

# El paper dels mutualismes planta-animal als ecosistemes insulars

Anna TRAVESET

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB). Ctra. de Valldemossa, Km 7,5. 07071-Ciutat de Mallorca. email: [ieatv@ps.uib.es](mailto:ieatv@ps.uib.es)

Traveset, A. 1999. El paper dels mutualismes planta-animal als ecosistemes insulars. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* 6 / *Mon. Inst. Est. Bal.* 66: 9-33. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

En el present treball s'examina la importància ecològica a les illes de les interaccions mutualistes entre plantes i animals, en particular, el paper que la pol·linització i la dispersió de llavors per aquests juga en la estructura de les comunitats i en el manteniment de la diversitat biològica. S'enumeren una colla d'exemples d'interaccions peculiars que s'han originat en diferents illes arreu del món així com les conseqüències ocasionades al trencar-se aquests mutualismes degut a diferents causes com són la destrucció de l'hàbitat, la introducció d'espècies exòtiques o una caça excessiva. S'examinen també els factors que cal considerar a l'hora d'avaluar el risc d'extinció de plantes que han perdut els seus animals mutualistes i els mecanismes que tenen per a compensar aquestes pèrdues. Finalment, es tracten els sistemes de reproducció de les plantes a les illes i els mecanismes que han evolucionat per a evitar la dependència absoluta dels animals en aquests ecosistemes.

Es conclou que en qualsevol programa de conservació cal incorporar l'estudi i la facilitació de les interaccions mutualistes. No n'hi ha prou en preservar la diversitat genètica i el potencial evolutiu, si no que s'han de conservar també els sistemes i processos que han evolucionat durant molt de temps i segueixen evolucionat. A les illes s'hi troben unes taxes relativament altes d'endemismes. Amb cada espècie endèmica que se'n va, se'n poden anar també altres espècies associades a ella, i per tant, la diversitat biològica total es pot veure molt negativament afectada.

**Paraules clau:** Mutualismes, Illes, Pol·linització, Dispersió de llavors, Conservació

## **The role of plant-animal mutualisms on insular ecosystems.**

In the present study I examine the ecological importance of the mutualistic interactions between plants and animals in island ecosystems. In particular, I examine the role that pollination and seed dispersal by animals play on community structure and on the maintenance of biological diversity. A number of examples of peculiar interactions that have originated in different islands around the world is examined as well as the consequences of mutualism disruption due to different reasons such as habitat destruction, introduction of exotic species or an excessive hunting. I also examine the factors that need to be considered to evaluate the extinction risk of plants that have lost their animal mutualists and the mechanisms that they possess to compensate for such losses. Finally, plant breeding systems in islands and the mechanisms evolved to avoid the absolute dependence upon animals in these ecosystems are also considered.

It is concluded that in any conservation program we need to incorporate the study and facilitation of mutualistic interactions. It is not enough to preserve the genetic diversity and the evolutionary potential, but also the systems and processes that have evolved for a long time and continue to evolve. In islands we find relatively high rates of endemic taxa. Along each species that is gone, several other species associated with it may also disappear, and thus, the total biological diversity can be negatively affected.

**Key words:** Mutualism, Islands, Pollination, Seed dispersal, Conservation

“Les illes representen una font enormement important d’informació i una base, sense paral·lels, per poder provar diverses teories científiques. Però aquesta importància ens imposa una obligació. La seva biota és vulnerable i molt valuosa. L’hem de protegir. Allò que es perd una vegada és perdut per a sempre, ja que molta de la biota insular és única”.

*E. Mayr (1967)*

## Introducció

Els mutualismes són un tipus d’interacció ecològica que no ha començat a rebre l’atenció que es mereix fins fa aproximadament uns 20 anys. Les interaccions que li han fet ombra durant molt temps, i a les que s’els hi ha donat més importància com a fenòmens estructuradors de les comunitats, són la depredació i la competència. Per altra banda, durant molts anys hi ha hagut una gran manca d’interacció entre zoòlegs i botànics, la qual ha dificultat aquests tipus de recerques on s’estudien simultàniament espècies pertanyents a diferents regnes.

A les illes, en particular, aquests estudis encara són més rars i les dades que tenim són puntuals, de llocs concrets, i no sabem encara que tan generalitzables. En el present treball s’ha intentat recollir gran part de la informació existent sobre aquest tema a les illes, i com es podrà constatar, queden encara moltes preguntes a contestar i hipòtesis a provar.

Abans d’entrar dins el tema dels mutualismes a les illes, però, i de la seva importància sobretot per al manteniment de la biodi-

versitat, cal fer una breu introducció del que són els mutualismes, quins tipus existeixen, què és l’efectivitat d’un mutualista i quines adaptacions presenten les plantes i els animals mutualistes.

## Definició de mutualisme

En ecologia, un mutualisme és el tipus d’interacció entre dues o més espècies on l’efecte recíproc d’una espècie sobre la taxa de creixement poblacional de l’altra i/o la mida de la població és positiu. Des d’un punt de vista evolutiu, s’entén per mutualisme aquell tipus d’interacció entre dues o més espècies en el qual s’incrementen recíprocament l’eficàcia biològica (també anomenada “*fitness*” o “*adecuació*”). S’han de distingir els mutualismes *simbiòtics* (on les espècies viuen en contacte físic, com per exemple alguns bacteris que viuen en els intestins dels herbívors) dels *no simbiòtics* (on les espècies no viuen juntes). Aquí es tractaran els segons, els quals tenen una importància ecològica molt gran. Per altra banda, existeixen mutualismes *facul-*

*tatius*, molt comuns en la natura, on la desaparició d'una de les espècies mutualistes no necessàriament resulta en l'extinció de l'altra, i mutualismes *obligats*, bastant rars a la natura, on hi ha una relació molt estricta de dependència entre les espècies.

### Tipus d'interaccions mutualistes planta-animals

#### Pol·linització

És la transferència de pol·len que condueix a la fertilització dels òvuls de les plantes. Les plantes usen nèctar o el mateix pol·len per atraure els animals que han de transportar aquest d'una flor a l'altra. La majoria d'angiospermes de les zones temperades són pol·linitzades per insectes, i gairebé totes les tropicals ho són bé per insectes, bé per ocells o bé per rates-pinyades.

#### Dispersió de llavors

És el transport de llavors lluny de la planta mare. La majoria de plantes usen fruits que tenen una polpa (o la mateixa llavor) rica en nutrients per atraure ocells, mamífers, rèptils, formigues, etc. Els animals que mengen fruits s'anomenen *frugívors* i als que passen les llavors intactes pel seu tub digestiu els hi diguem '*dispersors legítims*', distingint-los dels '*depredadors*', els quals digereixen -i, per tant, maten- les llavors, i dels '*consumidors de polpa*', que no s'empassen la llavor i sovint la deixen sota la planta mare o en llocs on té una molt baixa probabilitat de germinar.

Aquest mutualisme és més antic que el de la pol·linització. Ja des de fa uns 200 milions d'anys, els progenitors de les cicades modernes tenien llavors carnosos aparentment adaptades per al consum pels rèptils primitius (Sporne, 1965). A l'igual que les flors, els fruits clarament adaptats per atraure animals no apareixen de forma abundant al registre fòssil fins al Cretaci tardà, fa uns 65 milions d'anys. Des de llavors la Terra ha vist una increïble proliferació d'interaccions entre fruits i ocells, rates pinyades, primats, ungu-

lats i rosegadors que se'ls mengen. On aquest mutualisme és més comú és al bosc tropical plujós, on un 90% dels arbres i gairebé tots els arbusts tenen fruits adaptats per atraure ocells o mamífers. Per contra, és gairebé absent en els deserts d'Àfrica i de l'Orient Mitjà (Howe i Westley, 1988).

#### Protecció (per formigues)

Aquest és un tipus més específic de mutualisme on la planta suministra sucre o midó de les seves fulles, tiges o brots a formigues agressives que la defensen dels herbívors (altres insectes o inclús vertebrats) o fins i tot d'altra vegetació que pot interferir amb el seu creixement. És el cas conegut de les acàcies, per exemple.

#### Adaptacions de les plantes

La selecció natural exercida per diferents animals amb diferents capacitats sensorials, requeriments nutritius i costums ha moldejat una varietat molt gran d'adaptacions de les flors, des de canvis en l'olor o color fins en el nombre i forma de les flors. Aquestes adaptacions són el que es coneix amb el nom de '*síndromes de pol·linització*', els quals associen diferents grups taxonòmics de visitants florals amb diferents característiques de les flors. Així, per exemple, els escarabats cerquen sobretot pol·len i visiten flors aplanades o amb forma de bol amb simetria radial, les flors de colors variables (excepte el vermell) que produeixen nèctar i que tenen simetria radial o bilateral són visitades gairebé sempre per abelles, les flors que funcionen com a trampa i fan olor fètida atrauen sobretot cal·lifòrids (mosques del fems i dels cadàvers), flors tubulars amb molt nèctar i pol·len viscosos atrauen a papallones i/o falenes de llengua llarga, als tròpics les flors de colors vius i tubulars són visitades principalment per ocells, etc.

D'igual manera, hi ha els '*síndromes de dispersió*', que són el conjunt de característiques dels fruits (forma, color, olor i qualitat

nutritiva) associades a diferents tipus de disseminació de les llavors i que també representen respostes adaptatives a la selecció pels animals que consumeixen els fruits i dispersen les llavors intactes. Així, per exemple, les llavors amb elaiosoma són dispersades per formigues; els fruits petits de color vermell, blau, verd o negre són gairebé sempre dispersats per ocells (això no vol dir, però, que no puguin ser dispersats per altres animals a la vegada, com carnívors, per exemple); les rates pinyades solen dispersar llavors de fruits de color verd o groc amb olor de mesc, els fruits o llavors que alguns mamífers amaguen (i després poden oblidar) solen ser marrons, poc olorosos i fruits indehiscents amb una coberta dura, etc.

Hi ha alguns fruits que s'enganxen als pèls o a les plomes dels animals i poden ser transportats de forma passiva mils de quilòmetres (arribant així a illes oceàniques que estan lluny de la costa continental). Aquests fruits no li aporten res a l'animal i, per tant, la interacció no és mutualista. Tampoc és mutualista la interacció indirecta que existeix entre alguns animals que n'ingereixen uns altres que mengen llavors o fruits; aquest és el cas, per exemple, del mussol de les Galápagos (*Asio flammeus*) que menja pinsans (*Geospiza*) els quals poden tenir llavors de *Chamaesyce amplexicaulis* en el pedrer, o el cas dels capsigranys (*Lanius*) que dispersen llavors indirectament a l'ingerir sargantanes que havien consumit fruits previament a ser caçades, com s'ha trobat a les illes Canàries (Nogales, aquest volum).

### Adaptacions dels animals

Talment com les plantes, els animals pol·linitzadors i els dispersors de llavors també tenen adaptacions en llur morfologia, fisiologia digestiva i capacitats sensorials per trobar i consumir el nèctar i/o pol·len de les flors i els fruits.

Com a exemple d'adaptacions morfològiques dels pol·linitzadors tenim les llengües

retractables de les falenes esfingids o els llargs becs dels colibrís, que els hi permeten pol·linitzar flors de tub llarg. Les abelles estan equipades amb unes estructures al tars, anomenades corbícules, usades per transportar el pol·len cap al niu. Les rates pinyades nectarívores tenen llengües prènsils que els permeten succionar el pol·len o el nèctar del fons de les flors, agafant pol·len en el procés i transportant-lo a altres flors. Un colibrí de 5 grams o un esfingid consumeix unes 18 calories per minut mentre està mantenint-se en l'aire en front d'una flor; aquest metabolisme tan alt els hi permet visitar dil·ligement centes de flors cada dia o nit i a la vegada moldeja caràcters de les plantes, com pot ser la quantitat i/o qualitat de nèctar produït (les plantes que tenen aquests pol·linitzadors tan efectius produeixen un nèctar més ric en sucres que les que són visitades per insectes amb unes necessitats metabòliques més baixes). Les capacitats sensorials difereixen molt entre visitants florals, i per tant, també afecten l'evolució de les flors usades per diferents pol·linitzadors. L'ull compost de les abelles, per exemple, és receptiu a un espectre visual molt més ampli que el de l'ull humà. Moltes flors que a nosaltres ens semblen d'un groc o blanc sòlid, per a les abelles, que perceben la llum ultraviolada, tenen diferents patrons els quals actüen com a 'guies' del nèctar i les dirigeixen als estams i estigmes de la flor. Diferents tàxons d'insectes són sensibles a diferents porcions de l'espectre de colors, deixant a la planta la possibilitat de mostrar un ampli conjunt de senyals que són invisibles per als humans. D'igual manera, els insectes tenen una percepció de la forma i dels olors diferents a la nostra. Les abelles detecten l'olor dolça així com les mosques vironeres detecten l'olor de proteïna podrint-se, i per tant no és sorprenent que les flors pol·linitzades per abelles facin 'bona' olor i les pol·linitzades per mosques facin olor de 'ranc' o de podrit. Les pol·linitzades per colibrís, per contra, no fan olor perquè aquests, com quasi tots els ocells, tenen un sentit de l'olfacte molt poc

desenvolupat. Les flors pol·linitzades per aquests ocells fan poca olor o no en fan gens.

Els animals frugívors tenen també unes adaptacions que resulten no de la selecció per a disseminar llavors, sinó per cercar i digerir el menjar de forma eficient. Així, sovint tenen visió del color, o modificacions en els intestins que els ajuden a processar els fruits ràpidament. Els fruits són deficients en proteïnes. Els frugívors han de menjar cada dia, en promig, 2 grams de fruit per cada gram de pes corporal per a poder extraure suficient proteïna per al seu manteniment (Moermond i Denslow, 1985). Per tant, o bé suplementen llur dieta amb insectes o bé han de limitar el temps que passen processant fruits. Si no són especialment frugívors, no solen tenir modificacions digestives distintives (vegeu, per exemple, Herrera, 1984). Els animals especialistes en consumir grans quantitats de fruits han abreviat el seu tracte digestiu, cosa que accelera el pas de les llavors i assegura el seu tractament suau. Per exemple, el còlon d'una monèia aranya (*Ateles*), un important frugívor, és molt més petit que el d'una monèia udoladora (*Alouatta*), especialista en menjar fulles, malgrat ambdós tenen una mida semblant. Els ocells completament frugívors també tenen un intestí més curt, no tenen gavatx o el tenen molt reduït, i tenen un pedrer amb una paret molt prima, no muscular (veure revisió a Jordano, 1992). Recentment, s'ha suggerit que la polpa d'alguns fruits conté unes substàncies que actuen com a 'laxants' i que disminueixen el temps de retenció de les llavors en l'intestí, cosa que s'ha interpretat com a una adaptació de les plantes per augmentar la supervivència de les llavors (Murray et al., 1994, però veure també Witmer, 1996).

Els frugívors rarament s'especialitzen en una o poques espècies de plantes. Això és degut a que els frugívors viuen més temps que el període de fructificació d'una planta i a que els fruits d'una espècie no són suficients per a una dieta equilibrada. Alguns ocells, però, tenen preferències molt fortes per a determinades morfologies dels fruits. Per exemple,

els ocells del paradís de Nova Guinea prefereixen fruits encapsul·lats mentre que els coloms asiàtics en els mateixos boscos prefereixen baies i drupes (Pratt i Stiles, 1985).

A vegades, algunes relacions planta-frugívor semblen molt fortes i estretes (sovint anomenades 'coevolutives'). Aquestes són sovint degudes a una gran abundància local de menjar que comporta una resposta local del frugívor a la seva recerca. El fet de ser abundants i predibles fonts d'aliment fan que un frugívor determinat es pugui 'especialitzar' en aquest aliment, però aquesta interacció és més ecològica que evolutiva. En aquest tipus de mutualisme, no hi ha el cas paral·lel de les figues i les seves avespes pol·linitzadores o el de l'estreta relació entre la iucca i la seva falcata pol·linitzadora. Les veritables interaccions coevolutives impliquen canvis genètics adaptatius en les dues espècies, els quals es produeixen al llarg del temps com a resposta específicament a llur interacció. Encara que existeixen, no són gens fàcils de demostrar (veure més abaix, la secció que tracta sobre les relacions de dependència a les illes).

#### Aspectes quantitau i qualitatiu dels mutualismes. Efectivitat del mutualista

No tots els pol·linitzadors i dispersors són igualment efectius per a la planta. Anomenem *efectivitat* a la contribució que el pol·linitzador o el dispersor fa a la futura reproducció d'una planta (Schupp, 1993). Els mutualistes més efectius per a la planta són els que poden exercir una important pressió de selecció sobre diferents caràcters d'aquesta.

L'efectivitat té dos components, un quantitatiu i un qualitatiu. En el cas de la pol·linització, el component quantitatiu depèn de: (a) el nombre de visites del pol·linitzador a la planta i (b) el nombre de flors visitades en cada visita a la planta. El component qualitatiu (que mostra l'eficiència del pol·linitzador) està en funció de: (a) la freqüència de transferència de pol·len, (b) la càrrega de pol·len

depositada sobre els estigmes, (c) la selecció de l'estadi sexual de la flor i (d) el patrons de distàncies de vols entre flors. En el cas de la dispersió de llavors, el component quantitatiu depèn de: (a) el nombre de visites del dispersor a la planta i (b) el nombre de llavors dispersades en cada visita, i el component qualitatiu de: (a) el tractament de la llavor en la boca i tracte digestiu i (b) la qualitat de deposició de les llavors, determinada per la probabilitat de que una llavor sobrevisqui a la fase adulta.

En l'estudi de l'evolució de les interaccions mutualistes, doncs, hem de considerar aquests aspectes. Per poder saber què tan important és un pol·linitzador per a una espècie vegetal determinada, hem de conèixer tot el conjunt de visitants florals i determinar la seva efectivitat relativa a la dels altres. Exactament la mateixa cosa passa en el cas dels mutualismes planta-dispersor. A més, la variació en l'espai (entre àrees o entre llocs dins d'un àrea) i en el temps en el conjunt d'aquests mutualistes es tradueix, obviamt, en variació en aquests dos components. Diferents composicions taxonòmiques poden tenir unes diferents pressions de selecció sobre la planta, creant un mosaic de "règims selectius" (Herrera, 1988, Thompson, 1994). Per entendre l'evolució d'una interacció mutualista, per tant, hem de conèixer també aquesta variació en les dues escales.

### Les illes com a originadores d'interaccions peculiars

Les illes es caracteritzen per una flora i fauna disharmòniques amb una fracció variable d'espècies endèmiques. Entenem per disharmonia una composició i proporció de les diferents famílies que difereix de la flora i fauna de la regió d'origen ('font'), gairebé sempre el continent més proper.

Les faunes de pol·linitzadors a les illes són, en general, molt més pobres que al continent, alguns grups estant fins i tot absents. Això s'ha constatat a les illes Hawaii

(Howarth i Mull, 1992), a les Galápagos (McMullen, 1987) i a Nova Zelanda (Lloyd, 1985). Com més petita és l'illa, més empobrida és la fauna. La distància de l'illa al continent (o a una illa molt més gran) també està relacionada (negativament) amb la diversitat de pol·linitzadors, tant d'insectes (Inoue et al., 1996) com d'ocells (Feinsinger et al., 1982). A més, els insectes tendeixen a ser més generalistes a les illes, visitant un ampli rang de tàxons i per tant reduint les oportunitats d'evolució d'una interacció planta-pol·linitzador especialitzada (Barrett, 1996). A les illes oceàniques, en particular, s'hi ha trobat una representació desproporcionadament més gran d'insectes de mida petita, cosa que probablement reflecteix la seva major capacitat de migració (Barrett, 1996).

A continuació es presenten una colla d'exemples d'illes on han evolucionat diferents mutualismes planta-animals i on aquests semblen ser de gran importància per a l'estructura de les comunitats vegetals i per a la diversitat en general.

#### *Krakatoa*

Aquesta illa tropical ha estat colonitzada, des de l'erupció volcànica que hi tingué lloc al 1883, per un gran nombre de plantes arribades mitjançant transport per ocells i rates pinyades. Un estudi realitzat per Whittaker i Jones (1994) mostra que un 30% de la flora total de l'illa hi ha arribat i s'ha expandit mitjançant endozoocòria (veure Taula 1). A part de la dispersió, ocells i rates pinyades poden tenir papers importants com a pol·linitzadors. Les rates pinyades mengen pol·len o nèctar d'almenys sis espècies a Krakatoa. També hi ha diverses espècies d'ocells nectarívors i que pol·linitzen flors en aquesta illa.

#### *Illes del Pacífic Sud*

Aquestes illes són probablement el lloc del món on la importància dels vertebrats frugívors i pol·linitzadors en l'estructura dels ecosistemes és més gran (Cox et al., 1991, 1992). Un 30-50% de les plantes presents són

endèmiques, i uns 31 gèneres pertanyents a 14 famílies d'angiospermes són pol·linitzades per Megachiroptera, especialment pel gènere *Pteropus* (Marshall, 1985). A part de pol·linitzar, aquestes rates pinyades consumeixen els fruits d'unes 64 espècies de plantes a les illes de la Poli-, Micro- i Melanèsia (Marshall, 1985). Al dependre d'un nombre limitat de pol·linitzadors i de dispersors, la vulnerabilitat de les plantes a una possible extinció és molt gran. A l'illa de Samoa, en particular, el 30% dels arbres depenen, total o parcialment, de rates pinyades per a llur pol·linització o dispersió. Aquests mamífers juguen un paper molt important mantenint la diversitat del bosc. Poden volar 5-10 km o més entre taques de bosc per aconseguir fruits, cosa que és important per als patrons de flux gènic i dispersió a llarga distància. Hi ha una espècie d'arbre, *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), introduït a Samoa pels aborígens, que és pol·linitzat sols per una espècie de rata pinyada (*Pteropus tonganus*), mentre que al continent (Àfrica occidental, Índia, Brasil, Perú, Mèxic) té altres pol·linitzadors (insectes, ocells, rates pinyades i mamífers no voladors). Igualment, *Freycinetia reineckeii* és una liana que al continent és pol·linitzada per un grup ample de vertebrats però a Samoa depèn d'una rata pinyada, *P. samoensis*, i d'un estornell natiu, *Aplonis artifucus* (Cox et al., 1991).

Les rates pinyades, sobretot del gènere *Pteropus*, han disminuït molt llurs poblacions a les illes Pacífiques degut sobretot a la pèrdua d'hàbitat, a l'excés de caça, als tifons i a la introducció de depredadors. Són els únics mamífers frugívors-nectarívors presents a la majoria d'illes del Pacífic. Encara que llur distribució va des de Madagascar fins a les illes Cook, 46 de les 56 espècies es troben a l'est de l'oceà Índic. Està documentat que diferents espècies de *Pteropus* visiten més de 92 gèneres de plantes de 50 famílies (Cox et al., 1991). Són els dispersors, i probablement els pol·linitzadors, més importants de Samoa. Per conèixer les conseqüències de llur desaparició, Cox et al. (1991) han proposat estu-

diar l'èxit en la pol·linització, dispersió i establiment de plàntules a l'illa Guam, on algunes espècies de rates pinyades ja han desaparegut o són molt rares (Fujita i Tuttle, 1991). Aquests autors tenen ja evidència preliminar de que hi ha una reducció en l'èxit d'algunes plantes i han suggerit que els pol·linitzadors i dispersors poden estructurar els ecosistemes d'illes remotes de la mateixa manera que els depredadors estructuraven algunes comunitats continentals o intermareals. Aquesta hipòtesi té, òbviament, importants implicacions per a les estratègies de conservació, ja que suggereix com a prioritat la identificació i protecció dels pol·linitzadors i dispersors a les illes oceàniques.

### Nova Zelanda

A aquestes illes trobem una colla d'interaccions planta-animals molt peculiars. Una d'elles és la de la pol·linització per dragons (Gekkonidae). La nectarivoria per rèptils és un fenomen bastant rar que fins ara només s'ha descrit a unes quantes illes (Nova Zelanda, Madeira, Seychelles, Bonaire -a les Antilles Petites-, i també a Balears). Els dragons del gènere *Hoplodactylus* de Nova Zelanda mengen el nèctar de diferents espècies de plantes, col·lectant, sobretot a la gargamella i al morro, gran quantitat de pol·len el qual poden transportar durant bastantes hores (almenys 12) a molts metres de distància (Whitaker, 1987). A més, també són dispersors efectius de llavors de moltes espècies (Whitaker, 1987). El dragó de mida més gran (*Hoplodactylus delcourti*) està actualment extingit i, segons alguns autors (Webb i Kelly, 1993), podria haver dispersat fruits grans.

Lloyd (1985) va revisar la biologia floral de Nova Zelanda conclouent que hi han molt pocs casos de pol·linització especialitzada. Els insectes són els més comuns, encara que hi ha unes 30 espècies (per exemple, *Fuchsia*, *Sophora* i *Phormium*) pol·linitzades per ocells nectarívors, com són l'ocell campana o el tui (de la família Meliphagidae) i, recentment, s'ha descrit un cas d'especialització entre aquests ocells i diverses espècies de

Tipus de dispersió	Nombre d'espècies
Introducció endozoòcora (ocells i/o rates-pinyades)	124 (30% de les angiospermes)
Introducció exozoòcora (ocells)	10
Introducció pels humans, expansió endozoòcora (ocells i/o rates-pinyades)	15
Colonització per la mar, expansió endozoòcora	24
Total introducció i/o expansió zoòcora	173 (42% de les angiospermes)

**Taula 1.** Nombre d'espècies de plantes trobades a Krakatoa entre el 1886 i el 1992 que són dispersades per ocells i rates-pinyades. Dades de Whittaker i Jones (1994).

*Table 1.* Number of plant species found in Krakatoa between 1886 and 1992 that are dispersed by birds and bats. Data from Whittaker and Jones (1994).

vesc (*Peraxilla*, Loranthaceae) (Ladley i Kelly, 1995). Comparat amb Austràlia o amb Amèrica central, però, Nova Zelanda té molt pocs ocells nectarívors, i no hi ha cap planta que sols depengui dels ocells per a llur fertilització.

Una altra interacció peculiar, i que sembla ser un mutualisme obligat, ha estat descrita recentment a Nova Zelanda i és l'existent entre una rata pinyada (de cua curta) endèmica, *Mystacina tuberculata*, i una planta bastant rara paràsita, dioica, i també endèmica, *Dactylanthus taylorii* (Balanophoraceae) (Webb i Kelly, 1993). La rata pinyada viatja distàncies llargues per alimentar-se de les grans quantitats de nèctar que produeixen les flors i menja, sovint, a nivell de terra, hàbit que ha pogut evolucionar sols a un ambient lliure de mamífers depredadors. Aquesta interacció ha evolucionat segurament durant milions d'anys des de la separació de Nova Zelanda de Godwana. Les dues espècies estan

actualment amenaçades d'extinció degut a la introducció de mamífers exòtics, com són els opòssums australians o les rates de Polinèsia, els quals destrueixen les flors i eviten la producció de llavors.

A Nova Zelanda, un 70% de les plantes llenyoses té fruits carnosos, la majoria dels quals presenten les característiques típiques dels dispersats per ocells. A la vegada, un 70% dels ocells forestals nadius són frugívors. Els principals dispersors actualment són els coloms, anomenats kereru (*Hemiphaga novaeseelandiae*), el tui (*Prosthemadera*), els ocells-campana (*Anthornis*), els "ulls de plata" ("silvereyes", *Zosterops*) i altres introduïts per l'home com són la mèl·lera (*Turdus merula*) i el tord (*Turdus philomelos*). Únicament els coloms són capaços de dispersar els fruits grans (de més d'un centímetre de diàmetre), incloent els d'almenys 11 espècies d'arbres nadius (Clout i Hay, 1989). Malauradament, les poblacions d'aquests



coloms també han minvat molt després de l'arribada dels humans i dels predadors que aquests van introduir. A les illes Chatham, per exemple, els kereru són raríssims actualment, i a l'illa Raoul han estat recentment extingits. Altres ocells que poden haver estat importants dispersors i que ara estan extingits són l'huia (*Heteralocha acutirostris*), un tord, anomenat piopio (*Turnagra capensis*), o els moes (11 espècies de sis gèneres en les famílies Dinornithidae i Anomalopterygidae). Altres són pocs comuns, com els kiwis (*Apteryx* spp), el kokako (*Callaeas cinerea*) o el weka (*Gallirallus australis*) (Clout i Hay, 1989). Aquesta pèrdua de dispersors potencials ha tingut lloc per tota Polinèsia, però no es coneixen encara quines han estat les conseqüències sobre els patrons de regeneració del bosc.

### Madagascar

A aquesta illa hi trobem un tipus de relació planta-pol·linitzador única, i és l'existent entre una espècie d'arbre, el ravin-ala o arbre dels viatgers, *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) i un lèmur, el lèmur de collar, *Varecia variegata*, ambdós endèmics de Madagascar. L'arbre fa uns 30 m d'alçària i es troba per sota dels 1000 m, sobretot a l'est de l'illa i en llocs molt plujosos. Sembla ser que aquest arbre està especialitzat per la visita d'animals grans no voladors: té les inflorescències sota la copa les quals són molt accessibles als animals arborícoles, té flors grans protegides per unes bràcties que requereixen força per obrir-les, uns pistils a mena de 'varilles' que resisteixen el maneig del visitant, i una gran abundància de nèctar, amb una gran concentració de sucre que pot oferir al visitant durant una llarga estona. Els ecòlegs que han estudiat aquest sistema (Kress et al., 1994) han trobat que aquest lèmur visita consistentment i gairebé exclusivament les flors del ravin-ala, que transporta en el seu pèl grans quantitats de pol·len entre flors dins del mateix arbre i entre arbres diferents, que no destrueix les flors al cercar el nèctar -com fan altres espècies de lèmurs- i

que és bastant depenent del nèctar produït durant èpoques específiques de l'any. Aquests autors hipotetitzen que aquesta associació és arcaica, encara que creuen que no és coevolutiva: els lèmurs no depenen d'una única espècie de planta i la planta sembla ser visitada per altres animals en altres àrees. L'arbre ha estat introduït a les illes Maurici i Reunió, i també a Austràlia, i en aquests llocs és pol·linitzat per rates pinyades del gènere *Pteropus*.

Sussman i Raven (1978) hipotetitzaren que les relacions entre els mamífers no-voladors i les plantes han persistit en àrees del món on els visitants florals voladors, més recentment evolucionats, hi són absents o poc importants. En aquest sentit, Madagascar té sols tres espècies d'ocells i tres de rates pinyades que són nectarívores. Almenys dins de la família Strelitziaceae, aquest sistema de pol·linització planta-lèmur sembla ser molt antic. Els resultats d'anàlisis filogenètiques indiquen que *Ravenala* és el gènere més primitiu de la família i que probablement s'hauria originat al Cretaci. Els altres dos gèneres són pol·linitzats bé per ocells o bé per rates pinyades, posseint cada un dels gèneres els caràcters especialitzats (autopomorfies) per a cada tipus particular de pol·linització. Kress et al. (1994) suggereixen que els caràcters associats a la pol·linització pels lèmurs en *Ravenala* es varen originar al tàxon ancestral de la família. Els caràcters plesiomòrfics s'han mantingut al gènere *Ravenala* mentre que als dos gèneres derivats han aparegut caràcters més especialitzats per a la pol·linització. Sembla ser que els lèmurs es diversificaren a l'est d'Àfrica a principis o mitjans del Terciari, més o menys quan es va originar aquesta família de plantes. Alguns ancestres dels lèmurs o d'algun llinatge de mamífers primitiu, present a l'Àfrica durant el Cretaci tardà o principis del Terciari, haurien pogut ser els visitants florals dels tàxons ancestrals d'aquesta família. El sistema *Ravenala*-lèmur ha persistit en una regió aïllada geogràficament i que avui es manté molt empobrida en vertebrats voladors que van a les flors. Els altres dos gèneres han radiat en àrees on hi ha

molts ocells nectarívors (*Strelitzia* a l'Àfrica) o moltes rates pinyades nectarívores (*Phenakospermum* a Sudamèrica).

A part de *Ravenala*, a Madagascar s'hi troba una altra planta, una lleguminosa endèmica (*Strongyloдон craveniae*), que sembla estar adaptada també per a la pol·linització per lèmurs. Encara que les flors són també visitades per ocells i insectes, els únics pol·linitzadors eficaços per a la planta són aquests primats (Nilsson et al., 1993). Segons aquests autors, hi ha una bona colla de plantes amb caràcters morfològics i funcionals que evidencien una pol·linització per lèmurs. Aquests animals, a més, mengen fruits i actuen com a dispersors d'una llarga llista de plantes.

### Hawaii

En aquestes illes se troben unes 850 espècies de plantes endèmiques, un 70% de les quals són pol·linitzades per insectes, mentre que un altre 18% (totes llenyoses) ho són per ocells. A més, gairebé la meitat de la flora produeix fruits carnosos, cosa que suggereix dispersió endozoòcora (Sakai et al., 1995).

### Galápagos

Són també illes oceàniques que contenen unes 550 espècies de plantes amb flors. N'hi ha unes 250 d'endèmiques. S'hi troben quatre gèneres endèmics, tots de la família de les compostes, la més exitosa en dispersió a llarga distància. Comparat amb les Hawaii, aquest percentatge d'endemismes és relativament baix. Això i la proximitat d'aquests gèneres amb els del continent corroboren que aquestes illes són relativament recents. Les plantes compostes són les més abundants i, juntament amb els cactus, són les més interessants. Els grups amb poca capacitat de dispersió hi són poc abundants. La majoria d'espècies semblen haver arribat de Sudamèrica, i un menor nombre des de Mèxic i Amèrica central.

Hi ha pocs mamífers autòctons vivents (unes poques espècies de ratolins), i tant les iguanes del gènere *Conolophus* com les tortu-

gues gegants (*Geochelone* spp.) són les encarregades de dispersar les llavors de les cactàcies (Racine i Downhower, 1974; Christian et al., 1984). Aquestes cactàcies juguen un paper molt important a la comunitat, sobretot els gèneres *Cereus* (*C. thouarsii* i *C. nesioticus*) i *Opuntia* (*O. echios*, *O. megasperma*, *O. zacana*, etc.), essent les més abundants després de les compostes.

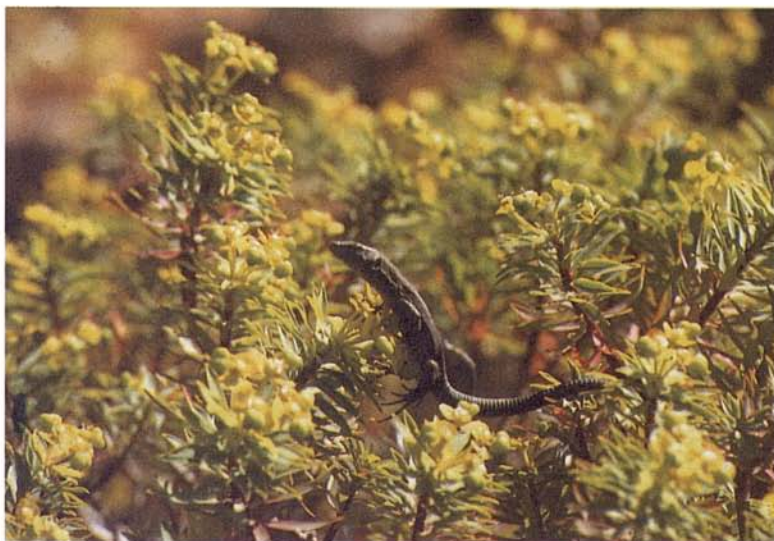
### Aldabra

En aquesta illa, situada al nord-oest de Madagascar, hi ha també tortugues gegants, *Geochelone gigantea*, que dispersen les llavors de bastantes plantes (almenys 28 espècies de gramínees, herbes o plantes llenyoses; Hnatiuk, 1978). *G. gigantea*, segons aquest autor, hauria derivat d'un grup de Madagascar (extingit de l'illa fa uns 1100 anys) per migració ultramarina i, molt probablement, és la responsable de la introducció de gran part de la flora a Aldabra. Se sap que el temps de retenció del menjar en l'estómac d'una tortuga és més llarg que el requerit per flotar des de Madagascar a Aldabra.

### Balears

En aquestes illes, i en totes les de la Mediterrània en general, hi ha un gran desconeixement de la biologia reproductiva de la flora, i per tant, no tenim la informació necessària de moment per poder afirmar si els mutualismes planta-animals hi juguen un paper important en l'estructura de les comunitats. De la flora total existent a Balears (unes 2230 espècies), aproximadament un 7% és endèmica, incloent subespècies i varietats, i un 90% d'aquests endemismes té flors vistoses, suggerint pol·linització entomòfila (encara que les dades de les que disposem fins ara indiquen que moltes d'aquestes són també pol·linitzades pel vent). La dispersió endozoòcora (producció de fruits carnosos) es dona sols en un 3% de la flora total i en un 8% dels endemismes.

Igual que a la majoria d'illes, a les Balears també es troben interaccions planta-animals interessants, com és el cas del mutua-



**Figura 1.** *Podarcis lilfordi* alimentant-se de nèctar de lletretra arbustiva (*Euphorbia dendroides*) a l'illa de Cabrera. Foto J. Vicens.

Figure 1. *Podarcis lilfordi* feeding on *Euphorbia dendroides* nectar in Cabrera. Photo J. Vicens.

lisme establert entre les sargantanes endèmiques del gènere *Podarcis* i un grup divers de plantes. Aquest mutualisme sembla ser important, almenys en algunes de les illes on la fauna és relativament pobra. Les dues espècies de sargantanes de les Balears, *Podarcis lilfordi* i *Podarcis pityusensis*, amb unes 40 subespècies presents en diferents illes i illots, tenen hàbits herbívors (Fig. 1) i s'ha trobat que intervien en la reproducció i dispersió d'una colla d'arbusts i herbàcies, com són: *Cneorum tricocon*, *Euphorbia dendroides*, *Euphorbia characeas*, *Ephedra fragilis*, *Rhamnus ludovici-salvatoris*, *Phillyrea* spp., *Juniperus phoenicea*, *Chritimum maritimum*, *Dracunculus muscivorus*, *Arum pictum* o *Arum italicum*, etc. (Traveset, 1995a; Sáez i Traveset, 1995; Pérez-Mellado i Casas, 1997; Traveset i Sáez, 1997; Traveset, in prep.).

Una de les interaccions planta-sargantana més interessants trobades fins ara sembla ser la que existeix amb l'olivella (*C. tricocon*), un arbust de la família de les Cneoràcies que té una distribució limitada a l'oest de la

Conca Mediterrània i que és moderadament comuna a les illes Balears, especialment dins la màquia costera (Fig. 2). Aquesta planta produeix unes drupes amb gran quantitat de polpa, de color vermell quan madura, i que, curiosament, no són consumides per ocells com caldria esperar pel seu aspecte extern (Traveset, 1995a). En canvi, tant *Podarcis lilfordi* a les Gimnèsies com *P. pityusensis* a Eivissa i Formentera consumeixen importants quantitats d'aquests fruits, actuant com a legítims dispersors, és a dir, defecant llavors completament intactes i capaces de germinar (Traveset, 1995a). A Mallorca i a Menorca, els marts (*Martes martes*) i en menor grau les genetes (*Genetta genetta*) són actualment els principals dispersors d'aquesta planta, encara que, com se sap, ambdós són carnívors que han estat introduïts per l'home i, per tant, llur interacció amb la planta és relativament recent. L'únic altre membre de la família Cneoraceae és *Neochamaelea pulverulenta*, arbust endèmic de les Canàries, el qual és dispersat per llagardaixos del gènere *Gallotia*



**Figura 2.** Olivella (*Cneorum tricoccon*) amb fruits madurs que són consumits per sargantanes i marts a les illes Balears.

*Figure 2.* *Cneorum tricoccon* mature fruits that are consumed by lizards and pine martens in the Balearic Islands.

(Valido i Nogales, 1994). Estem, doncs, davant d'una interacció que sembla ser molt antiga. L'olivella pertany al grup de plantes relictuals que evolucionaren durant el Terciari primerenc, sota unes condicions climàtiques tropicals (Raven, 1973). Per altra banda, els fòssils més antics de sargantanes trobats a Balears corresponen al Miocè Superior (Alcover et al., 1981), malgrat és possible que aquests rèptils estiguessin ja en aquestes illes des de molt abans (a la Península Ibèrica i a Europa, els fòssils més antics de lacèrtids són de l'Eocè; J. Barbadillo, com. pers.). No podem tampoc descartar el possible efecte de les tortugues gegants (*Cheirogaster* spp.) com a dispersores de l'olivella, i pot ser també d'altres plantes; fòssils de tortugues han estat trobats tant a Mallorca i Menorca com a Eivissa (Bour, 1985; Alcover, com. pers.). A Eivissa i a Menorca, s'han trobat fòssils de llavors d'olivella que corresponen al Pliopleistocè i que tenen una mida i estructura

molt semblant a les produïdes avui, cosa que indica que les pressions de selecció que han actuat sobre les característiques dels fruits han sigut molt dèbils durant molt temps i que això pot haver estat degut a una constància en el sistema de dispersió (Traveset, 1995a).

#### **Conseqüències del trencament d'un mutualisme a les illes**

El mutualisme entre dues espècies pot arribar a situacions crítiques quan un membre de la parella s'extingeix o redueix molt les seves poblacions. Aquesta situació és més fàcil que es doni a les illes que al continent degut a la menor quantitat d'espècies vegetals i animals. A continuació es presenten una sèrie d'exemples on es veu quines conseqüències ha tingut el trencament d'un mutualisme a diferents illes del món.

#### ***Els dodós de l'illa Maurici***

El dodó (*Raphus cucullatus*), un ocell no-volador de gran mida, ja extingit degut a la caça pels exploradors cap al 1675, era un omnívor que menjava fruits i llavors i posseïa un pedrer molt musculós. Els fruits de l'arbre tambalacoque (*Calvaria major*, Sapotaceae) tenen una polpa molt carnosa i una llavor molt dura que no és digerida per cap dels frugívors indígenes actuals. A l'actualitat, els tambalacoques són rars i hi ha molt pocs arbres joves que creixin de forma natural. Les llavors rarament germinen a no ser que siguin descarificades. Temple (1977) hipotetitzà que els fruits d'aquest arbre tenien aquesta llavor indestruïble degut a la possible depredació pels dodós, i que aquests havien evolucionat aquest pedrer tan poc comú, plé de pedres, per poder menjar-se aquests fruits els quals eren tan abundants en aquells temps. Curiosament, indiots que han estat introduïts a l'illa trenquen i digereixen algunes llavors però també en passen intactes unes altres que germinen poc després de ser defecades. Aquest exemple tan típic de coevolució planta-dispersor ha estat posteriorment 'desmitificat' per uns ecòlegs (Witmer i Cheke, 1991), els quals han trobat arbres joves en altres hàbitats i que la llavor pot germinar quan algun animal, com pot ser un rosegador, consumeix la polpa que l'envolta, així eliminant els inhibidors de la germinació.

#### *Els moes de Nova Zelanda*

Els moes inclouen alguns dels ocells més grans que han existit mai (podien superar els 3 m d'alçària i pesaven entre 20 i 200 kg). Encara que el registre fòssil més antic data de fa uns dos milions d'anys, sembla que ja hi havia moes des de molt abans, segons estudis moleculars. Eren ocells herbívors que no haurien tingut cap mena de competència amb mamífers ni rèptils i llur únic depredador hauria estat l'àguila gegant de Nova Zelanda, *Harpagornis moorei*, també desapareguda. L'extinció dels moes va ser molt ràpida i fou deguda a l'arribada dels Polinesis a l'illa, fa uns 1000 anys (Cooper et al., 1993). Als seus pedrers fossilitzats s'hi han trobat, entre fulles

i branquetes, llavors de diverses espècies (Burrows et al., 1981) cosa que suggereix que les podrien haver dispersat, però malauradament això no es pot demostrar. S'està encara especulant molt sobre quin efecte varen tenir sobre la vegetació i si varen ser el factor de selecció principal sobre alguns caràcters de les plantes, com són la fenologia, la morfologia, la química de les fulles, etc.

Els polinesis descobriren Nova Zelanda fa uns mil anys, i durant els següents segles varen desacoblar la majoria de sistemes planta-herbívor. *Dinornis* és el gènere de moes del que hi ha més informació. Sembla ser que actuaven com a cérvols, vaques o cabres i que llur sistema digestiu estava especialitzat de forma semblant per poder digerir lignina i cel·lulosa (Batcheler, 1989). Actualment, en la vegetació de Nova Zelanda la majoria de plantes caducifòlies i de plantes verinoses són de baixa mida, dominant sovint els primers estadis de la successió, les clarianes, els marges i la vegetació oberta. Això, segons Batcheler (1989), és consistent amb la hipòtesi de que el brosteig dels moes va constituir una força de selecció significativa.

#### *L'ocell campana, el tui i el colom de l'illa Chatham*

A l'illa Chatham, a l'est de Nova Zelanda, es troba una espècie d'arbre petit, el kowhai (*Sophora microphylla*), que sembla haver perdut els seus pol·linitzadors (Given, 1995). Les flors produeixen nèctar en abundància i segurament eren pol·linitzades per ocells-campana i per tuis. Degut a la fragmentació dels hàbitats que ha tingut lloc després de l'establiment dels europeus durant el segle XIX, amb la conseqüent gran extinció d'ocells, tant l'ocell campana com el tui estan probablement extingits o molt amenaçats. En aquest illa no hi ha hagut cap substitució efectiva i el que es troba és una molt més baixa producció de llavors en aquesta planta que al continent. La poca producció de llavors sembla deguda a uns nivells variables d'autofecundació. Segurament, en aquestes condicions, hi ha una selecció en contra de la auto-

incompatibilitat, encara que la proporció de plantes autocompatibles trobada actualment és molt baixa en algunes poblacions de l'illa. A l'illa Chatham també es troba una espècie de palmera, *Rophalostylis*, que produeix grans quantitats de flors i de llavors, les quals són dispersades principalment pel colom *Hemiphaga novaeseelandiae*, actualment en perill d'extinció en aquesta illa. Els opòssums introduïts d' Austràlia han substituït en part als coloms, però el seu efecte positiu és limitat, sobretot perquè tenen dificultat en enfilarse per la palmera. El resultat és una gran manca de plantes joves d'aquesta espècie (Given, 1995).

#### *Els drepanidinins i còrvids a les Hawaii*

Alguns dels ocells nectarívors drepanidinins i còrvids, actualment desapareguts d'aquestes illes, eren les úniques pol·linitzadores d'almenys una espècie de liana (*Freycinetia arborea*). Semblar ser que aquesta espècie es va salvar de l'extinció degut a la introducció, el 1929, de *Zosterops japonica*, un ocell que actua com a pol·linitzador de la planta (Cox, 1983).

#### *Els llagardaixos de les Canàries*

La desaparició d'algunes espècies de *Gallotia* en algunes de les illes on habitava ha representat un factor de selecció per a la mida dels fruits de *Neochamalaea pulverulenta*, una de les espècies dispersades per aquest rèptil. Recentment, s'ha trobat que els fruits de mida gran d'aquesta planta, i que eren consumits per llagardaixos de mida gran -actualment desapareguts- es queden sense ser dispersats (Nogales, ms).

#### *Les sargantanes de les Balears*

La desaparició de *P. lilfordi* de Mallorca i Menorca, juntament amb la introducció de carnívors, ha fet segurament canviar la distribució i abundància de *C. tricoccon* (i potser també d'altres espècies) en aquestes illes, especialment a la primera. Les sargantanes, segons el registre fòssil, no es

trobaven per sobre dels 500 m s.n.m., i per tant, la planta devia trobar-se sobretot per sota d'aquesta altitud. Han estat probablement els carnívors qui l'han desplaçat a localitats més elevades (Traveset, 1995a).

#### **L'efecte de les introduccions d'espècies exòtiques**

Des de fa molt temps se sap que les introduccions d'espècies a les illes tenen un efecte desproporcionadament més gran que al continent. Pel que aquí ens concerneix, cal dir que la introducció d'alguns animals a les illes pot afectar molt negativament a les plantes natives, ja que poden desplaçar els pol·linitzadors o dispersors nadius i així disminuir l'èxit reproductiu de les plantes al ser menys efectius. A les Illes Solomon, per exemple, les formigues natives i les introduïdes són diferentment efectives en atacar els hemípters que s'alimenten de la palmera dels cocos (*Cocos nucifera*): *Iridomyrmex* i *Pheidole* (introduïdes) no defensen la palmera dels herbívors com ho fan les natives *Oecophylla* i *Anoplolepis* (Greenblade, 1971). Per altra banda, un animal introduït que consumeixi fruits i faci de dispersor de llavors pot afavorir la invasió d'un ecosistema natiu per una planta aliena, que d'una altra manera ho tendria difícil per establir-s'hi. Per exemple, a les Hawaii, la introducció d'ocells i mamífers dispersors de llavors (com el mateix porc assilvestrat) ha provocat la invasió d'algunes plantes a les àrees de bosc prísti. Una interacció semblant s'ha observat a les Galápagos entre el bestiar boví i la guava (*Psidium guajava*) (Given, 1995). Aquestes interaccions entre les plantes alienes i els animals il·lustren bé la necessitat de controlar la introducció d'animals exòtics si volem protegir els ecosistemes nadius. També es pot donar el cas de que sigui un animal natiu el que afavoreix l'expansió de la planta aliena si aquesta ofereix els recursos adequats. En alguns casos, un animal introduït pot tenir un efecte positiu per a plantes natives i reem-

plaçar a un animal mutualista natiu que ha desaparegut. Aquest és el cas dels carnívors a Balears que dispersen efectivament les llavors de *Cneorum tricoccon*, o el cas de *Freycinetia arborea* (Pandanaeae) a les illes Hawaii, un dels pocs exemples d'una espècie indígena que experimenta un canvi absolut passant de tenir un pol·linitzador endèmic a un introduït (Cox, 1983).

És possiblement a les Hawaii on hi deu haver hagut un major nombre de mutualismes 'trencats' o a punt de fer-ho. Les introduccions d'espècies han estat enormes (unes 4600 espècies vegetals, al menys 17 espècies de mamífers, i més de 50 espècies d'ocells) i, a més, la destrucció de l'hàbitat, degut sobretot a la deforestació i als focs, ha fet desaparèixer moltes espècies endèmiques. Igualment, la gran destrucció dels ecosistemes que està tenint lloc a Madagascar o a moltes illes del Pacífic està, sens dubte, interferint amb molts mutualismes, i no sols fent desaparèixer espècies si no també interaccions que han estat evolucionant -potser coevolucionant- milions i milions d'anys.

### Son les relacions de dependència més fortes a les illes que al continent?

La coevolució entre parelles d'espècies, definida com a evolució recíproca simultània (Janzen, 1980), és teòricament possible, però és improbable en comunitats riques en espècies on molts d'animals seleccionen caràcters de les flors i dels fruits i on moltes plantes influeixen les "fitness" dels seus animals mutualistes (Howe i Westley, 1988). Aquests autors es plantejen la possibilitat de que els canvis coevolutius siguin més probables en comunitats més 'depauperades' o en hàbitats amb poques espècies. Relacions obligades entre plantes i animals no simbiòtics als deserts, altes muntanyes o illes suggereixen que la coevolució entre dues espècies podria tenir lloc on la baixa diversitat d'espècies promou una forta interacció entre elles. Alguns exemples, com són les flors del gènere

*Lobelia* i els ocells drepanidins de les Hawaii que s'alimenten del seu nèctar, les flors del gènere *Gilia* a les muntanyes de Califòrnia que adapten una forma diferent depenent de quina és la espècie de pol·linitzador que les visita, o el cas del dodó i l'arbre del tambalacoque a l'illa Maurici podrien ser casos de coevolució específica, però no es pot dir amb absoluta certesa.

Howe i Westley (1988) consideren aquesta coevolució entre dues espècies com a possible generadora de nous caràcters de les plantes i dels animals que després s'identifiquen com a relacions 'difuses'. Això es podria donar en el cas que una interacció coevolutiva que es doni a un lloc geogràficament aïllat en un moment donat s'expandeixi (per exemple, degut a un canvi climàtic) i la planta s'estengui a àrees on hi ha altres pol·linitzadors/dispersors 'semblants' al que inicialment ha co-evolucionat amb ella. És quan es parla de la 'coevolució difusa'. No obstant, l'escenari alternatiu d'un 'reemplaçament ecològic' de conjunts de plantes i animals, sense canvi evolutiu, no es pot excloure en molts casos. Alguns caràcters poden evolucionar en una o poques espècies en comunitats pobres i després estendre-se quan aquestes espècies, ja pre-adaptades, interaccionen amb unes altres. De fet, l'estabilitat en els arbusts i en els arbres durant decenes de milions d'anys, comparada amb la successió ràpida en les espècies d'ocells i mamífers, dona suport a la idea de que hi ha hagut un tal reemplaçament d'espècies animals que interactuen amb els arbres i arbustos. Aquesta hipòtesi dona una possible explicació a les associacions actuals; no obstant, no en dona als orígens dels caràcters que han fet possibles aquestes associacions.

El "co-" en coevolució és difícil de documentar, i especialment més difícil entre mutualistes no simbiòtics que entre patògens o insectes molt especialitzats i els seus hostes, perquè la selecció entre mutualistes sovint sembla ser dèbil, intermitent i confosa degut a les altres interaccions. Es necessita mostrar aquests canvis evolutius recíprocs en grups de

plantes i d'animals que les visiten. Per ara tenim molt pocs casos on adaptacions de la morfologia de les flors es poden 'acoplar' amb adaptacions del comportament, sensibles, o morfològiques dels pol·linitzadors. Això, sens dubte, és un repte per al futur.

Els resultats d'estudis de plantes pol·linitzades per colibrís donen suport a la predicció de que les plantes generalistes estan menys afectades per una reducció en la diversitat de pol·linitzadors que les plantes especialitzades (Linhart i Feinsinger, 1980). No obstant, hi ha encara pocs estudis fets sobre aquest tema per saber si això és generalitzable. Una reducció en la pol·linització pot tenir un impacte petit sobre la dinàmica de poblacions de la planta, per exemple, si la producció de fruits està més limitada pels recursos que pel pol·len (Horvitz i Schemske, 1988). Segons quina sigui la causa d'alteració de l'hàbitat, el conjunt sencer de mutualistes pot desaparèixer o llur poblacions es poden veure dràsticament mermades.

Per avaluar el risc d'extinció d'una planta que ha perdut els seus animals mutualistes s'han de considerar almenys tres factors (Bond, 1994):

a) la probabilitat de que el mutualisme es trenqui (es necessiten estudis de camp per determinar l'especificitat en la pol·linització i en la dispersió)

b) el grau de dependència reproductiva del mutualisme (veure si aquest és obligat o facultatiu). La dependència serà total en plantes diòiques, no anemòfiles i autoincompatibles.

c) la importància de les llavors en la demografia de la planta. El trencament del mutualisme pot conduir a l'extinció de la planta sols en aquells casos en que les poblacions estan limitades per llavors. Per això cal conèixer: (1) si la planta es propaga vegetativament, (2) la longevitat de la planta, i (3) la capacitat de rebrotar després d'una pertorbació com pot ser incendi o un huracà. També cal determinar la importància ecològica de la mortalitat de llavors i plàntules per a la població.

Als ecosistemes mediterranis, en general, es disposa encara de molt poca informació sobre pol·linitzadors, sistemes de reproducció i dependència demogràfica de les llavors. A les Balears, en particular, no arriben a 50 les espècies de les que s'ha estudiat la biologia reproductiva. Amb les dades que tenim fins ara (veure taula 2), sembla ser que els endèmics no s'autofecunden en la mateixa proporció amb que ho fan les plantes no-endèmiques i que, per tant, podrien tenir una major dependència dels pol·linitzadors. No obstant, la majoria de plantes, endèmiques o no, no depenen exclusivament dels insectes per a llur pol·linització, sinó que també són, en menor o major grau, anemòfiles. De les dues espècies que són pol·linitzades únicament per insectes i que no poden autofecundar-se (taula 2), sols una (*Dorycnium pentaphyllum*) podria estar limitada per la producció de llavors, al no tenir capacitat de reproduir-se asexualment. Pot ser el cas més clar d'espècie amb un alt perill d'extinció és *Daphne rodriguezii* (Thymelaeaceae), un arbust endèmic de Menorca, pol·linitzat, aparentment, per una única espècie de falena, amb un nivell d'anemofília molt baix, incapaç de reproduir-se asexualment i que té dispersió endozoòcora (el seu principal dispersor sembla ser la sargantana *P. lilfordi*, descompareguda a l'illa). De fet, actualment existeixen molt poques poblacions d'aquesta planta (a Menorca i a l'illot d'en Colom), i contenen un nombre baix d'individus.

En les espècies que s'han estudiat a Balears s'han trobat, en total, prop d'un centenar d'espècies de visitants florals, la gran majoria de l'ordre dels himenòpters (43%) seguit de dípters (32%), i amb una proporció menor de coleòpters i lepidòpters (12% de cada un d'aquests grups) (Traveset, dades no publ.). Malgrat algunes d'aquestes espècies s'han trobat sols en una espècie de planta, no se sap de moment el grau d'especificitat en els pol·linitzadors.



Endèmiques (21)	Autofecundació (6)	Entomofília 2 Anemofília 0 Entomol.+Anemof. 4
	No-autofecundació (15)	Entomofília 3 Anemofília 1 Entomol.+Anemof. 11
No-endèmiques (26)	Autofecundació (15)	Entomofília 2 Anemofília 0 Entomol.+Anemof. 13
	No-autofecundació (11)	Entomofília 3 Anemofília 0 Entomol.+Anemof. 8

**Taula 2.** Nombre d'espècies vegetals de les Illes Balears de les quals es coneix el sistema de pol·linització (dades de Tébar, 1992; Gil, 1994; Traveset, 1995; Traveset i Sáez 1997).

*Table 2.* Number of plant species of the Balearic Islands for which the pollination systems is known (data from Tébar, 1992; Gil, 1994; Traveset, 1995; Traveset and Sáez 1997).

### Sistemes de reproducció de les plantes a les illes. Com evitar la dependència dels animals per part de les plantes?

Una de les preguntes que es plantejen en l'estudi de la biologia reproductiva de les plantes a les illes és si els sistemes reproductius i la biologia de pol·linització difereixen del continent i per què.

Alguns autors han documentat que a les illes oceàniques hi ha una baixa representació de flors de colors brillants, tubulars i zigomorfs, mentre que hi ha una alta freqüència de flors petites, no vistoses i amb forma de

bol (Carlquist, 1974). Això es veu molt clarament a les flors d'Austràlia i de Nova Zelanda (Webb i Kelly, 1993), encara que no es coneix quina és la contribució de la flora autòctona vs. l'al·lòctona a aquestes característiques. Inoue et al. (1996), estudiant el gènere *Campanula*, també troben que hi ha una selecció exercida pels pol·linitzadors que manté variació en la mida de les flors i argumenten que aquestes a les illes són més petites i són visitades per insectes d'una mida més petita que al continent.

S'han proposat diverses hipòtesis adaptatives sobre els beneficis d'una pol·linització

pel vent a les illes: (1) independència dels pol·linitzadors, (2) almenys a algunes illes, els vents forts fan que la pol·linització per animals no sigui favorable, i (3) una major dispersió del pol·len i beneficis de la xenogàmia. No obstant, abans de provar aquestes hipòtesis, necessitem tenir evidència de que la pol·linització pel vent és més freqüent a les illes que al continent. Tenim poques dades del grau d'anemofília a illes, i en totes, aquest és relativament baix: un 20% de la flora a les Hawaii (Sakai et al., 1995), un 29% a Nova Zelanda, i un 34% a l'illa de Juan Fernández (Ehrendorfer, 1979). A les Galápagos, són també pocs els tàxons pol·linitzats pel vent (McMullen, 1987). A les Balears, no coneixem quina proporció del total de plantes és pol·linitzada pel vent. Considerant únicament els endemismes, es veu que un 26% tenen flors de mida molt petita i almenys un 10% tenen flors no vistoses (Soler i Rita, dades no publ.), cosa que suggereix pol·linització anemòfila. També es necessiten més estudis per entendre els processos microevolutius responsables de l'evolució de la pol·linització pel vent a partir de la pol·linització pels animals. Això es veu, per exemple, en el gènere *Rhadinodendron* (Compositae) a l'illa de Juan Fernández, en *Phyllis* i *Plocama* (Rubiaceae) a les Canàries, o en *Coprosma* (Rubiaceae) a Nova Zelanda (Ehrendorfer, 1979).

Hi ha dues qüestions centrals en l'estudi de l'evolució dels sistemes reproductius de les plantes: (1) forces evolutives responsables de l'autogàmia *versus* la xenogàmia i (2) selecció de sexes junts *versus* sexes separats.

### *Evolució de l'autogàmia*

Segons Baker (1955), les plantes hermafrodites i auto-compatibles que poden reproduir-se a partir d'un individu fundador estan millor preadaptades per a la colonització de les illes que les diòiques (sexes separats en diferents peus), les que obligatòriament s'han de creuar (dimòrfiques en general) o les auto-incompatibles, ja que aquestes necessiten almenys dos individus per a tenir progènie. Aquesta predicció -anomenada regla de

Baker-, però, encara està per confirmar en moltes flors insulars. Les flors de Nova Zelanda (Webb i Kelly, 1993), Hawaii (Carr et al., 1986) i Galápagos (McMullen, 1987) són deficitàries en sistemes d'incompatibilitats (homo- o heteromòrfiques) respecte a les del continent d'origen. A les Balears, de les 156 espècies considerades endèmiques o amb una distribució microareal (excloent els *Limonium*, gènere molt complex encara amb un nombre desconegut d'espècies), la gran majoria (prop del 90%) tenen flors hermafrodites, encara que no se sap de moment quina fracció d'aquestes tenen algun sistema de dimorfisme o d'incompatibilitat. S'ha vist que la gran majoria de les que s'ha estudiat el sistema reproductiu (47 espècies) són auto-compatibles. Només 7 espècies (15%) no ho són, 5 de les quals són endèmiques.

Alguns gèneres s'autofecunden a les illes però no al continent del que provenen. Tal sembla ser el cas de *Nigella* (Ranunculaceae) a les illes del mar Egeu (Strid, 1969), el de *Cyrtandra* (Gesneriaceae) a les illes del Pacífic, *Galium* (Rubiaceae) a Austràlia, o *Lycopersicon* (Solanaceae) a les Galápagos (vegeu Ehrendorfer, 1979). La transició a l'autogàmia ha permès a alguns gèneres d'angiospermes com *Limonium*, *Primula* i *Armeria*, entre altres, i a pteridòfits com *Pteridium aquilinum*, establir-se a diferents illes (Ehrendorfer, 1979), i sembla ser que es dona en condicions de manca de pol·linitzadors (veure, per exemple, Galen 1989; Washitani, 1996). *Fuchsia magellanica* (Onagraceae) a l'illa de Terra del Foc ha establert unes poblacions que tenen un grau d'autogàmia més gran que al continent, probablement seleccionat per l'escassetat de pol·linitzadors (colibrís) en l'àrea (Traveset et al., 1998). Igualment, un estudi recent sobre *Paeonia cambessedessi* a les Balears (Fig. 3) mostra que el grau d'autofecundació és d'un 20% (Traveset, en prep.) mentre que el de *Paeonia broteroi* (al sud de la Península Ibèrica) és sols d'un 5% (Sánchez-Lafuente, dades no publ.).



**Figura 3.** Pol·linitzador de *Paeonia cambessedessi* al Jardí Botànic de Sòller (Mallorca). A les illes, les peònies semblen tenir un grau d'autogàmia més elevat que al continent.  
**Figure 3.** Pollinator of *Paeonia cambessedessi* in the Botanical Garden of Sòller (Mallorca). On islands, the paeonias appear to have higher rates of autogamy than on mainland.

En altres grups, la dioècia ha descompartegut a les illes. És el cas de *Fragaria chiloensis* (Rosaceae) a les Hawaii o el de *Coprosma pumila* (Rubiaceae) de Nova Zelanda a l'illa Macquarie. Altres gèneres, però, han pogut mantenir els sexes en peus separats; per exemple, *Antidesma*, *Drypetes* (Euphorbiaceae), *Cocculus* (Menispermaceae), *Eurya* (Theaceae), *Pisonia* (Nyctaginaceae) i *Rhamnus* (Rhamnaceae) (Ehrendorfer, 1979).

#### **Evolució de la xenogàmia**

Alguns estudis recents sobre tàxons insulars que s'autofecunden parcialment han demostrat que hi ha una considerable 'depressió endogàmica' (Sakai et al., 1989; Belaousoff i Shore, 1995; Schultz i Ganders, 1996). L'estudi dels mecanismes per evitar l'autofecundació és un tema dominant en biologia reproductiva de plantes a les illes (Carlquist, 1974; Ehrendorfer, 1979;

Thomson i Barrett, 1981; veure revisió a Traveset, 1998). Alguns d'aquests mecanismes són els següents:

a) pol·linització pel vent. Aquest fa que el flux genètic entre individus augmenti.

b) caràcters florals com l'herkogàmia o la dicogàmia (separació en l'espai o en el temps de les funcions sexuals, respectivament).

c) canvis en el sistema reproductiu (tendència a separar els sexes en diferents peus: evolució de dioècia, ginodioècia, etc.). Un cop una espècie de planta està establerta a una illa, més que el canvi cap a un sistema incompatible, el més senzill, en termes genètics, és separar els sexes en diferents individus (Ehrendorfer, 1979). Diversos exemples han estat documentats per Baker (1967) i per Carlquist (1974): mentre que la flora d'immigrants a Hawaii contenia, aparentment, un 3,7% de dioïcisme, la flora actual en conté un 27,7% (i un altre 3% és gino- o poligamo-



**Figura 4.** Flors d'aladern de fulla estreta (*Phillyrea angustifolia*) de l'illa de Mallorca. Mentre que a la Península Ibèrica l'androdioècia és només morfològica, a les illes Balears és també funcional.

*Figure 4.* Flowers of *Phillyrea angustifolia* from Mallorca. In the Iberian Peninsula the androdioecy of this plant is only morphological, but in the Balearic Islands is also functional.

diòica), en contrast amb Califòrnia que en té un 2,6%. La flora de Nova Zelanda també té una alta proporció (13,5%) de plantes diòiques, comparada amb la del SW d' Austràlia (4,4%). En alguns tàxons com *Ameria maritima* a Hawaii (Baker, 1966), *Cyrtandra*, *Styphelia*, *Charpentiera* a les illes del Pacífic (Carlquist, 1974), o *Fuchsia* a Nova Zelanda (Godley, 1955) s'ha documentat una tendència cap a la ginodioècia o a la dioècia. En general, la proporció d'espècies diòiques a àrees continentals rarament excedeix el 3%, mentre que sovint sobrepassa el 10% a les flors insulars (Eliasson, 1995).

A Balears tenim un exemple que suggereix una tendència cap a la dioècia. És el cas de l'aladern (*Phillyrea*, Oleaceae; Fig. 4). Mentre que a la Península Ibèrica mostra una androdioècia (flors masculines i flors hermafrodites en diferents peus) només morfològica, a les poblacions illenques aquesta és funcional, i el pol·len dels individus mascles és

més fèrtil que el pol·len dels hermafrodites (Traveset, 1994). La proporció d'espècies de la floral total de Balears que són diòiques és aproximadament d'un 3%. De la flora endèmica, sols 4 espècies (2,6%) tenen sexes separats. No existeixen dades publicades de les altres illes mediterrànies.

#### *Pèrdua de dispersabilitat*

Una vegada una espècie està establerta a una illa, també pot haver-hi una selecció a favor de la pèrdua d'alguns caràcters que l'han permès establir-s'hi i d'un millor 'equipament' de nutrients per sobreviure en condicions adverses (de competència amb altres espècies per exemple) i per poder-s'hi expandir. Així, en alguns gèneres de pteridòfits (per exemple, en *Athyrium*, *Pteris*) s'observa un augment en la mida de les espores. En algunes fanerògames com en *Bidens* (Heliantheae) a les illes del Pacífic, o en les endèmiques

*Dubautia*, *Wilkesia* i *Argyroxiphium* de les Hawaii (Ehrendorfer, 1979), es registra un augment dels fruits i llavors (Carlquist, 1974), així com una pèrdua de pèls adherents, punxes o ganxos, especialitzats per a l'epizoocòria. També es pot perdre la capacitat de flotar de fruits i llavors, com s'ha vist en *Erythrina* (Leguminosae) a les illes del Pacífic, en algunes espècies d'*Acacia* que han arribat a les Hawaii i a les Maurici, i en algunes del gènere *Sophora* que han colonitzat les Chatham, Reunió, Gough, etc. (veure Ehrendorfer, 1979). La tendència d'algunes espècies a incrementar la mida dels fruits i llavors s'ha trobat als gèneres *Alectryon* (Sapindaceae), *Fagara* (Rutaceae) i *Tetraplasandra* (Araliaceae), endèmics de Hawaii, i sembla estar relacionada amb la tendència a la invasió d'hàbitats forestals. El cas més espectacular el trobem a les Seychelles amb el fruit de la palmera endèmica *Lodoicea maldivica* (coco-de-mer). Encara que floti, l'aigua de mar mata la llavor. Aquesta palmera creix molt lentament, viu més de cent anys i no floreix fins que en té almenys 30. A l'igual que els fruits, les seves flors i fulles també són enormes.

### Conservació d'interaccions ecològiques i evolutives a les illes

Si tenim en compte que la reproducció és vital per a la supervivència de les espècies, la dependència d'algunes flors endèmiques insulars d'uns pocs pol·linitzadors o dispersors suggereix que aquests poden ser crucials per a la preservació i manteniment de la biodiversitat (veure, per exemple, revisió en Kearns i Inouye, 1997). A les illes, i sobretot a les més antigues, la taxa d'endemismes sol ésser alta i en elles s'ha originat una gran varietat d'interaccions molt peculiars. És, doncs, evident que no n'hi prou en preservar la diversitat genètica i el potencial evolutiu, si no que també cal conservar els sistemes i processos que ja existeixen i que han vingut evolucionant durant milers d'anys.

En qualsevol programa de conservació, és necessari incorporar l'estudi i la facilitació de les interaccions mutualistes. Mantenir i propagar col·leccions vives de plantes per a una posterior reintroducció no funcionarà si no preservem també llur fauna associada. Una qüestió important que cal considerar és si el reemplaçament o substitució d'espècies (les quals poden ser exòtiques) pot mantenir una relació mutualista un cop un dels membres de la parella ha desaparegut. El reemplaçament s'ha trobat en algunes illes (vegeu, per exemple, Cox, 1983; Ware i Compton, 1992; Traveset, 1995a), però els exemples encara són pocs. Cal també posar un èmfasi més gran en l'estudi de les interaccions d'alt ordre, examinant l'efecte dels depredadors i dels paràsits que afecten als mutualismes (referències en Given, 1995). Amb cada espècie vegetal que se'n va, se'n poden també anar o reduir molt llurs densitats, altres espècies que viuen associades a ella (insectes, plantes paràsites, etc.), i per tant, la biodiversitat total d'un àrea es pot veure molt afectada. És quan es parla de "cascada d'extincions".

A la Mediterrània, en particular, les illes grans han funcionat com a reservori de flors del Terciari medi, servint-los-hi de refugi del les fluctuacions climàtiques del Pleistocè i dels canvis produïts a les franjes de vegetació, i en elles s'hi troba una taxa d'endemismes relativament alta. En aquestes illes grans, afortunadament, encara no hi ha hagut una gran pèrdua d'espècies endèmiques, encara que sí n'hi ha hagut de les no-endèmiques (Greuter, 1995). La vulnerabilitat de les flors és bastant major en les illes de mida petita i en les illes volcàniques aïllades.

Les illes s'han considerat sempre com a laboratoris d'evolució. Però, a més, constitueixen museus on no sols hi trobem una fauna i una flora única (les "obres d'art") si no també un conjunt d'interaccions tant ecològiques com evolutives que fan aquests museus encara més valuosos, i així, més mereixedors d'ésser preservats.

## Agraïments

Agraïxo al Dr Josep Antoni Alcover l'haver-me convidat a participar en aquest Cicle de Conferències sobre Ecologia Insular, així com per també haver aportat valuosos comentaris al manuscrit. Aquest treball s'enmarca dins els projectes AMB96-0843 i PB97-0860, finançats per la CICYT i per la DGICYT, respectivament.

## Bibliografia

- Alcover, J. A., Moyà-Solà, S. i Pons-Moyà, J. 1981. Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats Fòssils del Plio-Quaternari de les Balears i Pitiuses. *Mon. Cien., Ed. Moll*, 1: 1-260. Palma de Mallorca.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, 9: 347-349.
- Baker, H. G. 1966. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. I. Plumbaginaceae. *Evolution*, 20: 349-368.
- Baker, H. G. 1967. Support for Baker's law – as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Barrett, S. C. H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 35: 725-733.
- Batcheler, C. L. 1989. Moa browsing and vegetation formations, with particular reference to deciduous and poisonous plants. *New Zealand J. Ecol.*, 12: 57-65.
- Belaoussoff, S. i Shore, J. S. 1995. Floral correlated and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution*, 49: 545-556.
- Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 344: 83-90.
- Bour, R. 1985. Una nova tortuga terrestre del Pleistocè d'Eivissa: la tortuga de la cova de Ca Na Reia. *Endins*, 10-11: 57-62.
- Burrows, C. J., McCulloch, B. i Trotter, M. M. 1981. The diet of moes based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago. *Records of the Canterbury Museum*, 9: 309-336.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- Carr, G. D., Powell, E. A. i Kyhos, D. W. 1986. Self-incompatibility in the Hawaiian Madiinae (Compositae): An exception to Baker's Rule. *Evolution*, 40: 430-434.
- Christian, K. A., Tracy, C. R. i Porter, W. P. 1984. Diet, digestion, and food preferences of Galapagos land iguanas. *Herpetologica*, 40: 205-212.
- Clout, M. N. i Hay, J. R. 1989. The importance of birds as browsers, pollinators and seed dispersers in New Zealand forests. *New Zealand J. Ecol.*, 12: 27-33.
- Cooper, A., Atkinson, I. A. E., Lee, W. G. i Worthy, T. H. 1993. Evolution of the moa and their effect on the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 433-437.
- Cox, P. A. 1983. Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the icie, *Freyinetia arborea*. *Oikos*, 41: 195-199.
- Cox, P. A., Elmqvist, T., Pierson, E. D. i Rainey, W. E. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology*. 5: 448-454.
- Cox, P. A., Elmqvist, T., Pierson, E. D. i Rainey, W. E. 1992. Flying foxes as pollinators and seed dispersers in Pacific island ecosystems. *Biological Report*, 90: 18-23.
- Ehrendorfer, F. 1979. Reproductive biology of plants. In Bramwell, D. (ed.), "Plants and islands": 293-306 Academic Press, London.
- Eliasson, U. 1995. Patterns of diversity in island plants. In Vitousek P. M., Loope L. L. i Adersen H. (eds.), "Islands.

- Biological diversity and ecosystem function*": 35-50. Springer Verlag, Berlin
- Feinsinger, P., Wolfe, J. A. i Swarm, L. A. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. *Ecology*, 63: 494-506.
- Fujita, M. S. i Tuttle, M. D. 1991. Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology*, 5: 455-463.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43: 882-890.
- Gil, L. 1994. *Biologia reproductiva de la flora litoral de Balears. Dunas y roques maritimos*. Tesi Doctoral, Universitat de les Illes Balears.
- Given, D. R. 1995. Biological diversity and the maintenance of mutualisms. In Vitousek P. M., Loope L. L. and Adersen H. (eds.), "Islands. Biological diversity and ecosystem function": 149-162. Springer Verlag, Berlin.
- Godley, E. J. 1955. Breeding systems in New Zealand plants. I. *Fuchsia*. *Ann. Bot. N.S.*, 19: 138-151.
- Greenslade, P. J. M. 1971. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. *J. Appl. Ecol.*, 8: 323-352.
- Greuter, W. 1995. Origin and peculiarities of Mediterranean island floras. *Ecologia Mediterranea*, 21: 1-10.
- Herrera, C. M. 1984. 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. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 95-125.
- Hnatiuk, S. H. 1978. Plant dispersal by the Aldabran Giant Tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia*, 36: 345-350.
- Horvitz, C. C. i Schemske, D. W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology*, 69: 200-206.
- Howarth, F. G. i Mull, W. P. 1992. *Hawaiian insects and their kin*. Univ. Hawaii Press, Honolulu.
- Howe, H. F. i Westley, L. C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford Univ. Press, New York.
- Inoue, K., Maki, M. i Masuda, M. 1996. Evolution of Campanula flowers in relation to insect pollinators on Islands. In Lloyd D. G. i Barrett S. C. H (eds.), "Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants": 377-400. Chapman i Hall, New York.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution?. *Evolution*, 34: 611-612.
- Jennersten, O. 1988. Pollination of *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2: 359-366.
- Jordano, P. 1992. Fruits and Frugivory. In Fenner, M. (ed.) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities": 105-156. CAB International, Wallingford.
- Kearns, C. A. i Inouye, D. W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience*, 47: 297-307.
- Kress, W. J., Schatz, G. E., Andrianifahanana, M. i Simons Morland, H. 1994. Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by lemurs in Madagascar: evidence for an archaic coevolutionary system. *Amer. J. Bot.*, 81: 542-551.
- Ladley, J. J. i Kelly, D. 1995. Explosive New Zealand mistletoe. *Nature*, 378: 766.
- Linhart, Y. B. and Feinsinger, P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology*, 68: 745-760.

- Lloyd, D. G. 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. *N. Z. J. Bot.*, 23: 707-722.
- Marshall, A. G. 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zool. J. Linn. Soc.*, 83: 351-369.
- Mayr, E. 1967.- The challenge of island faunas. *Australian Natural History*, 15: 359-374.
- McMullen, C. K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos Islands angiosperms. *Am. J. Bot.*, 74: 1694-1705.
- Moermond, T. C. i Denslow, J. S. 1985 Neotropical frugivores: the influence of nutrition, behavior and morphology on fruit choice. In Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S. i Buckley, F. G. (eds.) "*Neotropical Ornithology*". *Ornithological Monographs*, 36: 865-897. American Ornithologists' Union. Washington, D. C.
- Murray, K. G., Russell, S., Picone, C. M., Winnett-Murray, K., Sherwood, W. i Kuhlmann, M. L. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 75: 989-994.
- Nilsson, L. A., Rabakonandrianina, E., Pettersson, B. i Grünmeier, R. 1993. Lemur pollination in the Malagasy rainforest liana *Strongylodon craveniae* (Leguminosae). *Evolutionary Trends in Plants*, 7: 49-56.
- Nogales, M. 1998. Some ecological implications of the broadening habitat and trophic niche of terrestrial vertebrates in the Canary islands. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 6.
- Nogales, M., Delgado, J. D. i Medina, F. M. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) seeds: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canarias). *J. Ecology*, 86: 866-871.
- Pérez-Mellado, V. i Casas, J. L. 1997. Pollinization by a lizard on a Mediterranean island. *Copeia*, 1997: 593-595.
- Pratt, T. K. i Stiles, E. W. 1985. The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. *Biotropica*, 17: 314-421.
- Racine, C. H. i Downhower, J. F. 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica*, 6: 175-186.
- Raven, P. 1973. The evolution of Mediterranean floras. In Di Castri, F. i Mooney, H. A. (eds.), "*Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*". Springer-Verlag, Berlin.
- Sáez, E. i Traveset, A. 1995. Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herpetological Review*, 26: 121-123.
- Sakai, A. K., Karoly, K. i Weller, S. G. 1989. Inbreeding depression in *Schiedea globosa* and *S. salicaria* (Caryophyllaceae), subdioecious and gynodioecious Hawaiian species. *Am. J. Bot.*, 76: 437-444.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M. i Herbst, D. R. 1995. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology*, 76: 2530-2543.
- Schultz, S. T. i Ganders, F. R. 1996. Evolution of unisexuality in the Hawaiian Islands: a test of microevolutionary theory. *Evolution*, 50: 842-855.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 13-29.
- Sporne, K. R. 1965. *The morphology of Gymnosperms: the structure and evolution of primitive seed-plants*. Hutchinson Univ. Library, London.
- Strid, A. 1969. Evolutionary trends in the breeding system of *Nigella* (Ranunculaceae). *Botaniska Notiser*, 122: 380-397.
- Sussman, R. W. i Raven, P. H. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200: 731-736.
- Tébar, F. J. 1992. *Biología reproductiva del matorral de la montaña mallorquina*. Tesi Doctoral. Universitat de les Illes Balears.



- Temple, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197: 885-886.
- Thompson, J. N. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, 1994.
- Thomson, J. D. i Barrett, S. C. H. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist*, 118: 443-449.
- Traveset, A. 1994. Reproductive biology of *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) and effect of galling-insects on its reproductive output. *Bot. J. Linn. Soc.*, 114: 153-166.
- 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 biology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Bot. J. Linn. Soc.*, 117: 221-232.
- Traveset, A. 1998. Ecology of plant reproduction: mating systems and pollination. In Pugnaire, F. I. i Valladares, F. (eds.), "*Handbook of Functional Plant Ecology*". Marcel Dekker, Inc., New York (en premsa)
- Traveset, A. (in prep.). Reproductive ecology of *Dracunculus muscivorus* in the island of Cabrera (Balearic islands, western Mediterranean).
- Traveset, A. i Sáez, E. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects. Spatio-temporal variation in flower visitation patterns. *Oecologia*, 111: 241-248.
- Traveset, A., Willson, M. F. i Sabag, C. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Functional Ecology*, 12: 459-464.
- Valido, A. i Nogales, M. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary islands. *Oikos*, 70: 403-411.
- Ware, A. B. i Compton, S. G. 1992. Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. *Biotropica*, 24: 544-549.
- Washitani, I. 1996. Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii*. *Conservation Biology*, 10: 59-64.
- Webb, C. J. i Kelly, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 442-447.
- Whittaker, A. H. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 315-328.
- Whittaker, R. J. i Jones, S. H. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography*, 21: 245-258.
- Witmer, M. C. 1996. Do some bird-dispersed fruits contain natural laxatives? a comment. *Ecology*, 77: 1947-1948.
- Witmer, M. C. i Cheke, A. S. 1991. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos*, 61: 133-137.