolet-B radiation levels on floral nectar production: a nectary-morphological perspective. *Plant Systematics and Evolution* 238: 169-181.
- DEAN, W.R.J. & S.J. MILTON. 1988. Dispersal of seeds by raptors. *African Journal of Ecology* 26: 173-176.
- DEBUSSCHE, M. & P. ISENMANN. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69: 414-426.
- DEGEN, B. & D.W. ROUBIK. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. *Biotropica* 36: 165-179.
- DEGRANDI-HOFFMAN, G., R. THORP, G. LOPER & D. EISIKOWITCH. 1992. Identification and distribution of cross-pollinating honey-bees on almonds. *Journal of Applied Ecology* 29: 238-246.
- DELAPLANE, K.S. & D.F. MAYER. 2000. *Crop pollination by bees*. CABI Publishing, London.
- DEL POZO, A.H., E.R. FUENTES, E.R. HAJEK & J.D. MOLINA. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.

- DE MARCO, P.J. & F. MONTEIRO-COELHO. 2004. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. *Biodiversity and Conservation* 13: 1245-1255.
- DEN BOER, P.J. 1986. The present status of the competitive exclusion principle. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 25-28.
- DE OLIVEIRA-CRUZ, D., B.M. FREITAS, L.A. DA SILVA, E.M.S. DA SILVA & I.G.A. BOMFIM. 2005. Pollination efficiency of the stingless bee *Melipona subnitida* on greenhouse sweet pepper (*Capsicum annum*). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 40: 1197-1201.
- D'EON, R.G., S.M. GLENN, I. PARFITT & M.-J. FORTIN. 2002. Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conservation Ecology* 6:10. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art10>
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. En: Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- DI CASTRI, F. & E.R. HAJEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile.
- DICK, C.W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2391-2396.
- DICKIE, I.A., S.A. SCHNITZER, P.B. REICH & S.E. HOBBIIE. 2005. Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecology Letters* 8: 1191-1200.
- DICKS, L.V., S.A. CORBET & R.F. PYWELL. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology* 71: 32-43.
- DIDHAM, R.K. & J.H. LAWTON. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- DIDHAM, R.K., J. GHAZOUL, N.E. STORK & A.J. DAVIS. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- DIEKÖTTER, T., K.J. HAYNES, D. MAZEFFA, T.O. CRIST. 2007. Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. *Oikos* 116: 1588-1598.
- DIJKSTRA, F.A., S.E. HOBBIIE, J.M.H. KNOPS & P.B. REICH. 2004. Nitrogen deposition and plant species interact to influence soil carbon stabilization. *Ecology Letters* 7: 1192-1198.
- DIRZO, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. & J.J. Sarukhán (Eds.), *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- DIRZO, R. & C.A. DOMÍNGUEZ. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. & T.H. Fleming (Eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht.
- DOAK, D.F. 1992. Lifetime impacts of herbivory for a perennial plant. *Ecology* 73: 2086-2099.
- DOAK, D.F., W.F. MORRIS, C. PFISTER, B.E. KENDALL & E.M. BRUNA. 2005. Correctly estimating how environmental stochasticity influences fitness and population growth. *American Naturalist* 166: E14-E21.
- DOLE, J.A. 1990. Role of corolla abscission in delayed self-pollination of *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 77: 1505-1507.
- DONALDSON, J., I. NÄNNI, C. ZACHARIADES & J. KEMPER. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- DONOSO, D.S., A.A. GREZ & J.A. SIMONETTI. 2003. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- DORMANN, C.F. & S.J. WOODIN. 2002. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16: 4-17.
- DRAKE, J.A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 159-164.
- DRAKE, J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *American Naturalist* 137: 1-26.
- DRAKE, J.A., H.A. MOONEY, F. DI CASTRI, R.H. GROVES, F.J. KRUGER, M. REJMÁNEK & M. WILLIAMSON. 1989. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester.
- DRESSLER, R.L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22: 202-210.

- DUKES, J.S. & H.A. MOONEY. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135-139.
- DUNGAN, J.L., J.N. PERRY, M.R.T. DALE, P. LEGENDRE, S. CITRON-POUSTY, M.-J. FORTIN, A. JAKOMULSKA, M. MIRITI & M.S. ROSENBERG. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25: 626-640.
- DUNNE, J.A, R.J. WILLIAMS & N.D. MARTÍNEZ. 2002a. Food web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 12917-12922.
- DUNNE, J.A., R.J. WILLIAMS & N.D. MARTÍNEZ. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.
- DUPONT, Y.L. & B.O. NIELSEN. 2006. Species composition, feeding specificity and larval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark. *Biological Conservation* 131: 475-485.
- DUPONT, Y.L., D.M. HANSEN & J.M. OLESEN. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301-310.
- DYER, L.A. & D.K. LETOURNEAU. 1999. Trophic cascades in a complex terrestrial community. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 96: 5072-5076.
- DYER, L.A. & J.O. STIREMAN III. 2003. Community-wide trophic cascades and other indirect interactions in an agricultural community. *Basic and Applied Ecology* 4: 423-432.
- EASTERLING, M.R., S.P. ELLNER & P.M. DIXON. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694-708.
- ECCLES, N.S., K.J. ESLER & R.M. COWLING. 1999. Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology* 142: 71-85.
- ECROYD, C.E. 1993. In search of the wood rose. *Forest and Bird* 267: 24-28.
- EHLERINGER, J.R., T.E. CERLING & M.D. DEARING. 2002. Atmospheric CO₂ as a global change driver influencing plant-animal interactions. *Integrative and Comparative Biology* 42: 424-430.
- EHRENDORFER, F. 1979. Reproductive biology in island plants. En: Bramwell, D. (Ed.), *Plants and islands*. Academic Press, London.
- EHRLÉN, J. 2002. Assessing the lifetime consequences of plant-animal interactions for the perennial herb *Lathyrus vernus* (Fabaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5: 145-163.
- EHRLÉN, J. 2003. Fitness components versus total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *American Naturalist* 162: 796-810.
- EHRLÉN, J. & O. ERIKSSON. 1995. Pollen limitation and population growth in a herbaceous perennial legume. *Ecology* 76: 652-656.
- EHRLÉN, J. & J. VAN GROENENDAEL. 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conservation Biology* 12: 470-474.
- EHRLÉN, J. & J. VAN GROENENDAEL. 2001. Storage and the delayed costs of reproduction in the understory perennial *Lathyrus vernus*. *Journal of Ecology* 89: 237-246.
- EHRlich, P.R. & P.H. RAVEN. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- ELDERD, B.D. & D.F. DOAK. 2006. Comparing the direct and community-mediated effects of disturbance on plant population dynamics: flooding, herbivory and *Mimulus guttatus*. *Journal of Ecology* 94: 656-669.
- ELLSTRAND, N.C. & D.R. ELAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- ELMQVIST, T., M. WALL, A.-L. BERGGREN, L. BLIX, Å. FRIOTIOFF & U. RINMAN. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: remnant trees as biological legacies. *Conservation Ecology* 5: 10.
- ELTZ, T., C.A. BRUHL, Z. IMIYABIR & K.E. LINSENMAIR. 2003. Nesting and nest trees of stingless bees (Apidae: Meliponini) in lowland dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, with implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 172: 301-313.
- ELZINGA, J.A., H. TURIN, J.M.M. VAN DAMME & A. BIÈRE. 2005. Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia* 144: 416-426.

- EPPERSON, B.K. & M.T. CLEGG. 1987. Frequency-dependent variation for outcrossing rate among flower-color morphs of *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 41: 1302-1311.
- ERIKSEN, B., U. MOLAU & M. SVENSSON. 1993. Reproductive strategies in two arctic *Pedicularis* species (Scrophulariaceae). *Ecography* 16: 154-166.
- ERIKSSON, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231-238.
- ESPINOZA, G.A., E.R. FUENTES & J.D. MOLINA. 1988. La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre. En: Fuentes, E. & S. Prenafeta (Eds.), *Ecología del paisaje en Chile Central: estudios sobre sus espacios montañosos*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA & D. MERITT. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17: 229-241.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA, D. MERITT JR., S. MONTIEL & D. CURIEL. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108: 245-257.
- EULER, M. & I.T. BALDWIN. 1996. The chemistry of defense and apparency in the corollas of *Nicotiana attenuata*. *Oecologia* 107: 102-112.
- EWEL, J.J., D.J. O'DOWD, J. BERGELSON, C.C. DAEHLER, C.M. D'ANTONIO, L.-D. GÓMEZ, D.R. GORDON, R.J. HOBBS, A. HOLT, K.R. HOPPER, C.E. HUGHES, M. LAHART, R.R.B. LEAKEY, W.G. LEE, L.L. LOOPE, D.H. LORENCE, S.M. LOUDA, A.E. LUGO, P.B. McEVOY, D.M. RICHARDSON & P.M. VITOUSEK. 1999. Deliberate introductions of species: research needs. *BioScience* 49: 619-630.
- EWERS, R.M. & R.K. DIDHAM. 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43: 527-536.
- EWERS, R.M., S. THORPE & R.K. DIDHAM. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88: 96-106.
- FAGAN, W.F., R.S. CANTRELL & C. COSNER. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- FARWIG, N., K. BOHNING-GAESE & B. BLEHER. 2006. Enhanced seed dispersal of *Prunus africana* in fragmented and disturbed forests? *Oecologia* 147: 238-252.
- FAUCHALD, P., K.E. ERIKSTAD & H. SKARSEJORD. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81: 773-783.
- FÁVERI, S.B. 2004. Efeitos da fragmentação florestal sobre as interações planta, herbívoros e inimigos naturais na Amazônia central. Tese de Doutorado. Departamento de Entomologia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais. INPA/UFAM.
- FEDRIANI, J.M., P.J. REY, J.L. GARRIDO, J. GUTIÁN, C.M. HERRERA, M. MEDRANO, A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE & X. CERDÁ. 2004. Geographical variation in the potential of mice to constrain an ant-seed dispersal mutualism. *Oikos* 105: 181-191.
- FEELEY, K.J. & J.W. TERBORGH. 2006. Habitat fragmentation and effects of herbivore (howler monkey) abundances on bird species richness. *Ecology* 87: 144-150.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. En: Futuyma, D.J. & M. Slatkin (Eds.), *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- FELDMAN, T.S., W.F. MORRIS & W.G. WILSON. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197-207.
- FENNER, M., J.E. CRESSWELL, R.A. HURLEY & T. BALDWIN. 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. *Oecologia* 130: 72-77.
- FENSTER, C.B. & M.R. DUDASH. 2001. Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica*. *Ecology* 82: 844-851.
- FENSTER, C.B., W.S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M.R. DUDASH & J.D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375-403.
- FERNÁNDEZ-CALVO, I.C. & J.R. OBESO. 2004. Growth, nutrient content, fruit production and herbivory in bilberry *Vaccinium myrtillus* L. along an altitudinal gradient. *Forestry* 77: 213-223.

- FIEBERG, J. & S.P. ELLNER. 2001. Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters* 4: 244-266.
- FISCHER, M. & D. MATTHIES. 1998. Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology* 86: 195-204.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- FLEMING, T.H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? En: Hunter, M.D., T. Ohgushi & P.W. Price (Eds.), Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- FONSECA, C.R. & J.L. JOHN. 1996. Connectance: a role for community allometry. *Oikos* 77: 353-358.
- FONSECA, C.R. & G. GANADE. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 65: 339-347.
- FONTAINE, C., I. DAJOZ, J. MERIGUET & M. LOREAU. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology* 4: e1.
- FONTEYN, P.J. & B.E. MAHALL. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *Journal of Ecology* 69: 883-896.
- FORBIS, T.A. & D.F. DOAK. 2004. Seedling establishment and life history trade-offs in alpine plants. *American Journal of Botany* 91: 1147-1153.
- FORÉ, S., R.J. HICKEY & J.L. VANKAT. 1992. Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Botany* 70: 1659-1668.
- FORMAN, J. & R.V. KESSELI. 2003. Sexual reproduction in the invasive species *Fallopia japonica* (Polygonaceae). *American Journal of Botany* 90: 586-592.
- FORTIN, M.-J. & M.R.T. DALE. 2005. Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press, Cambridge.
- FORUP, M.L. & J. MEMMOTT. 2005. The restoration of plant-pollinator interactions in hay meadows. *Restoration Ecology* 13: 265-274.
- FOSTER, R.B., J.B. ARCE & T.S. WACHTER. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. En: Estrada, A. & T.H. Fleming (Eds.), Frugivores and seed dispersal. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FOSTER, J.T. & S.K. ROBINSON. 2007. Introduced birds and the fate of Hawaiian rainforests. *Conservation Biology* 21: 1248-1257.
- FOX, G.A. & J. GUREVITCH. 2000. Population numbers count: tools for near-term demographic analysis. *American Naturalist* 156: 242-256.
- FRAGOSO, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.
- FRAGOSO, J.M.V., K.M. SILVIUS & J.A. CORREA. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
- FRANCO, M. & J. SILVERTOWN. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.
- FRANZ, N.M. & R.M. VALENTE. 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): from associations to homology. *Invertebrate Systematics* 19: 499-530.
- FREE, J.B. 1993. Insect pollination of crops, Second edition. Academic Press, London.
- FREITAS, B.M. & R.J. PAXTON. 1998. A comparison of two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 109-121.
- FRÖBORG, H. & O. ERIKSSON. 2003. Predispersal seed predation and population dynamics in the perennial understorey herb *Actaea spicata*. *Canadian Journal of Botany* 81: 1058-1069.
- FUCHS, E.J., J.A. LOBO & M. QUESADA. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17: 149-157.
- FUENTES, E.R. & E.R. HAJEK. 1979. Patterns of landscape modification in relation to agricultural practice in central Chile. *Environmental Conservation* 6: 265-271.
- FUENTES, E.R., R.D. OTAIZA, M.C. ALLIENDE, A.J. HOFFMANN & A. POIANI. 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.

- FUENTES, M., J. GUTIÁN, P. GUTIÁN, T. BERMEJO, A. LARRINAGA, P. AMÉZQUITA & S. BONGIOMO. 2001. Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruit-eating birds. *Plant Ecology* 157: 69-75.
- FUKUI, A. 2003. Relationships between seed retention time in bird's gut and fruit characteristics. *Ornithological Science* 2: 41-48.
- FURTADO, C. 1987. *Formação econômica do Brasil*. Companhia Editora Nacional, São Paulo.
- GALETTI, M., C.P. ALVES-COSTAC & E. CAZETTA. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation* 111: 269-273.
- GALETTI, M., C.I. DONATTI, A.S. PIRES, P.R. GUIMARÃES JR. & P. JORDANO. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141-149.
- GALETTO, L., R. AGUILAR, M. MUSICANTE, J. ASTEGIANO, A. FERRERAS, M. JAUSORO, C. TORRES, L. ASHWORTH & C. EYNARD. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 17: 67-80.
- GARCÍA, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839-848.
- GARCÍA, D. 2008. El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. En: Maestre, F.T., A. Escudero & A. Bonet (Eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*. Universidad Rey Juan Carlos, Asociación Española de Ecología Terrestre y Caja de Ahorros del Mediterráneo, Madrid.
- GARCÍA, D. & J.R. OBESO. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26: 739-750.
- GARCÍA, D. & R. ZAMORA. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science* 14: 921-926.
- GARCÍA, D. & R. ORTIZ-PULIDO. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27: 187-196.
- GARCÍA, D. & G. HOULE. 2005. Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): what matters most, abiotic or biotic factors? *Ecoscience* 12: 223-235.
- GARCÍA, D. & N.P. CHACOFF. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation Biology* 21: 400-411.
- GARCÍA, D., J.R. OBESO & I. MARTÍNEZ. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does scale matter? *Journal of Ecology* 93: 693-704.
- GARCÍA, D., R. ZAMORA, J.M. GÓMEZ & J.A. HÓDAR. 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. *Journal of Ecology* 89: 639-647.
- GARCÍA, M.B. & J. EHRLÉN. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.
- GARCÍA, M.B., F.X. PICÓ & J. EHRLÉN. 2008. Life span correlates with population dynamics in perennial herbaceous plants. *American Journal of Botany* 95: 258-262.
- GARCÍA-ROBLEDO, C., G. KATTAN, C. MURCIA & P. QUINTERO-MARÍN. 2005. Equal and opposite effects of floral offer and spatial distribution on fruit production and pre-dispersal seed predation in *Xanthosoma daguense* (Araceae). *Biotropica* 37: 373-380.
- GARRIDO, J.L., P.J. REY, X. CERDÁ & C.M. HERRERA. 2002. Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *Journal of Ecology* 90: 446-455.
- GASQUE, M. & P. GARCÍA-FAYOS. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189: 251-261.
- GATICA, C.D.L., S.P. GONZÁLEZ, R.A. VÁSQUEZ & P. SABAT. 2006. On the relationship between sugar digestion and diet preference in two Chilean avian species belonging to the Muscicapoidae superfamily. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 287-294.

- GAUTIER-HION, A., J.P. GAUTIER & F. MAISELS. 1993. Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys. *Plant Ecology* 107/108: 237-244.
- GENTRY, A.H. 1990. Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 118-129.
- GENTRY, P., A. GARZON, F. LUCCHINI & G. DELVARE. 1986. Polinización entomófila de la palma africana en América tropical. *Oléagineux* 41: 99-112.
- GERLACH, J.D. & K.J. RICE. 2003. Testing life history correlates of invasiveness using congeneric plant species. *Ecological Applications* 13: 167-179.
- GHAZOUL, J. 2002. Flowers at the front line of invasion? *Ecological Entomology* 27: 638-640.
- GHAZOUL, J. 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica* 36: 156-164.
- GHAZOUL, J. 2005a. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80: 413-443.
- GHAZOUL, J. 2005b. Buzziness as usual?: questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 367-373.
- GHAZOUL, J. & M. MCLEISH. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153: 335-345.
- GILLIAM, F.S. 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 94: 1176-1191.
- GITHIRU, M., L. LENS, L.A. BENNUR & C.P.K.O. OGOL. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96: 320-330.
- GIVEN, D.R. 1995. Biological diversity and the maintenance of mutualisms. En: Vitousek, P.M., L.L. Loope & H. Adersen (Eds.), *Islands: biological diversity and ecosystem function*. *Ecological Studies* 115. Springer-Verlag, Berlin.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H., A. VALIENTE-BANUET & A. ROJAS-MARTÍNEZ. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- GODLEY, E.J. 1979. Flower biology in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 17: 441-466.
- GOLDBLATT, P. & J.C. MANNING. 2000. The long-proboscid fly pollination system in southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 146-170.
- GÓMEZ, J.M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:105-116.
- GÓMEZ, J.M. 2005. Non-additive effects of ungulates on the interaction between *Erysimum mediohispanicum* and its pollinators. *Oecologia* 143: 412-418.
- GÓMEZ, J.M. & R. ZAMORA. 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805.
- GÓMEZ, J.M. & R. ZAMORA. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist* 155: 657-668.
- GÓMEZ, J.M. & R. ZAMORA. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. En: Waser, N.M. & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.
- GÓMEZ, J.M., J.A. HÓDAR, R. ZAMORA, J. CASTRO & D. GARCÍA. 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany* 79: 739-746.
- GÓMEZ, J.M., J. BOSCH, F. PERFECTTI, J. FERNÁNDEZ & M. ABDELAZIZ. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the tradeoffs of generalization. *Oecologia* 153: 597-605.
- GÓMEZ-APARICIO, L., R. ZAMORA, J.M. GÓMEZ, J.A. HÓDAR, J. CASTRO & E. BARAZA. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- GOMULKIEWICZ, R., J.N. THOMPSON, R.D. HOLT, S.L. NUISMER & M.E. HOCHBERG. 2000. Hot spots, cold spots, and the geographic mosaic theory of coevolution. *American Naturalist* 156: 156-174.
- GONZÁLES, W.L., L.H. SUÁREZ, R. GUÍÑEZ & R. MEDEL. 2007. Phenotypic plasticity in the holoparasitic mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae): consequences of trait variation for successful establishment. *Evolutionary Ecology* 21: 431-444.

- GOODWILLIE, C. 1999. Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self-incompatible annual. *American Journal of Botany* 86: 948-954.
- GORDON, D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8: 975-989.
- GOTELLI, N.J. & R.K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- GOTELLI, N.J. & D.J. McCABE. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- GOTELLI, N.J. & D.F. ENTSMINGER. 2005. EcoSim, null models software for ecology, v 7.72. Acquired Intelligence Inc and Kesey-Bearm, <http://www.homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- GOTTSBERGER, G. 1970. Beiträge zur biologie von annonaceen-blüten. *Plant Systematics and Evolution* 118: 237-279.
- GOTTSBERGER, G. 1988. The reproductive biology of the primitive Angiosperms. *Taxon* 37: 630-643.
- GOULSON, D. 2003a. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 1-26.
- GOULSON, D. 2003b. Bumblebees: their behaviour and ecology. Oxford University Press, Oxford.
- GOULSON, D., G.C. LYE & B. DARVILL. 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53: 191-208.
- GOULSON, D., M.E. HANLEY, B. DARVILL, J.S. ELLIS & M.E. KNIGHT. 2005. Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation* 122: 1-8.
- GRAAE, B.J., S. PAGH & H.H. BRUUN. 2004. An experimental evaluation of the Arctic fox (*Alopex lagopus*) as a seed disperser. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 468-473.
- GRABAS G.P. & T.M. LAVERTY. 1999. The effect of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.; Lythraceae) on the pollination and reproductive success of sympatric co-flowering wetland plants. *Ecoscience* 6: 230-242.
- GRACE, J.B. 2006. Structural equation modeling and natural systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRAHAM, C.H. 2001. Factors influencing movement patterns of keel-billed toucans in a fragmented tropical landscape in Southern Mexico. *Conservation Biology* 15: 1789-1798.
- GRAHAM, C., J.E. MARTÍNEZ-LEYVA & L. CRUZ-PAREDES. 2002. Use of fruiting trees by birds in continuous forest and riparian forest remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Biotropica* 34: 589-597.
- GRAND, J. & M.J. MELLO. 2004. A multi-scale analysis of species-environment relationships: rare moths in a pitch pine-scrub oak (*Pinus rigida-Quercus ilicifolia*) community. *Biological Conservation* 119: 495-506.
- GRANT, P.R. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution* 19: 355-367.
- GRANT, P.R. 1998. Competition exposed by knight? *Nature* 396: 216-217.
- GRANT, B.R. & P.R. GRANT. 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on the Galápagos. *Oecologia* 49: 179-187.
- GRASES, C. & N. RAMÍREZ. 1998. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 46: 1095-1108.
- GREENBERG, C.H., L.M. SMITH & D.J. LEVEY. 2001. Fruit fate, seed germination and growth of an invasive vine—an experimental test of 'sit and wait' strategy. *Biological Invasions* 3: 363-372.
- GREENLEAF, S.S. & C. KREMEN. 2006a. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation* 133: 81-87.
- GREENLEAF, S.S. & C. KREMEN. 2006b. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103: 13890-13895.
- GREENLEE, J.T. & R.M. CALLAWAY. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist* 148: 386-396.
- GREGORY, D.P. 1963-1964. Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. *Aliso* 5: 357-419.
- GRIBEL, R. & P.E. GIBBS. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat

- pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *International Journal of Plant Sciences* 163: 1035-1043.
- GRIBEL, R., P.E. GIBBS & A.L. QUEIRÓZ. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263.
- GRINNELL, J. 1917. The niche-relationship of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- GRISCOM, H.P., E.K.V. KALKO & M.S. ASHTON. 2007. Frugivory by small vertebrates within a deforested, dry tropical region of Central America. *Biotropica* 39: 278-282.
- GROOMBRIDGE, B. (Ed.). 1992. Global biodiversity: status of the earth's living resources. A report compiled by the World Conservation Monitoring Centre. Chapman & Hall, London.
- GROS, A., H.J. POETHKE & T. HOVESTADT. 2006. Evolution of local adaptations in dispersal strategies. *Oikos* 114: 544-552.
- GROSHOLZ, E.D. 2005. Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 1088-1091.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- GUARIGUATA, M.R., J.J. ROSALES-ADAME & B. FINEGAN. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14: 1046-1054.
- GUARIGUATA, M.R., H. ARIAS-LE CLAIRE & G. JONES. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405-415.
- GUERRANT, E.O. 1989. Early maturity, small flowers and autogamy: a developmental connection? En: Bock, J.H. & Y.B. Linhart (Eds.), *The evolutionary biology of plants*. Westview Press, Boulder.
- GUEVARA, S. & J. LABORDE. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- GUEVARA, S., S.E. PURATA & E. VAN DER MAAREL. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- GUEVARA, S., J. LABORDE & G. SÁNCHEZ-RIOS. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36: 99-108.
- GUEVARA, S., J. MEAVE, P. MORENO-CASASOLA & J. LABORDE. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- GUIMARÃES JR., P. & P. GUIMARÃES. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21: 1512-1513.
- GUIMARÃES JR., P.R., V. RICO-GRAY, S. FURTADO DOS REIS & J.N. THOMPSON. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 2041-2047.
- GUIMARÃES JR., P.R., C. SAZIMA, S. FURTADO DOS REIS & I. SAZIMA. 2007. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters* 3: 51-54.
- GUIMARÃES JR., P.R., M.A.M. DE AGUIAR, J. BASCOMPTE, P. JORDANO & S. FURTADO DOS REIS. 2005. Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. *Physical Review E* 71: 037101.
- GUIMERÀ, R. & L.A.N. AMARAL. 2005. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* P02001.
- GULÍAS, J., A. TRAVESET, N. RIERA & M. MUS. 2004. Critical stages in the recruitment process of *Rhamnus alaternus* L. *Annals of Botany* 93: 723-731.
- GUREVITCH, J. & L.V. HEDGES. 2001. Meta-analysis: combining results of independent experiments. En: Scheiner, S.M. & J. Gurevitch (Eds.), *Design and analysis of ecological experiments*, Second edition. Oxford University Press, Oxford.
- HABER, W.A. & G.W. FRANKIE. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.
- HACKER, S.D. & S.D. GAINES. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- HAILA, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12: 321-334.

- HAIRSTON, N.G., F.E. SMITH & L.B. SLOBODKIN. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- HALL, G. 1987. Seed dispersal by birds of prey. *Zimbabwe Science News* 21: 1-2.
- HAMMOND, P.M. 1992. Species inventory. En: World Conservation Monitoring Center (Ed.), *Global biodiversity: status of the earth's living resources*. Chapman & Hall, London.
- HAMRICK, J.L. & D.A. MURAWSKY. 1990. The breeding structure of tropical trees populations. *Plant Species Biology* 5: 157-165.
- HAMRICK, J.L. & J.D. NASON. 1996. Consequences of dispersal in plants. En: Rhodes, O.E., R.K. Chesser & M.H. Smith (Eds.), *Population dynamics in ecological space and time*. University of Chicago Press, Chicago.
- HAMRICK, J.L., M.J.W. GODT & S.L. SHERMAN-BROYLES. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.
- HANDEL, S.N. 1997. The role of plant-animal mutualisms in the design and restoration of natural communities. En: Urbanska, K.M., N.R. Webb & P.J. Edwards (Eds.), *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HANSEN, A.H., S. JONASSON, A. MICHELSEN & R. JULKUNEN-TIITTO. 2006. Long-term experimental warming, shading and nutrient addition affect the concentration of phenolic compounds in arctic-alpine deciduous and evergreen dwarf shrubs. *Oecologia* 147: 1-11.
- HANSEN, D.M., H.C. KIESBÜY, C.G. JONES & C.B. MÜLLER. 2007. Positive indirect interactions between neighboring plant species via a lizard pollinator. *American Naturalist* 169: 534-542.
- HANSKI, I.A. & M.E. GILPIN. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego.
- HANSKI, I.A. & D. SIMBERLOFF. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: Hanski, I.A. & M.E. Gilpin (Eds.), *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego.
- HANSON, T., S. BRUNSFELD & B. FINEGAN. 2006. Variation in seedling density and seed predation indicators for the emergent tree *Dipteryx panamensis* in continuous and fragmented rain forest. *Biotropica* 38: 770-774.
- HARDER, L.D. 1983. Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Canadian Journal of Zoology* 61: 1580-1586.
- HARDER, L.D. 1985. Morphology as a predictor of flower choice by bumble bees. *Ecology* 66: 198-210.
- HARDER, L.D. & S.C.H. BARRETT. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, Oxford.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HARRINGTON, G.N., A.K. IRVINE, F.H.J. CROME & L.A. MOORE. 1997. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments: a study of higher-order interactions. En: Laurance, W.F. & R.O. Bierregaard Jr. (Eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- HARRIS, F.L. & S.D. JOHNSON. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *International Journal of Tropical Insect Science* 24: 29-43.
- HARRISON, S. & L. FAHRIG. 1995. Landscape pattern and population conservation. En: Hansson, L., L. Fahrig & G. Merriam (Eds.), *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman & Hall, London.
- HARRISON, S. & E. BRUNA. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225-232.
- HARRISON, R.D., R. BANKA, I.W.B. THORNTON, M. SHANAHAN & R. YAMUNA. 2001. Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. II. The vascular flora. *Journal of Biogeography* 28: 1311-1337.
- HARTLEY, S.E. & C.G. JONES. 1997. Plant chemistry and herbivory: or why the world is green. En: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*, Second edition. Blackwell Science, Oxford.
- HARTLEY, S.E. & T.H. JONES. 2003. Plant diversity and insect herbivores: effects of environmental change in contrasting model systems. *Oikos* 101: 6-17.
- HARTLEY, S.E., S.M. GARDNER & R.J. MITCHELL. 2003. Indirect effects of grazing and nutrient addition on the hemipteran community of heather moorlands. *Journal of Applied Ecology* 40: 793-803.

- HARVEY, P.H. & M.D. PAGEL. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- HAY, M.E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *American Naturalist* 128: 617-641.
- HEARD, T.A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. *Annual Review of Entomology* 44: 183-206.
- HEARD, T.A. & A.E. DOLLIN. 2000. Stingless bee keeping in Australia: snapshot of an infant industry. *Bee World* 81: 116-125.
- HEDGES, L.V. & I. OLKIN. 1985. Statistical methods for meta-analysis. Academic Press, New York.
- HEGARTY, M.J. & S.J. HISCOCK. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytologist* 165: 411-423.
- HEGLAND, S.J. & L. BOEKE. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31: 532-538.
- HEINRICH, B. 1979. Bumblebee economics. Harvard University Press, Cambridge.
- HELFGOTT, D.M., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, R.K. JANSEN & B.B. SIMPSON. 2000. Biogeography and breeding system evolution of the woody *Bencomia* alliance (Rosaceae) in Macaronesia based on ITS sequence data. *Systematic Botany* 25: 82-97.
- HENDERSON, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review* 52: 221-259.
- HENDERSON, A., G. GALEANO & R. BERNAL. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton.
- HENDERSON, A., R. PARDINI, J.F.S. REBELLO, S. VANIN & D. ALMEIDA. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia* 52: 160-171.
- HERRERA, C.M. 1984a. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos* 42: 203-210.
- HERRERA, C.M. 1984b. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice and browsing ungulates. *Oecologia* 63: 386-393.
- HERRERA, C.M. 1984c. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.
- HERRERA, C.M. 1989a. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- HERRERA, C.M. 1989b. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- HERRERA, C.M. 1990. The adaptedness of the floral phenotype in a relictic endemic, hawkmoth-pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 40: 275-291.
- HERRERA, C.M. 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.
- HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En: Lloyd, D.G. & S.C.H. Barrett (Eds.), *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York.
- HERRERA, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs* 68: 511-538.
- HERRERA, C.M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2170-2176.
- HERRERA, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574-584.
- HERRERA, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C.M. & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford.
- HERRERA, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92: 13-20.
- HERRERA, C.M., M.C. CASTELLANOS & M. MEDRANO. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. En: Harder, L.D. & S.C.H. Barrett (Eds.), *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, Oxford.

- HERRERA, C.M., P. JORDANO, L. LÓPEZ-SORIA & J.A. AMAT. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- HERRERA, C.M., X. CERDÁ, M.B. GARCÍA, J. GUTIÁN, M. MEDRANO, P.J. REY & A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE. 2002a. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 108-121.
- HERRERA, C.M., M. MEDRANO, P.J. REY, A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE, M.B. GARCÍA, J. GUTIÁN & A.J. MANZANEDA. 2002b. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 16823-16828.
- HERRERA, J.M. & D. GARCÍA. 2008. ¿Es posible distinguir los patrones acumulativos en los cambios de escala? Un caso práctico con interacciones planta-frugívoro. En: Maestre, F.T., A. Escudero & A. Bonet (Eds.), *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*. AEET-URJ-CAM, Madrid.
- HEYWOOD, V.H. 1985. *Flowering plants of the world*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- HEWITT, N. M. & KELLMAN. 2002. Tree seed dispersal among forest fragments: II. Dispersal abilities and biogeographical controls *Journal of Biogeography* 29: 351-363.
- HILL, J.L. & P.J. CURRAN. 2001. Species composition in fragmented forests: conservation implications of changing forest area. *Applied Geography* 21: 157-174.
- HNATIUK, S.H. 1978. Plant dispersal by the Aldabran giant tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia* 36: 345-350.
- HNATIUK, R.J. & L.F.H. MERTON. 1979. A perspective of the vegetation of Aldabra. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 286: 79-84.
- HOBBS, R.J. & C.J. YATES. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- HOBBS, R.J., S. ARICO, J. ARONSON, J.S. BARON, P. BRIDGEWATER, V.A. CRAMER, P.R. EPSTEIN, J.J. EWEL, C.A. KLINK, A.E. LUGO, D. NORTON, D. OJIMA, D.M. RICHARDSON, E.W. SANDERSON, F. VALLADARES, M. VILÀ, R. ZAMORA & M. ZOBEL. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- HÓDAR, J.A. & R. ZAMORA. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* 13: 493-500.
- HÓDAR, J.A., J. CASTRO & R. ZAMORA. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* 110: 123-129.
- HÓDAR, J.A., R. ZAMORA & J. PEÑUELAS. 2004. El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- HOEKSTRA, H.E., J.M. HOEKSTRA, D. BERRIGAN, S.N. VIGNIERI, A. HOANG, C.E. HILL, P. BEERLI & J.G. KINGSOLVER. 2001. Strength and tempo of directional selection in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 98: 9157-9160.
- HOFFMANN, A.J., S. TEILLIER & E.R. FUENTES. 1989. Fruit and seed characteristics of woody species in mediterranean-type regions of Chile and California. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 43-60.
- HOHMANN, H., F. LA ROCHE, G. ORTEGA & J. BARQUÍN. 1993. Bienen, wespen und ameisen der Kanarischen Inseln (Insecta: Hymenoptera: Aculeata), Band II. Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen 12: 493-894.
- HOLLAND, J.D., D.G. BERT & L. FAHRIG. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *BioScience* 54: 227-233.
- HOLLAND, J.M., C.F.G. THOMAS, T. BIRKETT, S. SOUTHWAY & H. OATEN. 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology* 42: 1140-1152.
- HOLMES, R.D. & K. JEPSON-INNES. 1989. A neighborhood analysis of herbivory in *Bouteloua gracilis*. *Ecology* 70: 971-976.
- HOLMGREN, M., M. SCHEFFER & M.A. HUSTON. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- HOLT, R.D., J.H. LAWTON, G.A. POLIS & N.D. MARTINEZ. 1999. Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80: 1495-1504.

- HONEK, A. & Z. MARTINKOVA. 2005. Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology* 93: 335-344.
- HONNAY, O., K. VERHEYEN & M. HERMY. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- HOPKINS, H.C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the Neotropical species of *Parkia*. *Journal of Ecology* 72: 1-23.
- HORNER, M.A., T.H. FLEMING & C.T. SAHLEY. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244: 575-586.
- HORVITZ, C.C. & D.W. SCHEMSKE. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En: Estrada, A. & T.H. Fleming (Eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- HORVITZ, C.C. & D.W. SCHEMSKE. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions for a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- HORVITZ, C., D.W. SCHEMSKE & H. CASWELL. 1997. The relative "importance" of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. En: Tuljapurkar, S. & H. Caswell (Eds.), *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall, New York.
- HORVITZ, C.C., S. TULJAPURKAR & J.B. PASCARELLA. 2005. Plant-animal interactions in random environments: habitat-stage elasticity, seed-predators and hurricanes. *Ecology* 86: 3312-3322.
- HOULE, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 80: 99-108.
- HOWARTH, F.G. & W.P. MULL. 1992. Hawaiian insects and their kin. University of Hawaii Press, Honolulu.
- HOWE, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- HOWE, H.F. & J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- HOWE, H.F. & L.C. WESTLEY. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- HUISMAN, J. & H. OLFF. 1998. Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. *Ecology Letters* 1: 25-29.
- HULME, P.E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615.
- HULME, P.E. & J. KOLLMANN. 2005. Seed predators guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. En: Forget P.-M., J.E. Lambert, P.E. Hulme & S.B. Vander Wall (Eds.), *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing, Oxfordshire.
- HUNTLY, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- HURRELL, J.W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269: 676-679.
- HUSTON, M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUTCHINGS, M.J. 1988. Differential foraging for resources and structural plasticity in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 200-203.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. *A treatise on limnology*. John Wiley & Sons, New York.
- IGLIORI, D.C. 2006. Economia espacial do desenvolvimento e da conservação ambiental: uma análise sobre o uso da terra na Amazônia. *Ciência e Cultura* 58: 29-33.
- IIDA, S. & T. NAKASHIZUKA. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management* 73: 197-210.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., M. RAMALHO & A. KLEINERT-GIOVANNINI. 1993. Abelhas sociais e flores: Análise polínica como método de estudo. En: Pirani, J.R. & M. Cortopassi-Laurino (Eds.), *Flores e abelhas em São Paulo*. EDUSP/FAPESP, São Paulo.
- INGS, T.C., J. SCHIKORA & L. CHITTKA. 2005. Bumblebees, humble pollinators or assiduous invaders? A population

- comparison of foraging performance in *Bombus terrestris*. *Oecologia* 144: 508-516.
- INOUE, K. 1990. Evolution of mating systems in island populations of *Campanula microdonta*: pollinator availability hypothesis. *Plant Species Biology* 5: 57-64.
- INOUE, K. 1993. Evolution of mutualism in plant-pollinator interactions on islands. *Journal of Biosciences* 18: 525-536.
- INOUE, K., M. MAKI & M. MASUDA. 1996. Evolution of *Campanula* flowers in relation to insect pollinators on Islands. En: Lloyd, D.G. & S.C.H. Barrett (Eds.), *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York.
- INOUE, T., M. KATO, T. KAKUTANI, T. SUKA & T. ITINO. 1990. Insect-flower relationship in the temperate deciduous forest of Kibune, Kyoto: an overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contributions of the Biological Laboratory, Kyoto University* 27: 377-463.
- INOUE, B.D. 1999. Integrating nested spatial scales: implications for the coexistence of competitors on a patchy resource. *Journal of Animal Ecology* 68: 150-162.
- INOUE, B.D. 2005. Scaling up from local competition to regional coexistence across two scales of spatial heterogeneity: insect larvae in the fruits of *Apeiba membranacea*. *Oecologia* 145: 187-195.
- IPCC, 2007. Summary for Policymakers. En: *Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IVES, A.R. & H.C.J. GODFRAY. 2006. Phylogenetic analysis of trophic associations. *American Naturalist* 168: E1-E14.
- IVEY, C.T., P. MARTINEZ & R. WYATT. 2003. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 90: 214-225.
- IZQUIERDO, I., J.L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAVALETA. 2004. Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres). Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- JACQUEMYN, H., R. BRYN, M. HERMY. 2002. Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia* 130: 617-625.
- JÄGER, H., A. TYE & I. KOWARIK. 2007. Tree invasion in naturally treeless environments: impacts of quinine (*Cinchona pubescens*) trees on native vegetation in Galápagos. *Biological Conservation* 140: 297-307.
- JAKSIC, F.M., R.P. SCHLATTER & J.L. YÁÑEZ. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* 61: 254-260.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D.H. 1971a. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- JANZEN, D.H. 1971b. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- JANZEN, D.H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6: 237-259.
- JANZEN, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: Futuyma, D.J. & M. Slatkin (Eds.), *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- JANZEN, D.H. 1984. Two ways to be a tropical big moth: Santa Rosa saturniids and sphingids. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1: 85-140.
- JANZEN, F.J. & H.S. STERN. 1998. Logistic regression for empirical studies of multivariate selection. *Evolution* 52: 1564-1571.
- JARDIM, M.A.G. & P.J. STEWART. 1994. Aspectos etnobotánicos e ecológicos de palmeiras no município de Novo Airão, Estado do Amazonas, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série botânica* 10: 69-76.
- JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- JESCHKE, J.M. 2006. Density-dependent effects of prey defenses and predator offenses. *Journal of Theoretical Biology* 242: 900-907.
- JOHNSEN, S., A. KELBER, E. WARRANT, A.M. SWEENEY, E.A. WIDDER, R.L. LEE JR. & J. HERNÁNDEZ-ANDRÉS. 2006. Crepuscular and nocturnal illumination and its effects on color perception by the nocturnal hawkmoth *Deilephila elpenor*. *Journal of Experimental Biology* 209: 789-800.

- JOHNSON, L.K. & S.P. HUBBELL. 1974. Aggression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology* 55: 120-127.
- JOHNSON, S.D. & W.R. LILTVED. 1997. Hawkmoth pollination of *Bonatea speciosa* (Orchidaceae) in a South African coastal forest. *Nordic Journal of Botany* 17: 5-10.
- JOHNSON, S.D. & K.E. STEINER. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51: 45-53.
- JOHNSON, S.D. & K.E. STEINER. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143.
- JOHNSON, S.D., C.I. PETER, L.A. NILSSON & J. ÅGREN. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84: 2919-2927.
- JOHNSON, S.D., C.L. COLLIN, H.J. WISSMAN, E. HALVARSSON & J. ÅGREN. 2004. Factors contributing to variation in seed production among remnant populations of the endangered daisy *Gerbera aurantiaca*. *Biotropica* 36: 148-155.
- JOHNSTON, M.O. 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45: 1468-1479.
- JONGEJANS, E., A.W. SHEPPARD & K. SHEA. 2006. What controls the population dynamics of the invasive thistle *Carduus nutans* in its native range? *Journal of Applied Ecology* 43: 877-886.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- JORDANO, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thruses. *Vegetatio* 107/108: 85-104.
- JORDANO, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71: 479-491.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. En: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford.
- JORDANO, P. & C.M. HERRERA. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- JORDANO, P. & J.A. GODOY. 2002. Frugivory-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Levey, D.J., W.R. Silva & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford.
- JORDANO, P. & J. BASCOMPTE. 2009. Ecological correlates of interaction in complex plant-animal mutualistic networks. In review 00: 000-000.
- JORDANO, P., J. BASCOMPTE & J.M. OLESEN. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- JORDANO, P., J. BASCOMPTE & J.M. OLESEN. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: Waser, N.M. & J. Ollerton (Eds.), *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- JORDANO, P., C. GARCÍA, J.A. GODOY & J.L. GARCÍA-CASTAÑO. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 104: 3278-3282.
- JORDANO, P., F. PULIDO, J. ARROYO, J.L. GARCÍA-CASTAÑO & P. GARCÍA-FAYOS. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- JULES, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: trillium in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- JULES, E.S. & B.J. RATHCKE. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology* 13: 784-793.
- JULES, E.S., E.J. FROST, L.S. MILLS & D.A. TALLMON. 1999. Ecological consequences of forest fragmentation in the Klamath Region. *Natural Areas Journal* 19: 368-378.
- KALISZ, S., D. VOGLER, B. FAILS, M. FINER, E. SHEPARD, T. HERMAN & R. GONZALES. 1999. The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 86: 1239-1247.
- KANASHIRO, M., I.S. THOMPSON, J.A.G. YARED, M.D. LOVELESS, P. COVENTRY, R.C.V. MARTINS-DA-SILVA, B. DEGEN

- & W. AMARAL. 2002. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. *Unasylva* 53: 25-33.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- KAPOS, V., E. WANDELLI, J.L. CAMARGO & G. GANADE. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. En: Laurance W.F. & R.O. Bierregaard Jr. (Eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- KAREIVA, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. En: Hassell, M.P. & R.M. May (Eds.), *Population regulation and dynamics*. Royal Society, London.
- KARRON, J.D., R.J. MITCHELL, K.G. HOLMQUIST, J.M. BELL & B. FUNK. 2004. The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 92: 242-248.
- KASAGI, T. & G. KUDO. 2003. Variations in bumble bee preference and pollen limitation among neighboring populations: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) along snowmelt gradients. *American Journal of Botany* 90: 1321-1327.
- KATTAN, G.H. & C. MURCIA. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. En: Bradshaw, G.A., P.A. Marquet & H.A. Mooney, (Eds.), *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer Verlag, New York.
- KATTAN, G.H., H. ALVAREZ-LÓPEZ & M. GIRALDO. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
- KAUFFMAN, M.J. & J.L. MARON. 2006. Consumers limit the abundance and dynamics of a perennial shrub with a seed bank. *American Naturalist* 168: 454-470.
- KAWAKITA, A. & M. KATO. 2004. Evolution of obligate pollination mutualism in New Caledonian *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 91: 410-415.
- KAY, K.M. & D.W. SCHEMSKE. 2004. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. *Ecology* 85: 875-878.
- KEANE, R.M. & M.J. CRAWLEY. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-170.
- KEARNS, C.A. & D.W. INOUE. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience* 47: 297-307.
- KEARNS, C.A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *American Midland Naturalist* 127: 172-182.
- KEARNS, C.A. & D.W. INOUE. 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81: 1091-1095.
- KEARNS, C.A., D.W. INOUE & N.M. WASER. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- KEITT, T.H., D.L. URBAN & B.T. MILNE. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1:4.
- KELBER, A. 1996. Colour learning in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *The Journal of Experimental Biology* 199: 1127-1131.
- KELLY, D. & V.L. SORK. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- KELLY, D., A.W. ROBERTSON, J.J. LADLEY, S.H. ANDERSON & R.J. MCKENZIE. 2006. Relative (un)importance of introduced animals as pollinators and dispersers of native plants. En: Allen, R.B. & W.G. Lee (Eds.), *Biological invasions in New Zealand*. Springer-Verlag, Berlin.
- KÉRY, M., J. MADSEN & J.-D. LEBRETON. 2006. Survival of Svalbard pink-footed geese *Anser brachyrhynchus* in relation to winter climate, density and land-use. *Journal of Animal Ecology* 75: 1172-1181.
- KEVAN, P.G. 1975. Forest application of the insecticide Fenitrothion and its effect on wild bee pollinators (Hymenoptera: Apoidea) of lowbush blueberries (*Vaccinium* spp.) in southern New Brunswick, Canada. *Biological Conservation* 7: 301-309.
- KEVAN, P.G. & B.F. VIANA. 2003. The global decline of pollination services. *Biodiversity* 4: 3-8.

- KEYS, R.N., S.L. BUCHMANN & S.E. SMITH. 1995. Pollination effectiveness and pollination efficiency of insects foraging *Prosopis velutina* in south-eastern Arizona. *Journal of Applied Ecology* 32: 519-527.
- KINGSOLVER, J.G., H.E. HOEKSTRA, J.M. HOEKSTRA, D. BERRIGAN, S.N. VIGNIERI, C.E. HILL, A. HOANG, P. GIBERT & P. BEERLI. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist* 157: 245-261.
- KLEIN, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- KLEIN, A.-M., I. STEFFAN-DEWENTER & T. TSCHARNTKE. 2003a. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 955-961.
- KLEIN, A.-M., I. STEFFAN-DEWENTER & T. TSCHARNTKE. 2003b. Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. *Journal of Applied Ecology* 40: 837-845.
- KLEIN, A.-M., I. STEFFAN-DEWENTER & T. TSCHARNTKE. 2003c. Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 90: 153-157.
- KLEIN, A.-M., B.E. VAISSIÈRE, J.H. CANE, I. STEFFAN-DEWENTER, S.A. CUNNINGHAM, C. KREMEN & T. TSCHARNTKE. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 303-313.
- KNEPP, R.G., J.G. HAMILTON, J.E. MOHAN, A.R. ZANGERL, M.R. BERENBAUM & E.H. DELUCIA. 2005. Elevated CO₂ reduces leaf damage by insect herbivores in a forest community. *New Phytologist* 167: 207-218.
- KNIGHT, T.M., J.A. STEETS, J.C. VAMOSI, S.J. MAZER, M. BURD, D.R. CAMPBELL, M.R. DUDASH, M.O. JOHNSTON, R.J. MITCHELL & T.-L. ASHMAN. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 467-497.
- KOLB, A., R. LEIMU & J. EHRLÉN. 2007. Environmental context influences the outcome of a plant-seed predator interaction. *Oikos* 116: 864-872.
- KOLLMANN, J. 1997. Hypothesis on the regeneration niche of fleshy-fruited species in natural forest gaps and edges in central Europe. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 27: 85-91.
- KOLLMANN, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 29-51.
- KOLLMANN, J. & M. BUSCHOR. 2002. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology* 164: 249-261.
- KONDOH, M. 2003. Habitat fragmentation resulting in overgrazing by herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 225: 453-460.
- KÖRNER, Ch. 2000. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications* 10: 1590-1619.
- KÖRNER, Ch. & F.A. BAZZAZ. 1996. Carbon dioxide, populations, and communities. Academic Press, San Diego.
- KOSTITZIN, V.A. 1934. Symbiose, parasitisme, et evolution (étude mathématique). Hermann et Cie, Paris.
- KOTIAHO, J.S., V. KAITALA, A. KOMONEN & J. PÄIVINEN. 2005. Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 1963-1967.
- KOTLIAR, N.B. & J.A. WIENS. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- KRAFT, N.J.B., W.K. CORNWELL, C.O. WEBB & D.D. ACKERLY. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist* 170: 271-283.
- KRELL, R. & P. KENMORE. 1998. Potential economic losses if pollinators were lost: global estimates for selected commodities from FAO's productivity database. FAO presentation to international workshop on 'Conservation and Sustainable use of Pollinators in Agriculture'.
- KREMEN, C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8: 468-479.
- KREMEN, C., N.M. WILLIAMS & R.W. THORP. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 16812-16816.
- KREMEN, C., N.M. WILLIAMS, R.L. BUGG, J.P. FAY & R.W. THORP. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters* 7: 1109-1119.

- KREMEN, C., N.M. WILLIAMS, M.A. AIZEN, B. GEMMILL-HERREN, G. LEBUHN, R. MINCKLEY, L. PACKER, S.G. POTTS, T. ROULSTON, I. STEFFAN-DEWENTER, D.P. VÁZQUEZ, R. WINFREE, L. ADAMS, E.E. CRONE, S.S. GREENLEAF, T.H. KEITT, A.-M. KLEIN, J. REGETZ & T.H. RICKETTS. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299-314.
- KRISHNA, A., P.R. GUIMARÃES JR., P. JORDANO & J. BASCOMPTE. 2008. A neutral-niche theory of mutualistic networks. *Oikos* 117: 1609-1618.
- DE KROON, H., A. PLAISIER, J. VAN GROENENDAEL & H. CASWELL. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- KROPOTKIN, P. 1902. *Mutual aid: a factor in evolution*. Heinemann, London.
- KRUESS, A. & T. TSCHARNTKE. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581-1584.
- KUBISKE, M.E. & D.L. GODBOLD. 2001. Influence of CO₂ on the growth and function of roots and root system. En: Karnosky, D.F., R. Ceulemans, G.E. Scarascia-Mugnazza & J.L. Innes (Eds.), *The impact of carbon dioxide and other greenhouse gases on forest ecosystems*. CABI, Wallingford.
- KUNIN, W.E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- KUNIN, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- LADIO, A.H. & M. LOZADA. 2000. Edible wild plant use in a Mapuche community of northwestern Patagonia. *Human Ecology* 28: 53-71.
- LAMONT, B.B., P.G.L. KLINKHAMER & E.T.F. WITKOWSKI. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- LANDE, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607-615.
- LANDE, R. & S.J. ARNOLD. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- LANDSBERG, J. & C. OHMART. 1989. Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 96-100.
- LARSEN, T.H., N.M. WILLIAMS & C. KREMEN. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538-547.
- LARSON, B.M.H. & S.C.H. BARRETT. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 503-520.
- LARSON D.L., R.A. ROYER & M.R. ROYER. 2006. Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biological Conservation* 130: 148-159.
- LARSSON, M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia* 146: 394-403.
- LAU, J.A., R.E. MILLER & M.D. RAUSHER. 2008. Selection through male function favors smaller floral display size in the common morning glory *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *American Naturalist* 172: 63-74.
- LAURANCE, W.F., R.O. BIERREGAARD. 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- LAURANCE, W.F., J.M. RANKIN-DE MERONA, A. ANDRADE, S.G. LAURANCE, S. D'ANGELO, T.E. LOVEJOY & H.L. VASCONCELOS. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology* 19: 343-347.
- LAURANCE, W.F., T.E. LOVEJOY, H.L. VASCONCELOS, E.M. BRUNA, R.K. DIDHAM, P.C. STOUFFER, C. GASCON, R.O. BIERREGAARD, S.G. LAURANCE & E. SAMPAIO. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- LAURANCE, W.F., H.E.M. NASCIMENTO, S.G. LAURANCE, A. ANDRADE, J.E.L.S. RIBEIRO, J.P. GIRALDO, T.E. LOVEJOY, R. CONDIT, J. CHAVE, K.E. HARMS & S. D'ANGELO. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103: 19010-19014.
- LAVERTY, T.M. 1992. Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* 89: 502-508.
- LAVERTY, T.M. & R.C. PLOWRIGHT. 1988. Flower handling by bumblebees: a comparison of specialists and generalists. *Animal Behaviour* 36: 733-740.

- LAWESSON, J.E., G. DE BLUST, C. GRASHOF, L. FIRBANK, O. HONNAY, M. HERMY, P. HOBITZ & L.M. JENSEN. 1998. Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 106: 235-245.
- LAWRENCE, J.F. & E.B. BRITTON. 1994. Australian beetles. Melbourne University Press, Carlton.
- LAWTON, J.H. & R.M. MAY. 1995. Extinction rates. Oxford University Press, Oxford.
- LÁZARO, A. & A. TRAVESET. 2005. Spatio-temporal variation in the pollination mode of *Buxus balearica* (Buxaceae), an ambophilous and selfing species: mainland-island comparison. *Ecography* 28: 640-652.
- LE CORFF, J. & C.C. HORVITZ. 2005. Population growth versus population spread of an ant-dispersed Neotropical herb with a mixed reproductive strategy. *Ecological Modelling* 188: 41-51.
- LEDERGERBER, S., C. DOLT, S. ZSCHOKKE & B. BAUR. 2002. Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on the extent of grazing damage in *Trifolium repens* seedlings. *Acta Oecologica* 23: 329-336.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE. 1993. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam.
- LEHTILÄ, K., K. SYRJÄNEN, R. LEIMU, M.B. GARCÍA & J. EHR-LÉN. 2006. Habitat change and demography of *Primula veris*: identification of management targets. *Conservation Biology* 20: 833-843.
- LEIMU, R. & K. LEHTILÄ. 2006. Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic and Applied Ecology* 7: 224-235.
- LEISS, K.A. & P.G.L. KLINKHAMER. 2005. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6: 317-324.
- LE MAITRE, D.C., B.W. VAN WILGEN, R.A. CHAPMAN & D.H. MCKELLY. 1996. Invasive plants and water resources in the Western Cape Province, South Africa: modelling the consequences of a lack of management. *Journal of Applied Ecology* 33: 161-172.
- LENTINI, M., D. PEREIRA, D. CELENTANO & R. PEREIRA. 2005. Fatos florestais da Amazônia. Imazon, Belém.
- LEVEY, D.J. & C.W. BENKMAN. 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 41-43.
- LEVEY, D.J., W.R. SILVA & M. GALETTI. 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CABI Publishing, Wallingford.
- LEVIN, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1976.
- LEVIN, S.A. 2006. Fundamental questions in biology. *PLoS Biology* 4: e300.
- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomology Society of America* 71: 237-240.
- LEVINS, R. 1970. Extinction. *Lecture Notes in Mathematics* 2: 75-107.
- LEVINS, R. & R. LEWONTIN. 1985. The dialectical biologist. Harvard University Press, Cambridge.
- LEWINSOHN, T.M., V. NOVOTNY & Y. BASSET. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 597-620.
- LEWINSOHN, T.M., P.I. PRADO, P. JORDANO, J. BASCOMPTE & J.M. OLESEN. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174-184.
- LIENERT, J. & M. FISCHER. 2003. Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. *Journal of Ecology* 91: 587-599.
- LINDBERGH, S.M. & A.C. DE PAULA. 2003. Manual de manejo de fauna silvestre. Série: A Reserva Extrativista que Conquistamos. IBAMA-CNPT, Brasília.
- LINDENMAYER, D.B. & J. FISCHER. 2006. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Island Press, Washington.
- LINHART, Y.B. & P. FEINSINGER. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68: 745-760.
- LLORET, F., F. MÉDAIL, G. BRUNDU, I. CAMARDA, E. MORAGUES, J. RITA, P. LAMBON & P.E. HULME. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512-520.
- LLOYD, D.G. 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. *New Zealand Journal of Botany* 23: 707-722.
- LLOYD, D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences* 153: 370-380.

- LLOYD, D.G. & C.J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135-162.
- LLOYD, D.G. & S.C.H. BARRETT (Eds.). 1996. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York.
- LODGE, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 133-136.
- LOISELLE, B.A. & J.G. BLAKE. 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. *Vegetatio* 107/108: 177-189.
- LÓLADZE, I. 2002. Rising atmospheric CO₂ and human nutrition: toward globally imbalanced plant stoichiometry? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 457-461.
- LOPEZARAIZA-MIKEL, M.E., R.B. HAYES, M.R. WHALLEY & J. MEMMOTT. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10: 539-550.
- LÓPEZ-BARRERA, F., R.H. MANSON, M. GONZÁLEZ-ESPINOSA & A.C. NEWTON. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* 22:189-203
- LORD, J.M. & D.A. NORTON. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197-202.
- LORD, J.M. & J. MARSHALL. 2001. Correlations between growth form, habitat, and fruit colour in the New Zealand flora, with reference to frugivory by lizards. *New Zealand Journal of Botany* 39: 567-576.
- LORD, J.M., A.S. MARKEY & J. MARSHALL. 2002. Have frugivores influenced the evolution of fruit traits in New Zealand? En: Levey, D.J., W.R. Silva & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford.
- LOREAU, M., N. MOUQUET & A. GONZÁLEZ. 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 12765-12770.
- LOSEY, J.E. & M. VAUGHAN. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56: 311-323.
- LOTKA, A.J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- LOUDA, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. En: Leck, M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson (Eds.), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, New York.
- LOUDA, S.M. & M.A. POTVIN. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76: 229-245.
- LOUDA, S.M., M.A. POTVIN & S.K. COLLINGE. 1990. Predispersal seed predation, postdispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings of a native thistle in sandhills prairie. *American Midland Naturalist* 124: 105-113.
- LOVEJOY, T.E., R.O. BIERREGAARD JR., A.B. RYLANDS, J.R. MALCOLM, C.E. QUINTELA, L.H. HARPER, K.S. BROWN JR., A.H. POWELL, G.V.N. POWELL, H.O.R. SCHUBART & M.B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. En: Soulé, M.E. (Ed.), *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland.
- LUCK, G.W. & G.C. DAILY. 2003. Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, and foraging differ by landscape context. *Ecological Applications* 13: 235-247.
- LUYT, R. & S.D. JOHNSON. 2001. Hawkmoth pollination of the African epiphytic orchid *Mystacidium venosum*, with special reference to flower and pollen longevity. *Plant Systematics and Evolution* 228: 49-62.
- LYNCH, M. & B. WALSH. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland.
- MAAD, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution* 54: 112-123.
- MAAD, J. & R. ALEXANDERSSON. 2004. Variable selection in *Platanthera bifolia* (Orchidaceae): phenotypic selection differed between sex functions in a drought year. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 642-650.
- MACARTHUR, R.H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- MACARTHUR, R.H., J.M. DIAMOND & J.R. KARR. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.
- MACK, R.N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* 78: 107-121.
- MACK, R.N., D. SIMBERLOFF, W.M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT & F.A. BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- MAES, D. & H. VAN DYCK. 2001. Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario? *Biological Conservation* 99: 263-276.
- MAESTRE, F.T., S. BAUTISTA, J. CORTINA & J. BELLOT. 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11: 1641-1655.
- MAESTRE, F.T., J. CORTINA, S. BAUTISTA, J. BELLOT & R. VALLEJO. 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatio-temporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* 6: 630-643.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- MAGURRAN, A.E. 2004. Measuring biological diversity. *African Journal of Aquatic Science* 29: 285-286
- MALAGODI-BRAGA, K.S. & A.M.P. KLEINERT. 2004. Could *Tetragonisca angustula* Latreille (Apinae, Meliponini) be effective as strawberry pollinator in greenhouses? *Australian Journal of Agricultural Research* 55: 771-773.
- MANNING, A.D., D.B. LINDENMAYER & H.A. NIX. 2004. *Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes*. *Oikos* 104: 621-628.
- MANNING, P., J.E. NEWINGTON, H.R. ROBSON, M. SAUNDERS, T. EGGERS, M.A. BRADFORD, R.D. BARDGETT, M. BONKOWSKI, R.J. ELLIS, A.C. GANGE, S.J. GRAYSTON, E. KANDELER, S. MARHAN, E. REID, D. TSCHERKO, H.C.J. GODFRAY & M. REES. 2006. Decoupling the direct and indirect effects of nitrogen deposition on ecosystem function. *Ecology Letters* 9: 1015-1024.
- MANZANEDA, A.J. 2005. *Ecología y Evolución de la dispersión de semillas en Helleborus foetidus (Ranunculaceae). Variación geográfica en las interacciones planta-animal*. Tesis de Doctorado, Universidad de Sevilla, España.
- MANZANEDA, A.J., P.J. REY & R. BOULAY. 2007. Geographic and temporal variation in the ant-seed dispersal assemblage of the perennial herb *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 135-150.
- MARASCUILO, L.A. & J.R. LEVIN. 1983. *Multivariate statistics in the social sciences: a researcher's guide*. Brooks/Cole, Monterrey.
- MARGALEF, R. 1981. *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona.
- MARON, J.L. & S.N. GARDNER. 2000. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. *Oecologia* 124: 260-269.
- MARON, J.L. & E. CRONE. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 2575-2584.
- MARQUES-SOUZA, A.C. 1996. Fontes de pólen exploradas por *Melipona compressipes manaosensis* (Apidae: Meliponinae), abelha da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 26: 77-86.
- MARQUES-SOUZA, A.C. 1999. Características da coleta de pólen de alguns meliponíneos da Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- MARQUES-SOUZA, A.C., C.O. MOURA & B.W. NELSON. 1996. Pollen collected by *Trigona williana* (Hymenoptera: Apidae) in Central Amazonia. *Revista de Biología Tropical* 44: 567-573.
- MARQUES-SOUZA, A.C., M.L. ABSY, W.E. KERR & F.J. AGUILERA-PERALTA. 1995. Pólen coletado por duas espécies de meliponíneos (Hymenoptera: Apidae) da Amazônia. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 855-864.
- MARQUES-SOUZA, A.C., I.P.A. MIRANDA, C.O. MOURA, A. RABELO & E.M. BARBOSA. 2002. Características morfológicas e bioquímicas do pólen coletado por cinco espécies de meliponíneos da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 32: 217-229.
- MÁRQUEZ, A.L., R. REAL & J.M. VÁRGAS. 2004. Dependence of broad-scale geographical variation in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Global Ecology and Biogeography* 13: 295-304.
- MARSH, L.K. & B.A. LOISELLE. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *International Journal of Primatology* 24: 65-86.

- MARTIN, T.E. 1985. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. *Oecologia* 66: 563-573.
- MARTÍNEZ, D. 2007. Variabilidad espacial y selección fenotípica del tamaño del fruto de plantas ornitócoras por aves frugívoras: una aproximación pluriescalar. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oviedo, España.
- MARTÍNEZ, I., D. GARCÍA & J.R. OBESO. 2007. Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. *Evolutionary Ecology* 21: 517-533.
- MARTÍNEZ DEL RÍO, C. & C. RESTREPO. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Plant Ecology* 107/108: 205-216.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. & R. GONZÁLEZ-MONTAGUT. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, México. *Plant Ecology* 145: 255-265.
- MARVALDI, A.E. & A.A. LANTERI. 2005. Key to higher taxa of South American weevils based on adult characters (Coleoptera: Curculionoidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 65-87.
- MATHIASSEN, P., A.E. ROVERE & A.C. PREMOLI. 2007. Genetic structure and early effects of inbreeding in fragmented temperate forests of a self-incompatible tree, *Embothrium coccineum*. *Conservation Biology* 21: 232-240.
- MATTHIES, D., I. BRÄUER, W. MAIBOM & T. TSCHARNTKE. 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105: 481-488.
- MAUÉS, M.M. 2001. Síndromes de polinização e biologia floral de espécies madeireiras da Amazônia e implicações para o manejo florestal. En: Silva, J.N.M., J.O.P. de Carvalho & J.A.G. Yared (Eds.), *A silvicultura na Amazônia Oriental: contribuições do projeto Embrapa-DFID*. Belém, Embrapa Amazônia Oriental, DFID.
- MAUÉS, M.M. 2006. Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua importância para o manejo e conservação florestal: Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA). Tese de Doutorado em Ecologia. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília.
- MAUÉS, M.M., M.S. SOUZA & M. KANASHIRO. 2004. The importance of solitary bees on the reproductive biology of timber trees at the Tapajós National Forest, Brazil. En: Freitas, B.M. & J.O.P. Pereira (Eds.), *Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination*. Universidade Federal do Ceará, Imprensa Universitária.
- MAY, R.M. 2006. Network structure and the biology of populations. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 394-399.
- MAYFIELD, M.M. 2005. The importance of nearby forest to known and potential pollinators of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.; Arecaceae) in southern Costa Rica. *Economic Botany* 59: 190-196.
- MCAULIFFE, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist* 131: 459-490.
- MCCALL, C. & R.B. PRIMACK. 1992. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *American Journal of Botany* 79: 434-442.
- MCCARTHY, M.A., D.B. LINDENMAYER & M. DRECHSLER. 1997. Extinction debts and risks faced by abundant species. *Conservation Biology* 11: 221-226.
- MCCLANAHAN, T.R. & R.W. WOLFE. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- MCCONKEY, K.R. & D.R. DRAKE. 2006. Flying foxes cease to function as seed dispersers long before they become rare. *Ecology* 87: 271-276.
- MCCONKEY, K.R. & D.R. DRAKE. 2007. Indirect evidence that flying foxes track food resources among islands in a Pacific archipelago. *Biotropica* 39: 436-440.
- MCEUEN, A.B. & L.M. CURRAN. 2004. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. *Ecology* 85:507-518.
- MCEUEN, A.B. & L.M. CURRAN. 2006. Plant recruitment bottlenecks in temperate forest fragments: seed limitation and insect herbivory. *Plant Ecology* 184: 297-309.
- MCGARIGAL, K. & S.A. CUSHMAN. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 335-345.
- MCGRAW, J.B. & M.A. FUREDI. 2005. Deer browsing and population viability of a forest understory plant. *Science* 307: 920-922.
- MCGREGOR, S.E. 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. *Agriculture Handbook No. 496*, Agricultural Research Service, USDA, Washington D.C.

- McINTOSH, R.P. 1991. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology. En: Kolasa, J. & S.T.A. Pickett (Eds.), *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York.
- McINTOSH, M.E. 2005. Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology* 19: 727-734.
- McKINNEY, M.L. & J.L. LOCKWOOD. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.
- McKONE, M.J., D. KELLY & W.G. LEE. 1998. Effect of climate change on mast-seeding species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. *Global Change Biology* 4: 591-596.
- McMULLEN, C.K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos Islands angiosperms. *American Journal of Botany* 74: 1694-1705.
- McMULLEN, C.K. 1990. Reproductive biology of Galápagos Islands angiosperms. En: Lawesson, J.E., O. Hamann, G. Rogers, G. Reck, H. Ochoa (Eds.), *Botanical research and management in Galápagos*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 32: 35-45.
- McMULLEN, C.K. 1993. Flower-visiting insects of the Galápagos Islands. *Pan-Pacific Entomologist* 69: 95-106.
- McMULLEN, C.K. 1999. *Flowering plants of the Galápagos*. Cornell University Press, Ithaca.
- McNAUGHTON, S.J. 1978. Serengeti ungulates: feeding selectivity influences the effectiveness of plant defense guilds. *Science* 199: 806-807.
- McPEEK, M.A. & S. KALISZ. 1993. Population sampling and bootstrapping in complex designs: demographic analysis. En: Scheiner, S.M. & J. Gurevitch (Eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York.
- MEDAN, D. 2003. Reproductive biology of the Andean shrub *Discaria nana* (Rhamnaceae). *Plant Biology* 5: 94-102.
- MEDAN, D., A.M. BASILIO, M. DEVOTO, N.J. BARTOLONI, J.P. TORRETTA & T. PETANIDOU. 2006. Measuring generalization and connectance in temperate, year-long active systems. En: Waser, N. & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.
- MEDEL, R. 2000. Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants. *Ecology* 81: 1554-1564.
- MEDEL, R. 2001. Assessment of correlational selection on tolerance and resistance traits in a host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary Ecology* 15: 37-52.
- MEDEL, R., C. BOTTO-MAHAN & M. KALIN-ARROYO. 2003. Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* 84: 1721-1732.
- MEDEL, R., E. VERGARA, A. SILVA & M. K. ARROYO. 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85: 120-126.
- MEDEL, R., A. VALIENTE, C. BOTTO-MAHAN, G. CARVALLO, F. PÉREZ, N. POHL & L. NAVARRO. 2007. The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30: 812-818.
- MEEHAN, H.J., K.R. MCCONKEY & D.R. DRAKE. 2002. Potential disruptions to seed dispersal mutualisms in Tonga, Western Polynesia. *Journal of Biogeography* 29: 695-712.
- MEEHAN, H.J., K.R. MCCONKEY & D.R. DRAKE. 2005. Early fate of *Myristica hypargyrea* seeds dispersed by *Ducula pacifica* in Tonga, Western Polynesia. *Austral Ecology* 30: 374-382.
- MEINERS, S.J., S.N. HANDEL & S.T.A. PICKETT. 2000. Tree seedling establishment under insect herbivory: edge effects and interannual variation. *Plant Ecology* 151: 161-170.
- MEINERS, S.J. & M.J. MARTINKOVIC. 2002. Survival of and herbivore damage to a cohort of *Quercus rubra* planted across a forest-old field edge. *American Midland Naturalist* 147: 247-256.
- MELIÁN, C.J. & J. BASCOMPTE. 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters* 5: 705-708.
- MELIS, C., A. Buset, P.A. AARRESTAD, O. HANSSSEN, E.L. MEISINGSET, R. ANDERSEN, A. MOKSNES & E. RØSKAFT. 2006. Impact of red deer *Cervus elaphus* grazing on bilberry *Vaccinium myrtillus* and composition of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblage. *Biodiversity and Conservation* 15: 2049-2059.
- MEMMOTT, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.

- MEMMOTT, J. & N.M. WASER. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2395-2399.
- MEMMOTT, J., N.M. WASER & M.V. PRICE. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2605-2611.
- MENGES, E.S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 51-56.
- MEZQUIDA, E.T. & C.W. BENKMAN. 2005. The geographic selection mosaic for squirrels, crossbill and Aleppo pine. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 348-357.
- MICHALET, R., R.W. BROOKER, L.A. CAVIERES, Z. KIKVIDZE, C.J. LORTIE, F.I. PUGNAIRE, A. VALIENTE-BANUET & R.M. CALLAWAY. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- MICHENER, C.D. 2000. *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- MIDGLEY, J.J. & W.J. BOND. 2001. A synthesis of the demography of African acacias. *Journal of Tropical Ecology* 17: 871-886.
- MILCHUNAS, D.G. & I. NOY-MEIR. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99: 113-130.
- MILLER, R.B. 1981. Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35: 763-774.
- MILLER, S.L. & E.B. ALLEN. 1992. Mycorrhizae, nutrient translocation, and interactions between plants. En: Allen, M.F. (Ed.), *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Chapman & Hall, New York.
- MIRTI, M.N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94: 973-979.
- MITCHELL, R.J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology* 6: 123-129.
- MITCHELL, R.J., R.G. SHAW & N.M. WASER. 1998. Pollinator selection, quantitative genetics, and predicted evolutionary response of floral traits in *Penstemon centranthifolius* (Scrophulariaceae). *International Journal of Plant Sciences* 159: 331-337.
- MITCHELL, C.E., A.A. AGRAWAL, J.D. BEVER, G.S. GILBERT, R.A. HUFBAUER, J.N. KLIRONOMOS, J.L. MARON, W.F. MORRIS, I.M. PARKER, A.G. POWER, E.W. SEABLOOM, M.E. TORCHIN & D.P. VÁSQUEZ. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.
- MITCHELL-OLDS, T. & R.G. SHAW. 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41: 1149-1161.
- MITCHELL-OLDS, T. & J. SCHMITT. 2006. Genetic mechanisms and evolutionary significance of natural variation in *Arabidopsis*. *Nature* 441: 947-952.
- MOELLER, D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3289-3301.
- MONTOYA, J.M., S.L. PIMM & R.V. SOLE. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-64.
- MOODY, M.E. & R.N. MACK. 1988. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology* 25: 1009-1021.
- MOORE, P. 1999. A shrike for mobility. *Nature* 397: 22-23.
- MORAGUES, E. & A. TRAVESET. 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. 2006. Alteración del hábitat e interacciones entre especies nativas y exóticas a través de la polinización en Bosques Templados de Sudamérica Austral. Tesis de Doctorado Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- MORALES, C.L. 2007. Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: causas, consecuencias ecológicas y perspectivas. *Ecología Austral* 17: 51-65.
- MORALES, C.L. & M.A. AIZEN. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87-100.
- MORALES, C.L. & M.A. AIZEN. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forest of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 94: 171-180.
- MORALES, C.L. & A. TRAVESET. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27: 221-238.
- MORAN, C., C.P. CATTERALL, R.J. GREEN & M.F. OLSEN. 2004. Functional variation among frugivorous birds: im-

- plications for rainforest seed dispersal in a fragmented subtropical landscape. *Oecologia* 141: 584-595.
- MORANDIN, L.A. & M.L. WINSTON. 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications* 15: 871-881.
- MORANDIN, L.A. & M.L. WINSTON. 2006. Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116: 289-292.
- MORÉ, M., I.J. KITCHING & A.A. COCUCCI. 2005. Sphingidae: Esfingidos de Argentina. *Hawkmoths of Argentina*. C. Sharp, Buenos Aires.
- MORÉ, M., A.N. SÉRSIC & A.A. COCUCCI. 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 579-592.
- MORÉ, M., A.N. SÉRSIC & A.A. COCUCCI. 2007. Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in three long-tongued hawkmoth-pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoidae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 485-504.
- MORGAN, M.T. 1992. The evolution of traits influencing male and female fertility in outcrossing plants. *American Naturalist* 139: 1022-1051.
- MORGAN, M.T. & D.J. SCHOEN. 1997. Selection on reproductive characters: floral morphology in *Asclepias syriaca*. *Heredity* 79: 433-441.
- MORGAN, M.T. & J.K. CONNER. 2001. Using genetic markers to directly estimate male selection gradients. *Evolution* 55: 272-281.
- MORI, S.A. & J.D. BOEKE. 1987. Pollination. En: Mori, S.A. (Ed.), *The Lecythidaceae of a lowland Neotropical forest: La Fumee Mountain, French Guiana*. *Memoirs of the New York Botanical Gardens*, New York.
- MORIN, P.J. 1999. *Community ecology*. Blackwell Science Inc., Malden.
- MORRIS, W.F. 2003. Which mutualists are most essential? Buffering of plant reproduction against the extinction of pollinators. En: Kareiva, P. & S.A. Levin (Eds.), *The importance of species: perspectives on expendability and triage*. Princeton University Press, Princeton.
- MORRIS, W.F. & D.F. DOAK. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.
- MORRIS, W.F. & D.F. DOAK. 2004. Buffering of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. *American Naturalist* 163: 579-590.
- MORRIS, W.F., S. TULJAPURKAR, C.V. HARIDAS, E.S. MENGES, C.C. HORVITZ & C.A. PFISTER. 2006. Sensitivity of the population growth rate to demographic variability within and between phases of the disturbance cycle. *Ecology Letters* 9: 1331-1341.
- MORRIS, W.F., R.A. HUFBAUER, A.A. AGRAWAL, J.D. BEVER, V.A. BOROWICZ, G.S. GILBERT, J.L. MARON, C.E. MITCHELL, I.M. PARKER, A.G. POWER, M.E. TORCHIN & D.P. VÁZQUEZ. 2007. Direct and interactive effects of enemies and mutualists on plant performance: a meta-analysis. *Ecology* 88: 1021-1029.
- MULCAHY, D.L. & G.B. MULCAHY. 1987. The effects of pollen competition. *American Scientist* 75: 44-50.
- MULDER, C.P.H. 1999. Vertebrate herbivores and plants in the Arctic and subarctic: effects on individuals, populations, communities and ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 29-55.
- MULDER, C.P.H., J. KORICHEVA, K. HUSS-DANELL, P. HÖGBERG & J. JOSHI. 1999. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2: 237-246.
- MÜLLER, C.B., I.C.T. ADRIAANSE, R. BELSHAW & H.C.J. GODFRAY. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 68: 346-370.
- MÜLLER, H. 1883. *The fertilisation of flowers*. Macmillan, London.
- MULLER-LANDAU, H.C., S.A. LEVIN & J.E. KEYMER. 2003. Theoretical perspectives on evolution of long-distance dispersal and the example of specialized pests. *Ecology* 84: 1957-1967.
- MULLER-LANDAU, H.C., S.J. WRIGHT, O. CALDERÓN, S.P. HUBBELL & R.B. FOSTER. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. En: Levey, D.J., W.R. Silva & M. Galletti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI, Wallingford.

- MULLIGAN, G.A. & J.N. FINDLAY. 1970. Reproductive systems and colonization in Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany* 48: 859-860.
- MURAWSKI, D.A. & J.L. HAMRICK. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- MURCIA, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. En: Schelhas, J.R.G. (Ed.), *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Covelo.
- MURRAY, K.G., K. WINNETT-MURRAY, E.A. CROMIE, M. MINOR & E. MEYERS. 1993. The influence of seed packaging and fruit color on feeding preferences of American Robins. *Vegetatio* 107/108: 217-226.
- MUSTAJÄRVI, K., P. SIKAMÄKI, S. RYTKÖNEN & A. LAMMI. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80-87.
- MUTH, N.Z. & M. PIGLIUCCI. 2006. Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *American Journal of Botany* 93: 188-196.
- MYERS, N. 1990. The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis. *The Environmentalist* 10: 243-256.
- NAGEL, J.M., X.Z. WANG, J.D. LEWIS, H.A. FUNG, D.T. TISSUE & K.L. GRIFFIN. 2005. Atmospheric CO₂ enrichment alters energy assimilation, investment and allocation in *Xanthium strumarium*. *New Phytologist* 166: 513-523.
- NAKAGAWA, M., Y. TAKEUCHI, T. KENTA & T. NAKASHIZUKA. 2005. Predispersal seed predation by insects vs. vertebrates in six dipterocar species in Sarawak, Malaysia. *Biotropica* 37: 389-396.
- NASON, J.D., P.R. ALDRICH, J.L. HAMRICK. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. En: Laurance, W.F. & R.O. Bierregaard (Eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- NATHAN, R. & H.C. MULLER-LANDAU. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- NATTERO, J. & A.A. COCUCCI. 2007. Geographic variation in floral traits of the tree tobacco in relation to its hummingbird pollinator fauna. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 657-667.
- NATTERO, J., M. MORÉ, A.N. SÉRSIC & A.A. COCUCCI. 2003. Possible tobacco progenitors share long-tongued hawkmoths as pollen vectors. *Plant Systematics and Evolution* 241: 47-54.
- NAVES, J., A. FERNÁNDEZ-GIL, C. RODRÍGUEZ & M. DELIBES. 2006. Brown bear food habits at the border of its range: a long-term study. *Journal of Mammalogy* 87: 899-908.
- NEPSTAD, D.C., C. UHL & E.A.S. SERRAO. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape - forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- NEPSTAD, D.C., C. UHL, C.A. PEREIRA & J.M.C. DA SILVA. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- NEPSTAD, D.C., D. McGRATH, A.C. BARROS, A. ALENCAR, M. SANTILLI & M.C. DIAZ. 2002. Frontier governance in Amazonia. *Science* 295: 629-630.
- NEPSTAD, D.C., A. VERÍSSIMO, A. ALENCAR, C. NOBRE, E. LIMA, P. LEFEBVRE, P. SCHLESINGER, C. POTTER, P. MOUTINHO, E. MENDOZA, M. COCHRANE & V. BROOKS. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398: 505-508.
- NEUTEL, A.-M., J.A.P. HEESTERBEEK & P.C. DE RUITER. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296: 1120-1123.
- NEWMAN, M.E.J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Review* 45: 167-256.
- NEWMAN, M.E.J. 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review E* 70: 056131.
- NEWMAN, M., A.-L. BARABÁSI & D.J. WATTS. 2006. *The structure and dynamics of networks*. Princeton University Press, Princeton.
- NILSSON, L.A. 1998. Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 259-260.
- NILSSON, L.A. & E. RABAKONANDRIANINA. 1988. Hawk-moth scale analysis and pollination specialization in the epilithic Malagasy endemic *Aerangis ellisii* (Reichenb. fil.) Schltr. (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 49-61.

- NILSSON, L.A., L. JONSSON, L. RASON & E. RANDRIANJOHANY. 1985. Monophyly and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 26: 1-19.
- NILSSON, L.A., L. JONSSON, L. RALISON & E. RANDRIANJOHANY. 1987. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19: 310-318.
- NOGALES, M. & E.C. HERNÁNDEZ. 1994. Interinsular variations in the spring and summer diet of the Raven *Corvus corax* in the Canary Islands. *Ibis* 136: 441-447.
- NOGALES, M., J.D. DELGADO & F.M. MEDINA. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* 86: 866-871.
- NOGALES, M., E.C. HERNÁNDEZ & F. VALDÉS. 1999. Seed dispersal by common ravens *Corvus corax* among island habitats (Canarian Archipelago). *Ecoscience* 6: 56-61.
- NOGALES, M., J.L. RODRÍGUEZ-LUENGO & P. MARRERO. 2006. Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Review* 36: 49-65.
- NOGALES, M., F.M. MEDINA, V. QUILIS & M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ. 2001. Ecological and biogeographical implications of Yellow-Legged Gulls (*Larus cachinnans* Pallas) as seed dispersers of *Rubia fruticosa* Ait. (Rubiaceae) in the Canary Islands. *Journal of Biogeography* 28: 1137-1145.
- NOGALES, M., V. QUILIS, F.M. MEDINA, J.L. MORA & L.S. TRIGO. 2002. Are predatory birds effective secondary seed dispersers? *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 345-352.
- NOGALES, M., C. NIEVES, J.C. ILLERA, D.P. PADILLA & A. TRAVESET. 2005. Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. *Functional Ecology* 19: 429-436.
- NOGALES, M., D.P. PADILLA, C. NIEVES, J.C. ILLERA & A. TRAVESET. 2007. Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic badlands. *Journal of Ecology* 95: 1394-1403.
- NORDIN, A., J. STRENGBOM, J. WITZELL, T. NÅSHOLM & L. ERICSON. 2005. Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: implications for the nitrogen critical load. *Ambio* 34: 20-24.
- NOSS, R.F. 1992. Issues of scale in conservation biology. En: Fiedler, P.L. & S.K. Jain (Eds.), *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman & Hall, New York.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- NUISMER, S.L., J.N. THOMPSON & R. GOMULKIEWICZ. 1999. Gene flow and geographically structured coevolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 605-609.
- NUISMER, S.L., R. GOMULKIEWICZ & M.T. MORGAN. 2003. Coevolution in temporally variable environments. *American Naturalist* 162: 195-204.
- NURSE, R.E., B.D. BOOTH & C.J. SWANTON. 2003. Predispersal seed predation of *Amaranthus retroflexus* and *Chenopodium album* growing in soybean fields. *Weed Research* 43: 260-268.
- OBESO, J.R. & M.J. BAÑUELOS. 2004. El urogallo (*Tetrao urogallus cantabricus*) en la Cordillera Cantábrica. Serie Técnica. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- OGLE, B.M., H.T. TUYET, H.N. DUYET & N.N. XUAN-DUNG. 2003. Food, feed or medicine: the multiple functions of edible wild plants in Vietnam. *Economic Botany* 57: 103-117.
- ÖGREN, E. 1996. Premature dehardening in *Vaccinium myrtillus* during a mild winter: a cause for winter dieback? *Functional Ecology* 10: 724-732.
- OGUCHI, R., K. HIKOSAKA, T. HIURA & T. HIROSE. 2006. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia* 149: 571-582.
- OGUTU, J.O. & N. OWEN-SMITH. 2003. ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecology Letters* 6: 412-419.
- OLESEN, J.M. & P. JORDANO. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.
- OLESEN, J.M. & A. VALIDO. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 177-181.

- OLESEN, J.M., L.I. ESKILDSEN & S. VENKATASAMY. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181-192.
- OLESEN, J.M., J. BASCOMPTE, Y.L. DUPONT & P. JORDANO. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240: 270-276.
- OLESEN, J.M., N. RØNSTED, U. TOLDERLUND, C. CORNETT, P. MØLGAARD, J. MADSEN, C.G. JONES & C.E. OLSEN. 1998. Mauritian red nectar remains a mystery. *Nature* 393: 529.
- OLFF, H., F.W.M. VERA, J. BOKDAM, E.S. BAKKER, J.M. GLEICHMAN, K. DE MAEYER & R. SMIT. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1: 127-137.
- OLLERTON, J. & L. CRANMER. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialized? *Oikos* 98: 340-350.
- OLLERTON, J., S.D. JOHNSON, L. CRANMER & S. KELLIE. 2003. The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South africa. *Annals of Botany* 92: 807-834.
- OLIVEIRA, F.P.M. 1997. A vegetação secundária no município de Igarapé-Açu (Pará) e seu reflexo no espectro polínico do mel de *Apis mellifera* L. Tesis de Mestrado. Faculdade de Ciências Agrárias do Pará, Belém.
- OLIVEIRA, M.S.P., G. COUTURIER & P. BESERRA. 2003. Biología da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17: 343-353.
- OLSCHEWSKI, R., T. TSCHARNTKE, P.C. BENÍTEZ, S. SCHWARZE & A.-M. KLEIN. 2007. Economic evaluation of ecosystem services as a basis for stabilizing rainforest margins? The example of pollination services and pest management in coffee landscapes. En: Tscharntke, T., C. Leuschner, M. Zeller, E. Guhardja & A. Bidin (Eds.), *The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation*. Springer-Verlag, Berlin.
- ORDANO, M., J. FORNONI, K. BOEGE & C.A. DOMÍNGUEZ. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* 179: 1183-1192.
- ORROCK, J.L., D.J. LEVEY, B.J. DANIELSON & E.I. DAMSCHEN. 2006. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology* 94: 838-845.
- PADILLA, F.M. & F.I. PUGNAIRE. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 196-202.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- PARCHMAN, T.L. & C.W. BENKMAN. 2002. Diversifying coevolution between crossbills and black spruce on Newfoundland. *Evolution* 56: 1663-1672.
- PARKER, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78: 1457-1470.
- PARKER, I.M. 2000. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: a matrix model approach. *Ecological Applications* 10: 726-743.
- PARKER, I.M., A. ENGEL, K.A. HAUBENSAK & K. GOODELL. 2002. Pollination of *Cytisus scoparius* (Fabaceae) and *Genista monspessulana* (Fabaceae), two invasive shrubs in California. *Madroño* 49: 25-32.
- PARMESAN, C. & G. YOHE. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- PATON, D.C. 2000. Disruption of bird-plant pollination systems in southern Australia. *Conservation Biology* 14: 1232-1234.
- PATTERSON, B.D. & W. ATMAR. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- PEARSON, R.G. & T.P. DAWSON. 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation* 123: 389-401.
- PELLMYR, O. 2002. Pollination by animals. En: Herrera, C.M. & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- PEÑUELAS, J. & R. MATAMALA. 1990. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase. *Journal of Experimental Botany* 41: 1119-1124.
- PEÑUELAS, J. & M. ESTIARTE. 1998. Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 20-24.

- PEÑUELAS, J., S.B. IDSO, A. RIBAS & B.A. KIMBALL. 1997a. Effects of long-term atmospheric CO₂ enrichment on the mineral concentration of *Citrus aurantium* leaves. *New Phytologist* 135: 439-444.
- PEÑUELAS, J., M. ESTIARTE & J. LLUSIÀ. 1997b. Carbon-based secondary compounds at elevated CO₂. *Photosynthetica* 33: 313-316.
- PEÑUELAS, J., E. CASTELLS, R. JOFFRE & R. TOGNETTI. 2002. Carbon-based secondary and structural compounds in Mediterranean shrubs growing near a natural CO₂ spring. *Global Change Biology* 8: 281-288.
- PERCY, K.E., C.S. AWMACK, R.L. LINDROTH, M.E. KUBISKE, B.J. KOPPER, J.G. ISEBRANDS, K.S. PREGITZER, G.R. HENDREY, R.E. DICKSON, D.R. ZAK, E. OKSANEN, J. SOBER, R. HARRINGTON & D.F. KARNOSKY. 2002. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃. *Nature* 420: 403-407.
- PÉREZ, F., M.T.K. ARROYO & R. MEDEL. 2007. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1730-1738.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, F. VENDRAMINI, J.H.C. CORNELISSEN, D.E. GURVICH & M. CABIDO. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology* 28: 642-650.
- PERFECTO, I. & I. ARMBRECHT. 2003. The coffee agroecosystem in the Neotropics: combining ecological and economic goals. En: Vandermeer, J.H. (Ed.), *Tropical agroecosystems*. CRC Press, Boca Raton.
- PERRINS, J., M. WILLIAMSON & A. FITTER. 1992. Do annual weeds have predictable characters? *Acta Oecologica* 13: 517-533.
- PETERSON, D.L. & V.T. PARKER. 1998. *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York.
- PETERSON, A.T., J. SOBERÓN & V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- PETTERSSON, M.W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 79: 591-604.
- PETTERSSON, M.W. 1994. Large plant size counteracts early seed predation during the extended flowering season of a *Silene uniflora* (Caryophyllaceae) population. *Ecography* 17: 264-271.
- PFISTER, C.A. & M.E. HAY. 1988. Associational plant refuges: convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanism. *Oecologia* 77: 118-129.
- PHELOUNG, P.C., P.A. WILLIAMS & S.R. HALLOY. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management* 57: 239-251.
- PHILIPP, M., J. BÖCHER, H.R. SIEGISMUND & L.R. NIELSEN. 2006. Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands. *Ecography* 29: 531-540.
- PHILLIPS, O.L. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6: 291-311.
- PIANKA, E.R. 1978. *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York.
- PIERCE, S.M. & R.M. COWLING. 1991. Dynamics of soil-stored seed banks of six shrubs in fire-prone dune fynbos. *Journal of Ecology* 79: 731-747.
- PIGLIUCCI, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- PIMM, S.L. 1991. *The balance of nature?: ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- PIMM, S.L. 2002. *Food webs*, Second edition. University of Chicago Press, Chicago.
- PIMM, S.L., G.J. RUSSELL, J.L. GITTELMAN & T.M. BROOKS. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- PIZO, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13: 559-577.
- PIZO, M.A., C. VON ALLEN & L.P.C. MORELLATO. 2006. Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. *Acta Oecologica* 29: 311-315.
- POLLO, C.J., L. ROBLES, A. GARCÍA-MIRANDA, R. OTERO & J.R. OBESO. 2003. Variaciones en la densidad y asociaciones espaciales entre ungulados silvestres y urogallo cantábrico. *Ecología* 17: 199-206.

- POTTS, S.G., T. PETANIDOU, S. ROBERTS, C. O'TOOLE, A. HULBERT & P. WILLMER. 2006. Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biological Conservation* 129: 519-529.
- POULIN, R. & E.T. VALTONEN. 2001. Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology* 31: 1194-1204.
- POWELL, A.H. & G.V.N. POWELL. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- POWER, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- POYRY, J., M. LUOTO, J. PAUKKUNEN, J. PYKALA, K. RAATIKAINEN & M. KUUSAAARI. 2006. Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* 115: 401-412.
- PRADA, M., D. MOLINA, D. VILLARROEL, R. BARRIOS & A. DÍAZ. 1998. Efectividad de dos especies del género *Elaeidobius* (Coleoptera: Curculionidae) como polinizadores en palma aceitira. *Bioagro* 10: 3-10.
- PRANCE, G.T. & S.A. MORI. 1998. Pollination and dispersal of neotropical Lecythidaceae. En: Hopkins, H.C.F., C.R. Huxley, C.M. Pannell, G.T. Prance & F. White (Eds.), *The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants*. RBG Kew, London.
- PRICE, M.V. & N.M. WASER. 1998. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology* 79: 1261-1271.
- PRICE, O.F. 2006. Movements of frugivorous birds among fragmented rainforests in the Northern Territory, Australia. *Wildlife Research* 33: 521-528.
- PRICE, T. & D. SCHLUTER. 1991. On the low heritability of life-history traits. *Evolution* 45: 853-861.
- PRICE, T., M. KIRKPATRICK & S.J. ARNOLD. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798-799.
- PRIESS, J.A., M. MIMLER, A.M. KLEIN, S. SCHWARZE, T. TSCHARNTKE & I. STEFFAN-DEWENTER. 2007. Linking deforestation scenarios to pollination services and economic returns in coffee agroforestry systems. *Ecological Applications* 17: 407-417.
- PRIMACK, R.B., S.L. MIAO & K.R. BECKER. 1994. Costs of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*): defoliation, increased fruit production, and fire. *American Journal of Botany* 81: 1083-1090.
- PRIMACK, R., R. ROZZI, P. FEINSINGER, R. DIRZO & F. MASSARDO. 2001. *Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- PROCTOR, M., P. YEO & A. LACK. 1996. *The natural history of pollination*. The New Naturalist Series. Harper Collins Publishers, London.
- PROULX, S.R., D.E.L. PROMISLOW & P.C. PHILLIPS. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 345-353.
- PYSEK, P. 1998. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos* 82: 282-294.
- QUESADA, M. & K.E. STONER, V. ROSAS-GUERRERO, C. PALACIOS-GUEVARA & J.A. LOBO. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- QUESADA, M., K.E. STONER, J.A. LOBO, Y. HERRERÍAS-DIEGO, C. PALACIOS-GUEVARA, M.A. MUNGUÍA-ROSAS, K.A.O. SALAZAR & V. ROSAS-GUERRERO. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- QUEVEDO, M., M.J. BAÑUELOS & J.R. OBESO. 2006. The decline of Cantabrian capercaillie: how much does habitat configuration matter? *Biological Conservation* 127: 190-200.
- RABASA, S.G., D. GUTIÉRREZ & A. ESCUDERO. 2005. Egg laying by a butterfly on a fragmented host-plant: a multi-level approach. *Ecography* 28: 629-639.
- RADFORD, I.J. & R.D. COUSENS. 2000. Invasiveness and comparative life history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* 125: 531-542.
- RAMANKUTTY, N. & J.A. FOLEY. 1998. Characterizing patterns of global land use: an analysis of global croplands data. *Global Biogeochemical Cycles* 12: 667-685.
- RAMBUDA, T.D. & S.D. JOHNSON. 2004. Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions* 10: 409-416.

- RAMÍREZ, B.W. & S.J. MONTERO. 1988. *Ficus microcarpa* L., *F. benjamina* L. and other species introduced in the New World, their pollinators (Agaonidae) and other fig wasps. *Revista de Biología Tropical* 36: 441-446.
- RAMÍREZ, N. & P. BERRY. 1993. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndromes de dispersión. *Ecotropicos* 6: 43-61.
- RAMULA, S. & K. LEHTILÄ. 2005. Importance of correlations among matrix entries in stochastic models in relation to number of transition matrices. *Oikos* 111: 9-18.
- RANTA, E. 1982. Species structure of North European bumblebee communities. *Oikos* 38: 202-209.
- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16: 209-225.
- RAO, M., J. TERBORGH & P. NÚÑEZ. 2001. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15: 624-633.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: Real, L. (Ed.), *Pollination biology*. Academic Press, New York.
- RATHCKE, B. 1988. Interactions for pollination among co-flowering shrubs. *Ecology* 69: 446-457.
- RATHCKE, B.J. & E.S. JULES. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.
- RATIAISON, S. & P.M. FORGET. 2005. Frugivores and seed removal at *Tetragastris altissima* (Burseraceae) in a fragmented forested landscape of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 21: 501-508.
- RAUDENBUSH, S.W. 1994. Random effects models. En: H. Cooper & L.V. Hedges, (Eds.) *The handbook of research synthesis*. Russell Sage Foundation, New York.
- RAUSHER, M.D. 1992. The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution* 46: 616-626.
- REBOLLO, S., D.G. MILCHUNAS, I. NOY-MEIR & P.L. CHAPMAN. 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98: 53-64.
- REICH, P.B. & J. OLEKSYN. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101: 11001-11006.
- REICH, P.B., J. KNOPS, D. TILMAN, J. CRAINE, D. ELLSWORTH, M. TJOELKER, T. LEE, D. WEDIN, S. NAEEM, D. BAHAUDDIN, G. HENDREY, S. JOSE, K. WRAGE, J. GOTH & W. BENGSTON. 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature* 410: 809-812.
- REICHARD, S.H. 1996. What traits distinguish invasive plants from non-invasive plants? California exotic pest. Plant Council, Symposium Proceedings, San Diego.
- REICHARD, S.H. & C.W. HAMILTON. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology* 11: 193-203.
- REID, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honey-eaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- REINERS, W.A., A.F. BOUWMAN, W.F.J. PARSONS & M. KELLER. 1994. Tropical rainforest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4: 363-377.
- REIS, A., F.C. BECHARA, M. BAZZO, N. KOEHNTOPP & L. LOPES. 2003. Restoration of damaged areas: using nucleation to improve successional processes. *Natureza e Conservação* 1: 85-92.
- REJMÁNEK, M. 1996a. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.
- REJMÁNEK, M. 1996b. Species richness and resistance to invasions. En: Orians, D.C. (Ed.), *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Ecological Studies Volume 122. Springer-Verlag, Berlin.
- REJMÁNEK, M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25: 497-506.
- REJMÁNEK, M. & D.M. RICHARDSON. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- RENNER, S.S. 1998. Effects of habitat fragmentation of plant-pollinator interactions in the tropics. En: Newbery, D.M., H.H.T. Prins & N.D. Brown (Eds.), *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, London.
- RENNER, S.S. & R.E. RICKLEFS. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.

- REY, P.J. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology* 76: 1625-1635.
- REY, P.J. & J.M. ALCÁNTARA. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- REY, P.J., C.M. HERRERA, J. GUTIÁN, X. CERDÁ, A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE, M. MEDRANO & J.L. GARRIDO. 2006. The geographic mosaic in predispersal interactions and selection on *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 19: 21-34.
- REY, P.J. & A.J. MANZANEDA. 2007. Geographical variation in the determinants of seed dispersal success of a myrmecochorous herb. *Journal of Ecology* 95: 1381-1393.
- REY, P.J., J.L. GARRIDO, J.M. ALCÁNTARA, J.M. RAMÍREZ, A. AGUILERA, L. GARCÍA, A.J. MANZANEDA & R. FERNÁNDEZ. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. *Functional Ecology* 16: 773-781.
- REY-BENAYAS, J.M., J.M. BULLOCK & A.C. NEWTON. 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 329-336.
- REZENDE, E., P. JORDANO & J. BASCOMPTE. 2007a. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* 116: 1919-1929.
- REZENDE, E., J. LAVABRE, P.R. GUIMARÃES JR., P. JORDANO & J. BASCOMPTE. 2007b. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448: 925-928.
- RICE, R.A. & R. GREENBERG. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29: 167-173.
- RICHARDS, A.J. 1997. *Plant breeding systems*, Second edition. Chapman & Hall, London.
- RICHARDSON, D.M. & P. PYSEK. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.
- RICHARDSON, D.M., B.W. VAN WILGEN & D.T. MITCHELL. 1987. Aspects of the reproductive ecology of four Australian *Hakea* species (Proteaceae) in South Africa. *Oecologia* 71: 345-354.
- RICHARDSON, D.M., N. ALLSOPP, C.M. D'ANTONIO, S.J. MILTON & M. REJMÁNEK. 2000a. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.
- RICHARDSON, D.M., P. PYSEK, M. REJMÁNEK, M.G. BARBOUR, F.D. PANETTA & C.J. WEST. 2000b. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- RICHARDSON, S.J., R.B. ALLEN, D. WHITEHEAD, F.E. CARSWELL, W.A. RUSCOE & K.H. PLATT. 2005. Climate and net carbon availability determine temporal patterns of seed production by *Nothofagus*. *Ecology* 86: 972-981.
- RICK, C.M. & R.I. BOWMAN. 1961. Galápagos tomatoes and tortoises. *Evolution* 15: 407-417.
- RICKETTS, T.H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology* 18: 1262-1271.
- RICKETTS, T.H., G.C. DAILY, P.R. EHRLICH & J.P. FAY. 2001. Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* 15: 378-388.
- RICKLEFS, R.E. & R.E. LATHAM. 1992. Intercontinental correlation of geographic ranges suggests stasis in ecological traits or relict genera of temperate perennial herbs. *American Naturalist* 139: 1305-1321.
- RIDLEY, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve, Ashford.
- RIERA, N., A. TRAVESET & O. GARCÍA. 2002. Breakage of mutualisms by exotic species: the case of *Cneorum tricoccon* L. in the Balearic Islands (Western Mediterranean Sea). *Journal of Biogeography* 29: 713-719.
- RIESEBERG, L.H., O. RAYMOND, D.M. ROSENTHAL, Z. LAI, K. LIVINGSTONE, T. NAKAZATO, J.L. DURPHY, A.E. SCHWARZBACH, L.A. DONOVAN & C. LEXER. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301: 1211-1216.
- RIPPLE, W.J. & R.L. BESCHTA. 2004. Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *Bioscience* 54: 755-766.
- RIVAL, L. 1993. The growth of family trees: understanding Huaorani perceptions of the forest. *Man* 28: 635-652.
- ROBERTSON, C. 1928. *Flowers and insects: lists of visitors to four hundred and fifty-three flowers*. Charles Robertson, Carlinville.

- ROBERTSON, J.L. & R. WYATT. 1990. Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *Evolution* 44: 121-133.
- ROBINSON, G.R. & S.N. HANDEL. 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 7: 271-278.
- ROCKWOOD, L.L. 1985. Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests. *Biotropica* 17: 32-39.
- RODRÍGUEZ, C., J. NAVES, A. FERNÁNDEZ-GIL, J.R. OBESO & M. DELIBES. 2007. Global and local factors in long-term trends of Brown bear food habits in Northern Spain. *Environmental Conservation* 33: 1-9.
- ROLAND, J. 1993. Larger-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.
- ROSE, K.E., S.M. LOUDA & M. REES. 2005. Demographic and evolutionary impacts of native and invasive insect herbivores on *Cirsium canescens*. *Ecology* 86: 453-465.
- ROSENBERG, M.S., D.C. ADAMS & J. GUREVITCH. 2000. *MetaWin: statistical software for meta-analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.
- ROSENTHAL, R. 1991. *Meta-analytic procedures for social research*. Sage, Newbury Park.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ROTH, I. 1987. Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types. *Task for vegetation science* 17. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- ROUBIK, D.W. 1995. *Pollination of cultivated plants in the tropics*. FAO Agricultural Services Bulletin, Editorial Rome.
- ROUBIK, D.W. 2000. Pollination system stability in Tropical America. *Conservation Biology* 14: 1235-1236.
- ROUBIK, D.W. 2002. The value of bees to the coffee harvest. *Nature* 417: 708.
- ROUBIK, D.W. & M. ALUJA. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *Journal of the Kansas Entomological Society* 56: 217-222.
- ROUGHGARDEN, J. & J. DIAMOND. 1986. The role of species interactions in community ecology. En: Diamond, J. & T.J. Case (Eds.), *Community ecology*. Harper & Row, New York.
- ROUSSET, O. & J. LEPART. 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10: 493-502.
- ROWE, E.C., J.R. HEALEY, G. EDWARDS-JONES, J. HILLS, M. HOWELLS & D.L. JONES. 2006. Fertilizer application during primary succession changes the structure of plant and herbivore communities. *Biological Conservation* 131: 510-522.
- ROY, B.A., S. GÜSEWELL & J. HARTE. 2004. Response of plant pathogens and herbivores to a warming experiment. *Ecology* 85: 2570-2581.
- RUPPERT, E.E., R.S. FOX & R.D. BARNES. 2005. *Zoologia dos invertebrados, Sétima edição*. Livraria Roca Ltda., São Paulo.
- RUSSELL, S.K. & E.W. SCHUPP. 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- RUSSO, S.E. & C.K. AUGSPURGER. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7: 1058-1067.
- SAAVEDRA, F., D.W. INOUE, M.V. PRICE & J. HARTE. 2003. Changes in flowering and abundance of *Delphinium nuttallianum* (Ranunculaceae) in response to a subalpine climate warming experiment. *Global Change Biology* 9: 885-894.
- SAHLI, H.F. & J.K. CONNER. 2006. Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. *Oecologia* 148: 365-372.
- SAKAI, A.K., W.L. WAGNER, D.M. FERGUSON & D.R. HERBST. 1995. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- SALA, O.E., F.S. CHAPIN III, J.J. ARMESTO, E. BERLOW, J. BLOOMFIELD, R. DIRZO, E. HUBER-SANWALD, L.F. HUENNEKE, R.B. JACKSON, A. KINZIG, R. LEEMANS, D.M. LODGE, H.A. MOONEY, M. OESTERHELD, N.L. POFF, M.T. SYKES, B.H. WALKER, M. WALKER & D.H. WALL. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- SALLABANKS, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* 74: 1326-1336.
- SAMPSON, B.J. & J.H. CANE. 2000. Pollination efficiencies of three bee (Hymenoptera: Apoidea) species visiting rabbiteye blueberry. *Journal of Economic Entomology* 93: 1726-1731.

- SANDERS, N.J., R.T. BELOTE & J.F. WELTZIN. 2004. Multitrophic effects of elevated atmospheric CO₂ on understory plant and arthropod communities. *Environmental Entomology* 33: 1609-1616.
- SANDERSON, E.W., M. JAITEH, M.A. LEVY, K.H. REDFORD, A.V. WANNEBO & G. WOOLMER. 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52: 891-904.
- SANTAMARÍA, L. & M.A. RODRÍGUEZ-GIRONÉS. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biology* 5: e31.
- SANTIAGO-BLAY, J.A., S.R. ANDERSON & R.T. BUCKLEY. 2006. Possible implications of two new angiosperm flowers from Burmese amber (Lower Cretaceous) for well-established and diversified insect-plant interactions. *Entomological News* 116: 341-346.
- SANTOS, T.C.T. 1991. Dados da obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* Cock., em Manaus. Tesis de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- SANTOS, T. & J.L. TELLERÍA. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134.
- SANTOS, T., J.L. TELLERÍA & E. VIRGÓS. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- SANZ, J.J., J. POTTI, J. MORENO, S. MERINO & O. FRÍAS. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9: 461-472.
- SARACCO, J.F., J.A. COLLAZO & M.J. GROOM. 2004. How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia* 139: 235-245.
- SARGENT, R.D. & S.P. OTTO. 2006. The role of local species abundance in the evolution of pollinator attraction in flowering plants. *American Naturalist* 167: 67-80.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS & C.R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SAXE, H., M.G.R. CANNELL, Ø. JOHNSEN, M.G. RYAN & G. VOURLITIS. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149: 369-400.
- SCHAEFER, J.A. & F. MESSIER. 1995. Habitat selection as a hierarchy: the spatial scales of winter foraging by muskoxen. *Ecography* 18: 333-344.
- SCHEINER, S.M., R.J. MITCHELL & H.S. CALLAHAN. 2000. Using path analysis to measure natural selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 423-433.
- SCHEINER, S.M., K. DONOHUE, L.A. DORN, S.J. MAZER & L.M. WOLFE. 2002. Reducing environmental bias when measuring natural selection. *Evolution* 56: 2156-2167.
- SCHELIN, M., M. TIGABU, I. ERIKSSON, L. SAWADOGO & P.C. ODÉN. 2004. Predispersal seed predation in *Acacia macrostachya*, its impact on seed viability, and germination responses to scarification and dry heat treatments. *New Forests* 27: 251-267.
- SCHEMSKE, D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954.
- SCHEMSKE, D.W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. En: Nitecki, M.H. (Ed.), *Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHEMSKE, D.W. & C.C. HORVITZ. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225: 519-521.
- SCHEMSKE, D.W. & C.C. HORVITZ. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution* 43: 461-465.
- SCHEMSKE, D.W. & H.D. BRADSHAW. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 96: 11910-11915.
- SCHEMSKE, D.W., B.C. HUSBAND, M.H. RUCKELSHAUS, C. GOODWILLIE, I.M. PARKER & J.G. BISHOP. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- SCHLUTER, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849-861.
- SCHLUTER, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- SCHLUTER, D. & D. NYCHKA. 1994. Exploring fitness surfaces. *American Naturalist* 143: 597-616.
- SCHMIDT, G.H. & D.J. GARBUTT. 1985. Species abundance data from fouling communities conform to the gamma distribution. *Marine Ecology Progress Series* 23: 287-290.
- SCHNEIDER, D.C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *Bioscience* 51: 545-553.

- SCHUELLER, S.K. 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 91: 672-681.
- SCHUPP, E.W. 1993a. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SCHUPP, E.W. 1993b. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. En: Fleming, T.H. & A. Estrada (Eds.), *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- SCHUPP, E.W. & M. FUENTES. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- SCHUPP, E.W., T. MILLERON & S.E. RUSSO. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En: Levey, D.J., W.R. Silva & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford.
- SEELEY, T.D. 1985. *Honeybee ecology: a study of adaptation in social life*. Princeton University Press, Princeton.
- SELÅS, V. 2000. Is there a higher risk for herbivore outbreaks after cold mast years? An analysis of two plant/herbivore series from southern Norway. *Ecography* 23: 651-658.
- SELÅS, V. 2006. Explaining bank vole cycles in southern Norway 1980-2004 from bilberry reports 1932-1977 and climate. *Oecologia* 147: 625-631.
- SELÅS, V., G.A. SONERUD, T. HISTOL & O. HJELJORD. 2001. Synchrony in short-term fluctuations of moose calf body mass and bank vole population density supports the mast depression hypothesis. *Oikos* 92: 271-278.
- SELOSSE, M.-A., F. RICHARD, X. HE & S.W. SIMARD. 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 621-628.
- SELVA, N. & M.A. Fortuna. 2007. The nested structure of a scavenger community. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 1101-1108.
- SHAHABUDDIN, G. & J.W. TERBORGH. 1999. Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. *Journal of Tropical Ecology* 15: 703-722.
- SHEA, K. & D. KELLY. 1998. Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications* 8: 824-832.
- SHONO, K., S.J. DAVIES, C.Y. KHENG. 2006. Regeneration of native plant species in restored forests on degraded lands in Singapore. *Forest Ecology and Management* 237: 574-582.
- SIH, A. & M.-S. BALTUS. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton* 30: 213-233.
- SILVA, W.R. & M. SAZIMA. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339-343.
- SILVA, S.I., F.M. JAKSIC & F. BOZINOVIC. 2004. Interplay between metabolic rate and diet quality in the South American fox, *Pseudalopex culpaeus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 137: 33-38.
- SILVA, S.I., F.M. JAKSIC & F. BOZINOVIC. 2005. Nutritional ecology and digestive response to dietary shift in the large South American fox *Pseudalopex culpaeus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 239-246.
- SILVERTOWN, J., M. FRANCO & E. MENGES. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- SILVIUS, K.M. 2005. Frugivore-mediated interactions among bruchid beetles and palm fruits at Barro Colorado Island, Panama: implications for seed fate. En: Forget, P.-M., J.E. Lambert, P.E. HULME & S.B. VANDER WALL (Eds.), *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing, Oxfordshire.
- SILVIUS, K.M. & J.M.V. FRAGOSO. 2003. Red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica* 35: 74-83.
- SIMARD, S.W. & D.M. DURALL. 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82: 1140-1165.
- SIMBERLOFF, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 473-511.

- SIMBERLOFF, D. & B. VON HOLLE. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- SINGER, R.B. & A.A. COCUCI. 1997. Eye attached hemipollinaria in the hawkmoth and settling moth pollination of *Habenaria* (Orchidaceae): a study on functional morphology in five species from subtropical South America. *Botanica Acta* 110: 328-337.
- SLAA, E.J., L.A. SÁNCHEZ-CHAVES, K.S. MALAGODI-BRAGA & F.E. HOFSTEDE. 2006. Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie* 37: 293-315.
- SLINGSBY, P. & W.J. BOND. 1985. The influence of ants on the dispersal distance and seedling recruitment of *Leucospermum conocarpodendron* (Proteaceae). *South African Journal of Botany* 51: 30-34.
- SMITH, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs* 40: 349-371.
- SNELL, R. & L.W. AARSEN. 2005. Life history traits in selfing versus outcrossing annuals: exploring the 'time-limitation' hypothesis for the fitness benefit of self-pollination. *BMC Ecology* 5: 2.
- SOLBRIG, O.T. 1980. Demography and natural selection. En: Solbrig, O.T. (Ed.), *Demography and evolution in plant populations*. Botanical Monographs 15. University of California Press, Berkeley.
- SOLÉ, R.V. & J.M. MONTOYA. 2005. Ecological network meltdown from habitat loss and fragmentation. En: Pascual, M. & J.A. Dunne (Eds.), *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford.
- SOLÉ, R.V. & J. BASCOMPTE. 2006. Self-organization in complex ecosystems. *Monographs in Population Biology* 42. Princeton University Press, Princeton.
- SOONS, M.B. & W.A. OZINGA. 2005. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions* 11: 165-172.
- SORENSEN, A.E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 443-463.
- SOUTHWICK, E.E. & L. SOUTHWICK JR. 1992. Estimating the economic value of honey bees (Hymenoptera: Apidae) as agricultural pollinators in the United States. *Journal of Economic Entomology* 85: 621-633.
- SPEARS JR., E.E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.
- SPERENS, U. 1997. Fruit production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.). *Oecologia* 110: 368-373.
- SPIRA, T.P. 2001. Plant-pollinator interactions: a threatened mutualism with implications for the ecology and management of rare plants. *Natural Areas Journal* 21: 78-88.
- SPRENGEL, C.K. 1793. *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Lehre, Cramer, 1972, Reimpresión.
- SRIVASTAVA, D.S. & J.H. LAWTON. 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152: 510-529.
- STACHOWICZ, J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51: 235-246.
- STANG, M., P.G.L. KLINKHAMER & E. VAN DER MEIJDEN. 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112: 111-121.
- STANG, M., P.G.L. KLINKHAMER & E. VAN DER MEIJDEN. 2007. Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia* 151: 442-453.
- STASTNY, M., A. BATTISTI, E. PETRUCCO-TOFFOLO, F. SCHLYTER & S. LARSSON. 2006. Host-plant use in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Ecological Entomology* 31: 481-490.
- STATSOFT. 1995. *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. Tulsa.
- STEBBINS, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *American Naturalist* 91: 337-354.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- STEFFAN-DEWENTER, I. 2003. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in a fragmented orchard meadows. *Conservation Biology* 17: 1036-1044.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & T. TSCHARNTKE. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.

- STEFFAN-DEWENTER, I. & T. TSCHARNTKE. 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3: 449-456.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & T. TSCHARNTKE. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands -a mini review. *Biological Conservation* 104: 275-284.
- STEFFAN-DEWENTER, I., U. MÜNZENBERG & T. TSCHARNTKE. 2001. Pollination, seed set, and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1685-1690.
- STEFFAN-DEWENTER, I., S.G. POTTS & L. PACKER. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 651-652.
- STEFFAN-DEWENTER, I., U. MÜNZENBERG, C. BÜRGER, C. THIES & T. TSCHARNTKE. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421-1432.
- STEFFAN-DEWENTER, I., A.-M. KLEIN, V. GAEBELE, T. ALFERT & T. TSCHARNTKE. 2006. Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. En: Waser, N.M. & J. Ollerton (Eds.), *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- STENSETH, N.C. & A. MYSTERUD. 2005. Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology* 74: 1195-1198.
- STEPHENS, S.E., D.N. KOONS, J.J. ROTELLA & D.W. WILLEY. 2004. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 115: 101-110.
- STEVENS, O.A. 1932. The number and weight of seeds produced by weeds. *American Journal of Botany* 19: 784-794.
- STILES, E.W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio* 107/108: 227-235.
- STILES, E.W. 2000. Animals as seed dispersers. En: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, Second edition. CABI Publishing, Wallingford.
- STINCHCOMBE, J.R. & M.D. RAUSHER. 2002. The evolution of tolerance to deer herbivory: modifications caused by the abundance of insect herbivores. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 1241-1246.
- STINCHCOMBE, J.R., M.T. RUTTER, D.S. BURDICK, P. TIFFIN, M.D. RAUSHER & R. MAURICIO. 2002. Testing for environmentally induced bias in phenotypic estimates of natural selection: theory and practice. *American Naturalist* 160: 511-523.
- STIREMAN, J.O., L.A. DYER, D.H. JANZEN, M.S. SINGER, J.T. LILL, R.J. MARQUIS, R.E. RICKLEFS, G.L. GENTRY, W. HALLWACHS, P.D. COLEY, J.A. BARONE, H.F. GREENEY, H. CONNAHS, P. BARBOSA, H.C. MORAIS & I.R. DINIZ. 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 17384-17387.
- STÖCKLIN, J. & E. BÄUMLER. 1996. Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *Journal of Vegetation Science* 7: 45-56.
- STOKES, K.E., Y.M. BUCKLEY & A.W. SHEPPARD. 2006. A modelling approach to estimate the effect of exotic pollinators on exotic weed population dynamics: bumblebees and broom in Australia. *Diversity and Distributions* 12: 593-600.
- STOKSTAD, E. 2007. The case of the empty hives. *Science* 316: 970-972.
- STOLL, P., C. DOLT, M. GOVERDE & B. BAUR. 2006. Experimental habitat fragmentation and invertebrate grazing in a herbaceous grassland species. *Basic and Applied Ecology* 7: 307-319.
- STONE, G.N., P. WILLMER & J.A. ROWE. 1998. Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology* 79: 2808-2827.
- STONER, K.E., M. QUESADA, V. ROSAS-GUERRERO & J.A. LOBO. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica* 34: 462-467.
- STOUFFER, P.C. & R.O. BIERREGAARD. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.
- STOWE, K.A., R.J. MARQUIS, C.G. HOCHWENDER & E.L. SIMMS. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 565-595.
- STRAUSS, S.Y. & R. KARBAN. 1994. The significance of outcrossing in an intimate plant-herbivore relationship. I. Does outcrossing provide an escape from herbivores adapted to the parent plant? *Evolution* 48: 454-464.

- STRAUSS, S.Y. & R.E. IRWIN. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 435-466.
- STRENGBOM, J., J. WITZELL, A. NORDIN & L. ERICSON. 2005. Do multitrophic interactions override N fertilization effects on *Operophtera* larvae? *Oecologia* 143: 241-250.
- STRID, A. 1969. Evolutionary trends in the breeding system of *Nigella* (Ranunculaceae). *Botaniska Notiser* 122: 380-396.
- STROGATZ, S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-276.
- STRONG, D.R., J.H. LAWTON & T.R.E. SOUTHWOOD. 1984. *Insects on plants: community, patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific, Oxford.
- STUMPF, M.P.H., P.J. INGRAM, I. NOUVEL & C. WIUF. 2005a. Statistical model selection methods applied to biological networks. En: Priami, C. (Ed.), *Transactions on computational systems biology*. Springer, New York.
- STUMPF, M.P.H., C. WIUF & R.M. MAY. 2005b. Subnets of scale-free networks are not scale-free: sampling properties of networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 4221-4224.
- SUMMERVILLE, K.S. 2004a. Do smaller forest fragments contain a greater abundance of lepidopteran crop and forage consumers? *Environmental Entomology* 33: 234-241.
- SUMMERVILLE, K.S. 2004b. Functional groups and species replacement: testing for the effects of habitat loss on moth communities. *Journal of the Lepidopterists' Society* 58: 129-132.
- SUN, C., A.R. IVES, H.J. KRAEUTER & T.C. MOERMOND. 1997. Effectiveness of three turacos as seed dispersers in a tropical montane forest. *Oecologia* 112: 94-103.
- SUN, B.Y., T.F. STUESSY, A.M. HUMAÑA, M. RIVEROS & D.J. CRAWFORD. 1996. Evolution of *Rhaphithamnus venustus* (Verbenaceae), a gynodioecious hummingbird-pollinated endemic of the Juan Fernández Islands, Chile. *Pacific Science* 50: 55-65.
- SUTHERLAND, S. 1986. Patterns of fruit set: What controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- SUTHERLAND, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24-39.
- SUTHERLAND, S. & L.F. DELPH. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- TABARELLI, M., W. MANTOVANI & C.A. PERES. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- TAHVANAINEN, J.O. & R.B. ROOT. 1972. The influence of vegetation diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- TAULAVUORI, E., M. BÄCKMAN, K. TAULAVUORI, D. GWYNN-JONES, U. JOHANSON, K. LAINE, T. CALLAGHAN, M. SONNESSON & L.O. BJÖRN. 1998. Long-term exposure to enhanced ultraviolet-B radiation in the sub-arctic does not cause oxidative stress in *Vaccinium myrtillus*. *New Phytologist* 140: 691-697.
- TAYLOR, P.D. & G. MERRIAM. 1996. Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology* 11: 181-189.
- TELLERÍA, J.L., A. RAMÍREZ & J. PÉREZ-TRIS. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124: 493-502.
- TEMPLETON, A.R., K. SHAW, E. ROUTMAN & S.K. DAVIS. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 13-27.
- TERBORGH, J., K. FEELEY, M. SILMAN, P. NÚÑEZ & B. BALUKJIAN. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 94: 253-263.
- TERBORGH, J., L. LOPEZ, P. NÚÑEZ, M. RAO, G. SHAHABUDDIN, G. ORIHUELA, M. RIVEROS, R. ASCANIO, G.H. ADLER, T.D. LAMBERT & L. BALBAS. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- TEWKSBURY, J.J., D.J. LEVEY, N.M. HADDAD, S. SARGENT, J.L. ORROCK, A. WELDON, B.J. DANIELSON, J. BRINKERHOFF, E.I. DAMSCHEN & P. TOWNSEND. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 99: 12923-12926.
- TEWKSBURY, J.J., L. GARNER, S. GARNER, J.D. LLOYD, V. SAAB & T.E. MARTIN. 2006. Alternative hypotheses of landscape influence on nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. *Ecology* 87: 759-768.

- THIES, C., I. STEFFAN-DEWENTER & T. TSCHARNTKE. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18-25.
- THIOLLAY, J.-M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 8: 513-534.
- THOMPSON, J.N. 1994. The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, J.N. 1996. Evolutionary ecology and the conservation of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 300-303.
- THOMPSON, J.N. 1997. Evaluating the dynamics of coevolution among geographically structured populations. *Ecology* 78: 1619-1623.
- THOMPSON, J.N. 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *American Naturalist* 153: S1-S14.
- THOMPSON, J.N. 2002. Plant-animal interactions: future directions. En: Herrera, C.M. & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- THOMPSON, J.N. 2005. The geographic mosaic of coevolution. University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, J.N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science* 312: 372-373.
- THOMPSON, J.N. & B.M. CUNNINGHAM. 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature* 417: 735-738.
- THOMSON, J.D. & S.C.H. BARRETT. 1981. Temporal variation of gender in *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). *Evolution* 35: 1094-1107.
- THROOP, H.L. & M.T. LERDAU. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems* 7: 109-133.
- THUILLER, W., S. LAVOREL, M.B. ARAÚJO, M.T. SYKES & I.C. PRENTICE. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 8245-8250.
- TILMAN, D., R.M. MAY, C.L. LEHMAN & M.A. NOWAK. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- TISDELL, C. 2002. The economics of conserving wildlife and natural areas. Edward Elgar, Cheltenham.
- TOFTS, R. & J. SILVERTOWN. 2002. Community assembly from the local species pool: an experimental study using congeneric species pairs. *Journal of Ecology* 90: 385-393.
- TOH, I., M. GILLESPIE & D. LAMB. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7: 288-297.
- TOJU, H. & T. SOTA. 2006a. Imbalance of predator and prey armament: geographic clines in phenotypic interface and natural selection. *American Naturalist* 167: 105-117.
- TOJU, H. & T. SOTA. 2006b. Adaptive divergence of scaling relationships mediates the arms race between a weevil and its host plant. *Biology Letters* 2: 539-542.
- TOJU, H. & T. SOTA. 2006c. Phylogeography and the geographic cline in the armament of a seed-predatory weevil: effects of historical events vs. natural selection from the host plant. *Molecular Ecology* 15: 4161-4173.
- TOLVANEN, A. & K. TAULAVUORI. 1998. Timing of deacclimation affects the ability to recover from simulated winter herbivory. *Plant Ecology* 135: 9-12.
- TORÅNG, P., J. EHRLÉN & J. AGREN. 2006. Facilitation in an insect-pollinated herb with a floral display dimorphism. *Ecology* 87: 2113-2117.
- TOTLAND, Ø. 2001. Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. *Ecology* 82:2233-2244.
- TOTLAND, Ø., A. NIELSEN, A.-L. BJERKNES & M. OHLSON. 2006. Effects of an exotic plant and habitat disturbance on pollinator visitation and reproduction in a boreal forest herb. *American Journal of Botany* 93: 868-873.
- TRAKHTENBROT, A., R. NATHAN, G. PERRY & D.M. RICHARDSON. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11: 173-181.
- TRAVESET, A. 1993. Weak interactions between avian and insect frugivores: the case of *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Vegetatio* 107/108: 191-203.
- TRAVESET, A. 1995a. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica* 16: 171-178.
- TRAVESET, A. 1995b. Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117: 221-232.

- TRAVESET, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 151-190.
- TRAVESET, A. 1999. La importancia de los mutualismos para la conservación de la biodiversidad en ecosistemas insulares. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 527-538.
- TRAVESET, A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 117-126.
- TRAVESET, A. & M. VERDÚ. 2002. A meta-analysis on the effect of gut treatment on seed germination. En: Levey, D.J., W.R. Silva & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford.
- TRAVESET, A. & N. RIERA. 2005. Disruption of a plant-lizard seed dispersal system and its ecological effects on a threatened endemic plant in the Balearic Islands. *Conservation Biology* 19: 421-431.
- TRAVESET, A. & D.M. RICHARDSON. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216.
- TRAVESET, A., N. RIERA & R.E. MAS. 2001. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15: 669-675.
- TRAVESET, A., J. QUINTANA & J.A. ALCOVER. 2005. Fossil seeds from the Pliocene of Menorca and Eivissa (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Endins* 27: 205-209.
- TRAVESET, A., J. GULÍAS, N. RIERA & M. MUS. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology* 91: 427-437.
- TRAVIS, J. 1996. The significance of geographical variation in species interactions. *American Naturalist* 148: S1-S8.
- TSCHARNTKE, T. & R. BRANDL. 2004. Plant-Insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49: 405-430.
- TSCHARNTKE, T., I. STEFFAN-DEWENTER, A. KRUESS & C. THIES. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research* 17: 229-239.
- TSCHARNTKE, T., A.M. KLEIN, A. KRUESS, I. STEFFAN-DEWENTER & C. THIES. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- TUCKER, K.C. & D.M. RICHARDSON. 1995. An expert system for screening potentially invasive alien plants in South African fynbos. *Journal of Environmental Management* 44: 309-338.
- TULJAPURKAR, S., C.C. HORVITZ & J.B. PASCARELLA. 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *American Naturalist* 162: 489-502.
- TURKINGTON, R., E. JOHN, S. WATSON & P. SECCOMBE-HETT. 2002. The effects of fertilization and herbivory on the herbaceous vegetation of the boreal forest in north-western Canada: a 10-year study. *Journal of Ecology* 90: 325-337.
- TURNER, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- TURNER, M.G., R.H. GARDNER & R.V. O'NEILL. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag, New York.
- TYLIANAKIS, J.M., T. TSCHARNTKE & O.T. LEWIS. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445: 202-205.
- UHL, N.W. & J. DRANSFIELD. 1987. *Genera palmarum: a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.* Allen Press, Lawrence.
- UHL, C., H. CLARK & K. CLARK. 1982. Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the upper Río Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14: 249-254.
- VALENTE, R.M. 1997. O gênero *Microstrates* Lacordaire (Curculionidae: Baridinae): sistemática, filogenia e evolução da associação com palmeiras hospedeiras. Tesis de Mestrado. Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi/ Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuárias, Belém.
- VALENTE, R.M. 2000. Os insetos e os gorgulhos das palmeiras de Caxiuanã: manual para professores. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- VALENTE, R.M. & S.S. ALMEIDA. 2001. As palmeiras de Caxiuanã: informações botânicas e utilização por comunidades ribeirinhas. MCT/CNPQ/MPEG, Belém.
- VALENTE, R.M. & S.S. ALMEIDA. 2002. As palmeiras (Arecaceae) -Adições e atualização taxonômica. En: Lisboa,

- PL.B. (Ed.), Caxiuanã: populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- VALENTE, R.M. & S.A. VANIN. 2002. Curculionidae (Coleoptera) em inflorescências de *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae). En: Lisboa, P.L.B. (Ed.), Caxiuanã: populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- VALIDO, A. 1999. Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (g. *Gallotia*, Lacertidae). Tesis de Doctorado, Universidad de La Laguna, Tenerife.
- 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.
- VALIDO, A. & J.M. OLESEN. 2007. The importance of lizards as frugivores and seed dispersers. En: Dennis, A.J., R.J. Green, E.W. Schupp & D.A. Wescott (Eds.), Seed dispersal: theory and its application in a changing world. CABI Publishing, Wallingford.
- VALIDO, A., M. NOGALES & F.M. MEDINA. 2003. Fleshy fruits in the diet of Canarian lizards *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Island of Tenerife. *Journal of Herpetology* 37: 741-747.
- VALIENTE-BANUET, A. & E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- VALIENTE-BANUET, A. & M. VERDÚ. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10: 1029-1036.
- VALIENTE-BANUET, A. & M. VERDÚ. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96: 489-494.
- VALIENTE-BANUET, A., F. VITE & J.A. ZAVALA-HURTADO. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- VALIENTE-BANUET, A., A. VITAL-RUMEBE, M. VERDÚ & R.M. CALLAWAY. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103: 16812-16817.
- VALLADARES, G., A. SALVO & L. CAGNOLO. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology* 20: 212-217.
- VALVERDE, T. & J. SILVERTOWN. 1997. An integrated model of demography, patch dynamics and seed dispersal in a woodland herb, *Primula vulgaris*. *Oikos* 80: 67-77.
- VAN BAEL, S.A., J.D. BRAWN & S.K. ROBINSON. 2003. Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 8304-8307.
- VAN HOUTAN, K.S., S.L. PIMM, J.M. HALLEY, R.O. BIERREGAARD JR & T.E. LOVEJOY. 2007. Dispersal of Amazonian birds in continuous and fragmented forest. *Ecology Letters* 10: 219-229.
- VANIN, S.A. 1999. Curculionidae, cap., 14. En: Brandão, C.R.F. & E. Canello (Eds.), Invertebrados terrestres. Vol. V. Biodiversidade no estado de São Paulo: síntese do conhecimento ao final do século XX. FAPESP, São Paulo.
- VAN DE KOPPEL, J., R.D. BARDGETT, J. BENGTSOON, C. RODRIGUEZ-BARRUECO, M. RIETKERK, M.J. WASSEN & V. WOLTERS. 2005. The effects of spatial scale on trophic interactions. *Ecosystems* 8: 801-807.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VAN TIENDEREN, P.H. 1995. Life cycle trade-offs in matrix population models. *Ecology* 76: 2482-2489.
- VARELA, O. & E.H. BUCHER. 2006. Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments* 67: 566-578.
- VÁZQUEZ, D.P. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? *Oikos* 108: 421-426.
- VÁZQUEZ, D.P. & D. SIMBERLOFF. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *American Naturalist* 159: 606-623.
- VÁZQUEZ, D.P. & M.A. AIZEN. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology* 84: 2493-2501.
- VÁZQUEZ, D.P. & M.A. AIZEN. 2004. Asymmetric specializations: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251-1257.
- VÁZQUEZ, D.P. & M.A. AIZEN. 2005. Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions

- revealed by null models. En: Waser, N.M. & J. Ollerton (Eds.), *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- VÁZQUEZ, D.P., W.F. MORRIS & P. JORDANO. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters* 8: 1088-1094.
- VÁZQUEZ, D.P., C.J. MELIÁN, N.M. WILLIAMS, N. BLÜTHGEN, B.R. KRASNOV & R. POULIN. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127.
- VEHVILÄINEN, H., J. KORICHEVA, K. RUOHOMÄKI, T. JOHANSSON & S. VALKONEN. 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology* 7: 1-11.
- VENABLE, D.L. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88: 1086-1090.
- VICENS, N. & J. BOSCH. 2000. Pollinating efficacy of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae) on 'red delicious' apple. *Environmental entomology* 29: 235-240.
- VICKERY Jr., R.K. 1995. Speciation in *Mimulus*, or, can a simple flower color mutant lead to species divergence? *Great Basin Naturalist* 55: 177-180.
- VILA, M. & C.M. D'ANTONIO. 1998. Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology* 79: 1053-1060.
- VILELA-MORALES, E.A. & A.C. CANDEIRA-VALOIS. 2000. Recursos genéticos vegetais autóctones e seus usos no desenvolvimento sustentável. *Cadernos de Ciência & Tecnologia, Brasília* 17: 11-42.
- VISSE, M.E., L.J.M. HOLLEMAN & P. GIENAPP. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147: 164-172.
- VITOUSEK, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- VITOUSEK, P.M. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- VITOUSEK, P.M. & L.R. WALKER. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, and ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- VITOUSEK, P.M., H.A. MOONEY, J. LUBCHENCO & J.M. MELILLO. 1997a. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- VITOUSEK, P.M., J.D. ABER, R.W. HOWARTH, G.E. LIKENS, P.A. MATSON, D.W. SCHINDLER, W.H. SCHLESINGER & D.G. TILMAN. 1997b. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7: 737-750.
- VITOUSEK, P.M., S. HÄTTENSCHWILER, L. OLANDER & S. ALLISON. 2002. Nitrogen and nature. *Ambio* 31: 97-101.
- VOLTERRA, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Accademia dei Lincei* 2: 31-113.
- VON HELVERSEN, O. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. En: Barthlott, W., C.M. Naumann, K. Schmidt-Loske, K.L. Schuchmann (Eds.), *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
- VON ZEIPPEL, H. & O. ERIKSSON. 2007. Fruit removal in the forest herb *Actaea spicata* depends on local context of fruits sharing the same dispersers. *International Journal of Plant Sciences* 168: 855-860.
- WAGNER, W.L. & V.A. FUNK. 1995. *Hawaiian biogeography: evolution on a hot spot archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- WALKER, B., A. KINZIG & J. LANGRIDGE. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- WALLACE, A.R. 1853. *Palm trees of the Amazon and their uses*. John Van Voorst, London.
- WALLISDEVRIES, M.F., E.A. LACA & M.W. DEMMENT. 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* 121: 355-363.
- WALTHER, B.A. & S. MORAND. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116: 395-405.
- WARD, M. & S.D. JOHNSON. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos* 108: 253-262.

- WARDLE, D.A. & R.D. BARDGETT. 2004. Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 145-153.
- WARE, A.B. & S.G. COMPTON. 1992. Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. *Biotropica* 24: 544-549.
- WARING, G.H., L.L. LOOPE & A.C. MEDEIROS. 1993. Study on the use of alien versus native plants by nectarivorous forest birds on Maui, Hawaii. *Auk* 110: 917-920.
- WASER, N.M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236.
- WASER, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. En: Jones, C.E. & R.J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- WASER, N.M. & D.R. CAMPBELL. 2004. Ecological speciation in flowering plants. En: Dieckmann, U., H. Metz, M. Doebeli & D. Tautz (Eds.), *Adaptive speciation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WASER, N.M. & J. OLLERTON (Eds.). 2006. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.
- WASER, N.M., L. CHITTKA, M.V. PRICE, N.M. WILLIAMS & J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WATTS, C.H. & R.K. DIDHAM. 2006. Rapid recovery of an insect-plant interaction following habitat loss and experimental wetland restoration. *Oecologia* 148: 61-69.
- WESTERKAMP, C. 1991. Honeybees are poor pollinators-why? *Plant Systematics and Evolution* 177: 71-75.
- WATANABE, M.E. 1994. Pollination worries rise as honey bees decline. *Science* 265: 1170.
- WATSON, L.H. 1999. Ely browsing of *Grewia occidentalis* in semi-arid shrubly: the influence of bush clumps. *Koedoe* 42: 79-84.
- WEBB, C.J. & D.G. LLOYD. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 34: 164-178.
- WEBB, C.J. & D. KELLY. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 442-447.
- WEBB, C.O., D.D. ACKERLY & S.W. KEMBEL. 2005. *Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and character evolution*. Version 3.40v. URL:<http://www.phylodiversity.net/phylocom>.
- WEBB, C.O., D.D. ACKERLY, M.A. MCPEEK & M.J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- WELLER, S.G., A.K. SAKAI, A.E. RANKIN, A. GOLONKA, B. KUTCHER & K.E. ASHBY. 1998. Dioecy and the evolution of pollination systems in *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany* 85: 1377-1388.
- WENNY, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- WENNY, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- WEPPLER, T. & J. STÖCKLIN. 2006. Does pre-dispersal seed predation limit reproduction and population growth in the alpine clonal plant *Geum reptans*? *Plant Ecology* 187: 277-287.
- WEST-EBERHARD, M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- WESTPHAL, C., I. STEFFAN-DEWENTER & T. TSCHARNTKE. 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at landscape scale. *Ecology Letters* 6: 961-965.
- WHEELWRIGHT, N.T., E.E. DUKESHIRE, J.B. FONTAINE, S.H. GUTOW, D.A. MOELLER, J.G. SCHUETZ, T.M. SMITH, S.L. RODGERS & A.G. ZINK. 2006. Pollinator limitation, autogamy and minimal inbreeding depression in insect-pollinated plants on a boreal island. *American Midland Naturalist* 155: 19-38.
- WHITTAKER, R.J. & S.H. 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.
- WHITTAKER, R.J. & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford.

- WIBMER, G.J. & C.W. O'BRIEN. 1986. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America (Coleoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute (Gainesville)* 0: 1-563.
- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WIENS, J.A. 2002. Central concepts and issues in landscape ecology. En: Gutzwiller, K.J. (Ed.), *Applying landscape ecology in biological conservation*. Springer-Verlag, New York.
- WIENS, J.J. & C.H. GRAHAM. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539.
- WIENS, J.A., N.C. STENSETH, B. VAN HORNE & R.A. IMS. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369-380.
- WILBANKS, T.J. & R.W. KATES. 1999. Global change in local places: how scale matters. *Climatic Change* 43: 601-628.
- WILCOCK, C. & R. NEILAND. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 270-277.
- WILCOVE, D.S., D. ROTHSTEIN, J. DUBOW, A. PHILLIPS & E. LOSOS. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607-615.
- WILLIAMS, I.H. 1994. The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology Reviews* 6: 229-257.
- WILLIAMS, P. 2005. Does specialization explain rarity and decline British bumblebees? A response to Goulson et al. *Biological Conservation* 122: 33-43.
- WILLIAMS, D.G. & Z. BARUCH. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystems consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* 2: 123-140.
- WILLIAMS, J.L. & E.E. CRONE. 2006. The impact of invasive grasses on the population growth of *Anemone patens*, a long-lived native forb. *Ecology* 87: 3200-3208.
- WILLIAMS, R.J., E.L. BERLOW, J.A. DUNNE, A.-L. BARABÁSI & N.D. MARTINEZ. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 12913-12916.
- WILLIAMSON, M.H. & A. FITTER. 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170.
- WILLSON, M.F., D.A. GRAFT & C.J. WHELAN. 1990. Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92: 545-555.
- WILSON, J.B. & R.J. WHITTAKER. 1995. Assembly rules demonstrated in a saltmarsh community. *Journal of Ecology* 83: 801-807.
- WINFREE, R., T. GRISWOLD & C. KREMEN. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* 21: 213-223.
- WINKLER, E. & J. STÖCKLIN. 2002. Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Annals of Botany* 89: 525-536.
- WINSTON, M.L. 1992. The biology and management of africanized honey bees. *Annual Review of Entomology* 37: 173-193.
- WOLF, D.E., N. TAKEBAYASHI & L.H. RIESEBERG. 2001. Predicting the risk of extinction through hybridization. *Conservation Biology* 15: 1039-1053.
- WOODELL, S.R.J. 1979. The role of unspecialized pollinators in the reproductive success of Aldabran plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 286: 99-108.
- WOTTON, D.M. 2002. Effectiveness of the common gecko (*Hoplodactylus maculatus*) as a seed disperser on Mana Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 40: 639-647.
- WRIGHT, S.J. 1980. Density compensation in island avifaunas. *Oecologia* 45: 385-389.
- WRIGHT, S.J. & H.C. DUBEN. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.
- WRIGHT, D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- WU, J. & O.L. LOUCKS. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70: 439-466.
- WU, J. & H. LI. 2006. Concepts of scale and scaling. En: Wu, J., K.B. Jones, H. Li & O.L. Loucks (Eds.), *Scaling*

- and uncertainty analysis in ecology: methods and applications. Springer, Dordrecht.
- YAMPOLSKY, C. & H. YAMPOLSKY. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliography of Genetics* 3: 1-62.
- YOSHIDA, D.S. 2003. Pólen coletado por *Apis mellifera* L. em uma floresta secundária no nordeste paraense. UFPA/CCB.
- YOUNG, A.G. & G.M. CLARKE. 2000. Genetics, demography and viability of fragmented populations. Cambridge University Press, Cambridge.
- YOUNG, A., T. BOYLE & T. BROWN. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.
- ZABEL, J. & T. TSCHARNTKE. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116: 419-425.
- ZAMORA, R. 2000. Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences. *Oikos* 88: 442-447.
- ZAMORA, R., P. GARCÍA-FAYOS & L. GÓMEZ-APARICIO. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- ZANGERL, A.R. & M.R. BERENBAUM. 1993. Plant chemistry, insect adaptations to plant chemistry, and host plant utilization patterns. *Ecology* 74: 47-54.
- ZANGERL, A.R. & M.R. BERENBAUM. 2003. Phenotype matching in wild parsnip and parsnip webworms: causes and consequences. *Evolution* 57: 806-815.
- ZANGERL, A.R. & M.R. BERENBAUM. 2005. Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 15529-15532.
- ZANGERL, A.R., J.G. HAMILTON, T.J. MILLER, A.R. CROFTS, K. OXBOROUGH, M.R. BERENBAUM & E.H. DE LUCIA. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 1088-1091.
- ZENTENO, R.L. 2001. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la herbivoría en *Chamaedorea alternans* (Arecaceae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla, Puebla.
- ZIMMERMAN, C.A. 1977. A comparison of breeding systems and seed physiologies in three species of *Portulaca* L. *Ecology* 58: 860-868.
- ZIMMERMAN, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506.
- ZIMMERMAN, J.K., J.B. PASCARELLA & T.M. AIDE. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.
- ZINK, R.A. & N.T. WHEELWRIGHT. 1997. Facultative self-pollination in Island Irises. *American Midland Naturalist* 137: 72-78.
- ZUIDEMA, P.A. & M. FRANCO. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology* 89: 995-1005.
- ZVEREVA, E.L. & M.V. KOZLOV. 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: a metaanalysis. *Global Change Biology* 12: 27-41.

