



Monográfico

Revisiones

Santamaría L., Larrinaga A.R., Arceiz A., Rodríguez Pérez J. 2006. La ecología espacial como punto de encuentro entre la ecología animal y vegetal. Modelos espacialmente explícitos de dispersión endozoócora. *Ecosistemas*. 2006/3

(URL: http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=444&Id_Categoria=1&tipo=portada)

La ecología espacial como punto de encuentro entre la ecología animal y vegetal. Modelos espacialmente explícitos de dispersión endozoócora

L. Santamaría, A.R. Larrinaga⁽¹⁾, A. Arceiz⁽²⁾, J. Rodríguez Pérez⁽³⁾

(1) Laboratorio de Ecología Terrestre. Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, CSIC-UIB), C/ Miquel Marquès 21, 07190 Esporles, Islas Baleares. (luis.santamaria@uib.es)

(2) The University Museum. Universidad de Tokio, Japón. (ahimsa@camposarceiz.com)

(3) Laboratorio de Ecología Terrestre. Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, CSIC-UIB), C/ Miquel Marquès 21, 07190 Esporles, Islas Baleares. (jrodriguez@uib.es)

*La ecología espacial como punto de encuentro entre la ecología animal y vegetal. Modelos espacialmente explícitos de dispersión endozoócora. En este artículo, utilizamos los sistemas de dispersión de semillas como ejemplo para exponer la importancia de la ecología espacial en las interacciones planta-animal. Estos sistemas han recibido la atención prioritaria de los ecólogos vegetales, lo que ha conllevado tanto una simplificación excesiva del papel que juegan el comportamiento y fisiología de los animales dispersantes. Además, el enfoque casi exclusivo en los "kernel de dispersión" unidimensionales involucra asunciones que son generalmente violadas en los sistemas de estudio, como la isometría del kernel dispersivo o la ausencia de heterogeneidad espacial en dicho kernel. La mayoría de estas limitaciones pueden corregirse mediante la inclusión explícita del componente espacial, pasando de modelos de dispersión unidimensionales a modelos bi- o tri-dimensionales. Este enfoque se ilustra con dos ejemplos: la dispersión de semillas de *Ephedra fragilis* por la lagartija balear, *Podarcis lilfordii*, y el papel del elefante asiático, *Oliphas maximus*, en la dispersión de especies nativas e invasoras del bosque tropical seco de Sri Lanka.*

*Palabras clave: dispersión de semillas, modelos espacialmente explícitos, movimiento animal, kernel de dispersión, *Podarcis lilfordii*, *Ephedra fragilis*, *Oliphas maximus**

*Spatial ecology as a crossroad for animal and plant ecology. An example using spatially explicit models of endozoochorous seed dispersal. In this article, we use seed-dispersal systems to exemplify the importance of spatial ecology for the study of plant-animal interactions. The study of seed-dispersal systems has been traditionally biased towards their plant component, with a relative disregard for the role of animal behavior and physiology. It also focused on one-dimensional dispersal kernels, which involved assumptions that are generally violated in real-world systems - such as the isometry of dispersal kernels and the lack of spatial heterogeneity within them. Most of these problems can be overcome through an explicit consideration of the spatial component of seed-dispersal systems, and the use of two- and three-dimensional dispersal kernels. We provide two examples of the potential benefits of this approach, spanning an extreme range of disperser size and mobility: the dispersal of *Ephedra* seeds by lizards (*Podarcis lilfordii*) at Sa Dragonera islet (Majorca, Spain) and the dual role of Asian elephants (*Oliphas maximus*) as dispersers of both native and invasive species in the dry tropical forests of Southern Sri Lanka.*

*Key words: seed dispersal, spatially-explicit models, animal movement, dispersal kernel, *Podarcis lilfordii*, *Ephedra fragilis*, *Oliphas maximus**

Introducción

La tradicional división de la biología en zoología y botánica ha mantenido su impronta incluso en el desarrollo de disciplinas intrínsecamente integradoras, como la ecología. La división entre ecología animal y vegetal es aún manifiesta, con existencia de publicaciones y escuelas separadas, y tiene una clara razón de ser al limitar la complejidad de los sistemas de estudio y permitir el uso de técnicas más homogéneas dentro de cada uno de estos campos.



Uno de los campos donde la estrecha colaboración entre ecólogos animales y vegetales parece más necesaria es el de las interacciones planta-animal, sean estas antagonistas (herbivoría) o mutualistas (polinización, dispersión de semillas). De hecho, es en este campo donde más ejemplos se pueden encontrar de análisis ecológicos y evolutivos que incluyen taxones de plantas y animales, particularmente en lo concerniente a las relaciones planta-herbívoro (como la coevolución de estrategias de ofensa y defensa; Karban y Agrawal, 2002) y a las relaciones planta-polinizador (tanto trabajos más clásicos de coevolución estrecha de la morfología de flores e insectos polinizadores como otros más recientes que analizan las interacciones planta-polinizador a nivel de toda la comunidad; Nilson, 1988, Olesen y Jordano, 2002; Jordano *et al.*, 2003). Sin embargo, incluso en estos campos parece mantenerse una importante disociación entre ecólogos animales y vegetales. Por ejemplo, a pesar del refinamiento con que se han estudiado tanto las estrategias de exploración y utilización del espacio por animales como los patrones de distribución de las plantas, escasean los trabajos en que se explora de forma explícita la interrelación entre ambos.

Los sistemas de dispersión de semillas por animales

A diferencia de los sistemas planta-polinizador, en los que son más abundantes los estudios de percepción, comportamiento de aprovisionamiento, fisiología digestiva, etc. del componente animal (fundamentalmente en el caso de himenópteros sociales, como abejas y abejorros, y aves, como los colibríes), los sistemas planta-dispersor han recibido la atención prioritaria de los ecólogos vegetales, lo que sin duda está relacionado con las dificultades que conlleva su estudio desde el punto de vista del dispersante. La principal consecuencia es el predominio de algunos sesgos y asunciones y, más específicamente, la simplificación excesiva del papel que el comportamiento y fisiología de los animales dispersantes juegan en estos sistemas. Por ejemplo, los estudios de dispersión de semillas tienden a ignorar la variación individual entre dispersores de la misma especie (aunque a menudo se ignora también la variación individual entre las plantas dispersadas). Tampoco suelen tenerse en cuenta suficientemente los patrones de movimiento animal (ref. Figuerola *et al.*, 2005; Westcott *et al.*, 2006), ni la abundante literatura sobre los factores que influyen o modifican dichos patrones.

Otros sesgos tienen su origen en la escasa incorporación del comportamiento trófico y fisiología dispersiva del animal dispersante. Por ejemplo, en estudios de dispersión endozoócora, la caracterización del tiempo de paso por el tracto digestivo suele centrarse en el tiempo medio, ignorando las colas de las curvas de retención, que son claves en eventos poco frecuentes de dispersión a larga distancia, de reconocida importancia para otros sistemas dispersivos como la anemocoria (Bullock y Clarke, 2000). Asimismo, al estudiar el efecto del paso por el tracto digestivo sobre la viabilidad y germinación de las semillas, pocos estudios prestan atención a la modulación de dicho efecto por el tiempo de paso, que resulta en efectos diferenciales sobre las semillas potencialmente dispersadas a corta y larga distancia (Charalambidou *et al.*, 2005).

Tampoco suelen tenerse en cuenta las interacciones entre los ritmos circadianos y los patrones de dispersión de semillas, que en algunos casos pueden resultar en cambios drásticos en las distancias potenciales de dispersión (Shilton *et al.*, 1999); o el efecto de los patrones de uso de hábitat de los dispersantes sobre la deposición de semillas en diferentes microhábitats y, como consecuencia, sobre las probabilidades de germinación y crecimiento de las plántulas en dichos microhábitats. Este sesgo está muy relacionado con el hecho de que la mayoría de los estudios funcionales de dispersión de semillas se centren en modelos unidimensionales que se limitan a caracterizar la distancia de la semilla dispersada a la planta madre (el llamado "kernel de dispersión", Higgins y Cain, 2002; Charalambidou *et al.*, 2005; Westcott *et al.*, 2006). Dichos estudios, que tienen la evidente ventaja de limitar la excesiva complejidad, involucran asunciones que son generalmente violadas en los sistemas reales de estudio, como la isometría del "kernel" dispersivo o la ausencia de heterogeneidad espacial en dicha distancia.

Dado que una de las principales diferencias entre plantas y animales es su movilidad y, por tanto, su forma de explotar el espacio, la exploración del componente espacial de los sistemas ecológicos puede suponer un fértil punto de convergencia para ecólogos animales y vegetales. A lo largo de este artículo, utilizaremos los sistemas de dispersión de semillas como ejemplo para exponer la importancia de la ecología espacial en las interacciones planta-animal.

El componente espacial en el estudio de la dispersión de semillas

La mayoría de las limitaciones expuestas anteriormente pueden tratarse adecuadamente mediante la inclusión explícita del componente espacial en el análisis de los sistemas planta-animal o, más específicamente, en los sistemas planta-dispersor. Al hacerlo, podemos pasar de modelos de dispersión unidimensionales (sólo distancia a la planta) a modelos bidimensionales (dispersión en el plano, que permite incorporar modelos de movimiento animal y heterogeneidad espacial tanto en el hábitat como en la población de la planta dispersada) o incluso tridimensionales (que pueden ser de gran interés en el caso de lugares con mucha pendiente, donde ésta puede influir el comportamiento animal o la estructura del hábitat, en ambientes fluviales o en plantas dispersadas por gravedad o escorrentía).

La inclusión explícita de la heterogeneidad espacial, apoyada por el reciente desarrollo de técnicas de teledetección, georreferenciación submétrica y análisis espacial (presentadas en otros artículos de este volumen), por los avances en los estudios de movimiento animal por telemetría y por la determinación detallada de las sombras de dispersión de semillas



mediante la aplicación de técnicas moleculares (Godoy y Jordano, 2001; Jordano y Godoy, 2002), permite además estimar con una mayor precisión las interacciones entre la estructura del medio, el comportamiento animal y los “kernels” de dispersión; el efecto de éstas interacciones sobre la probabilidad de dispersión a diferentes microhábitats y, a partir de ésta, la probabilidad de germinación y establecimiento para cada semilla dispersada. Las diferentes respuestas de las distintas especies de dispersores y plantas dispersadas a la heterogeneidad espacial dan lugar a menudo a importantes diferencias en los patrones de dispersión resultantes, que podrían no detectarse en caso de obviar el componente espacial.

Por último, la incorporación del componente espacial permite establecer la importancia real que los modelos de dispersión unidimensionales, y en particular el tiempo de retención (tanto en fenómenos de dispersión endo- como epi-zoócora), tienen en función de los patrones de movimiento de cada especie. En particular, es probable que en especies territoriales o con áreas de campeo pequeñas el tiempo de retención tenga una importancia limitada, ya que el animal podrá recorrer dicha área o territorio varias veces antes de defecar las semillas ingeridas, por lo que los patrones de comportamiento y selección de hábitat pasarían a tener una importancia predominante. Sin embargo, en especies muy móviles (p.ej. ciertas aves, o durante eventos migratorios) o con tiempos de retención cortos (en relación al tiempo requerido para recorrer el área de campeo), el principal determinante que tendrá la dispersión seguirá siendo el hecho de que, a mayor tiempo de retención, mayor será la distancia recorrida. Ambas situaciones probablemente representan extremos dentro de un gradiente continuo, y es importante resaltar que es incluso de esperar que algunas especies de dispersantes presenten uno u otro tipo de situación en diferentes momentos de su ciclo vital (p.ej. durante la cría o invernada vs. períodos migratorios) y que la escala a la que se realice el análisis (y, en particular, la escala a la que la dispersión sea relevante para la especie de planta dispersada) condicionará de forma importante la posición de la especie de dispersor dentro de este gradiente.

A continuación se muestran dos ejemplos que ilustran la importancia que la incorporación del componente espacial tiene para comprender en profundidad las interacciones planta-animal y los procesos de dispersión por animales.

La importancia de la estructura y la heterogeneidad del hábitat para la dispersión de la efedra por la lagartija balear

Los reptiles son un importante dispersor de frutos carnosos en muchos ecosistemas insulares (Olesen y Valido, 2003), en los que muchas veces representan el principal dispersor de la flora nativa o endémica, hasta el punto de que su desaparición a consecuencia de la intervención humana puede llevar aparejada la extinción de dicha flora (Riera *et al.*, 2002; Traveset y Riera, 2005; Traveset y Santamaría, 2005). Incluso algunas especies comunes en áreas continentales dependen a veces de los reptiles para la dispersión en sus poblaciones insulares. Un ejemplo de esta relación se da con la efedra (*Ephedra fragilis*), un arbusto presente en áreas costeras y montañosas mediterráneas con frutos carnosos típicamente dispersados por aves en la península ibérica, pero que dependen principalmente de la dispersión por lagartija balear (*Podarcis lilfordii*) en algunas islas e islotes del archipiélago balear, como el Parque Natural de Sa Dragonera, en Mallorca (**Fig. 1**).



Figura 1. Individuo de *Ephedra fragilis* cargado de frutos en el islote de Sa Dragonera. Los frutos son activamente consumidos por lagartija balear (*Podarcis lilfordii*) (derecha). Fotos: Javier Rodríguez Pérez.

La elevada densidad de población, el pequeño tamaño corporal y la territorialidad de la lagartija balear hacían prever, sin



embargo, que la dispersión de semillas de efedra por esta especie sería muy eficaz pero tendría lugar a pequeña escala, probablemente menor a 10 ó 20 metros. El consumo de frutos es en efecto muy activo, y durante el período de fructificación alrededor del 80% de las lagartijas capturadas defecaron semillas de efedra. Experimentos de laboratorio y campo revelaron, que a pesar del enorme tamaño que tiene la semilla de efedra en relación con el cuerpo de las lagartijas (5-6 g para las hembras y 10-12 g para los machos adultos), la lagartija balear presenta tiempos de retención extremadamente largos para esta especie, con máximos de defecación a los 2-3 días y colas de hasta 2-3 semanas. El estudio de los movimientos de seis lagartijas mediante radioseguimiento reveló además que, durante el período de fructificación de efedra, la lagartija balear presenta una movilidad muy elevada, con recorridos de más de 100 m diarios (que a menudo incluyen la superación de desniveles de 40-50 m) y frecuentes retornos al centro del área de campeo. Todo ello indica que la lagartija balear es capaz de proporcionar frecuentes eventos de dispersión a larga distancia (>50 m) y que el limitante para dicha dispersión no es el tiempo de retención de las semillas en el tracto intestinal, sino el tamaño de territorio, utilización del espacio y uso del hábitat por la lagartija (**Fig. 2**). En realidad, y dado que la viabilidad de las semillas ingeridas disminuye con el tiempo de retención en el tracto intestinal, la calidad de la dispersión de las semillas de efedra disminuye al aumentar su tiempo de tránsito en el tracto intestinal de las lagartijas.

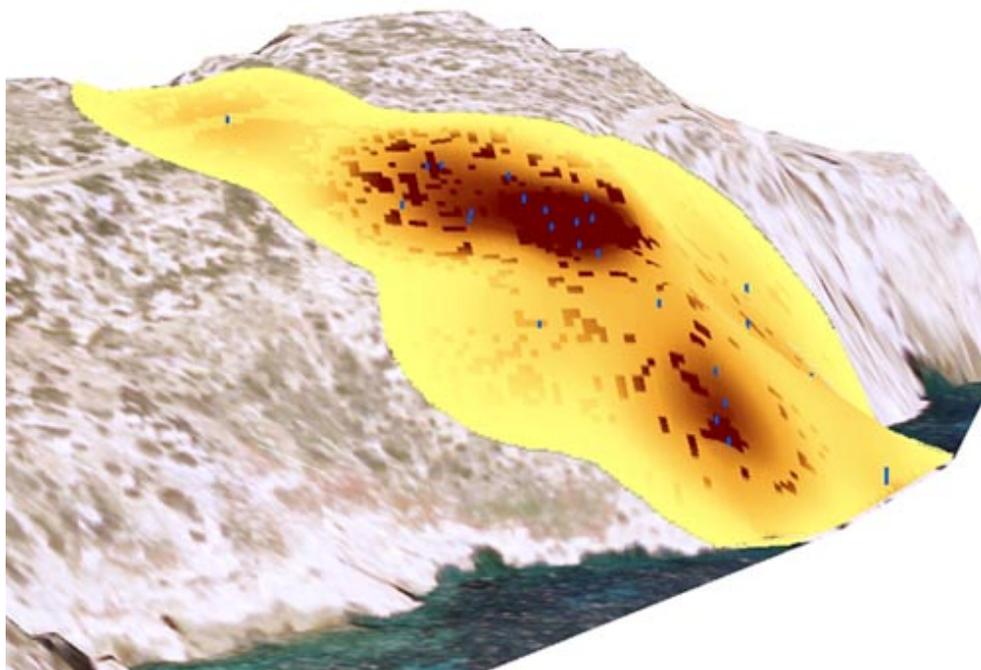


Figura 2. Sombra estimada de dispersión de semillas de efedra por un individuo de lagartija balear, en la que se puede apreciar la falta de isometría causada por la bimodalidad en la función de densidad de uso del territorio por el dispersor. La sombra de dispersión está estimada combinando el 'kernel' de dispersión del dispersor (obtenido mediante radio-seguimiento durante el período de fructificación) con las probabilidades de predación, germinación y establecimiento en claros y bajo matorral, y se presenta sobre una ortofoto georreferenciada proyectada sobre un modelo digital del terreno.

Los ritmos circadianos de actividad y uso del hábitat por la lagartija fueron, como mencionamos, el principal determinante de la cantidad y calidad de la dispersión de semillas de efedra. Las lagartijas ingirieron la mayoría de los frutos a lo largo de la mañana, y defecaron la mayoría de los frutos al final de ésta. Este comportamiento aumenta considerablemente el riesgo de que las semillas sean depositadas debajo de un arbusto de la misma especie, con consecuencias negativas para su viabilidad posterior. Sin embargo, el final de la mañana también está caracterizado por un abandono de las actividades de termorregulación (mayoritariamente sobre piedras y rocas, que representan micrositios inadecuados para la germinación de las semillas) y un incremento de las actividades de reposo en áreas sombreadas (principalmente bajo arbustos o en intersticios rocosos, que representa micrositios favorables para la germinación de esta especie). Por todo ello, es muy probable que la eficiencia de la dispersión sea muy sensible a la estructura y heterogeneidad del hábitat, en particular al tamaño de las manchas de vegetación y afloramientos rocosos, y a la abundancia y grado de agregación de los individuos de efedra.

Fragmentación del bosque tropical seco y conflicto hombre-elefante: importancia de la matriz espacial en la mitigación del conflicto

Dentro de la vulnerabilidad global que presenta el elefante asiático (*Oliphas maximus*), al habitar algunas de las áreas más pobladas del planeta, la subespecie de Sri Lanka (la de mayor talla de las tres descritas, caracterizada además por la frecuente presencia de áreas depigmentadas y la extrema rareza de individuos con colmillos) enfrenta una situación particularmente crítica. Durante el período colonial, las poblaciones de selva húmeda fueron prácticamente eliminadas, y las de bosque seco se enfrentan a la creciente pérdida y fragmentación de su hábitat, que es deforestado para su puesta en cultivo. Las enormes áreas de campeo que requiere esta especie y el incremento artificial de individuos en algunas áreas protegidas, a donde llegan “empujados” por la presión humana en las áreas periféricas puestas en cultivo o traslocados por la administración, resultan en la multiplicación de conflictos entre hombres y elefantes, con ataques a propiedades y cultivos y el consiguiente ataque furtivo a los propios elefantes (Fig. 3).

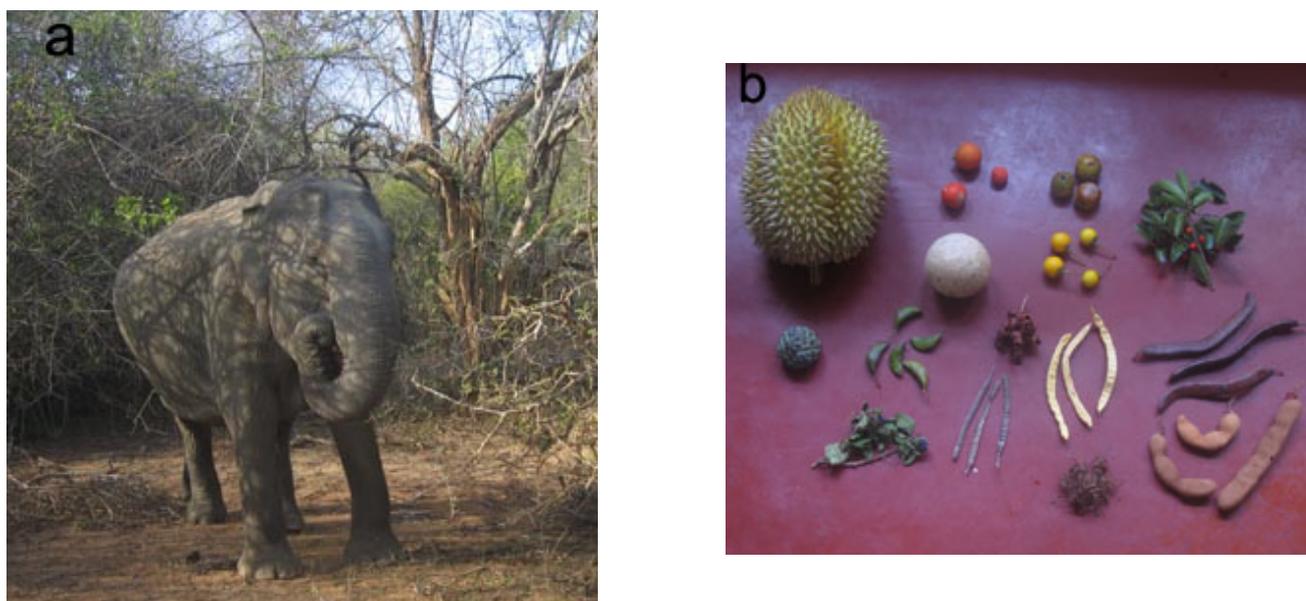


Figura 3. Elefante de Sri Lanka (a) y una muestra de los frutos que consume en la periferia del Parque Nacional de Yala (b). Fotos: Asier Rodríguez Larrinaga

El estudio de los patrones espaciales y temporales de los ataques a propiedades y cultivos en el S de Sri Lanka (en los alrededores del Parque Nacional de Yala) reveló que estos tienden a concentrarse en las áreas periféricas al parque y están más relacionados con la disponibilidad de recursos en zonas agrícolas que con la propia escasez de éstos dentro de las áreas boscosas (Campos-Arceiz, 2006). Por todo ello, parece evidente que la supervivencia a largo plazo de estas poblaciones no estará asegurada mientras no se encuentre la forma de armonizar su presencia con el uso del territorio en la matriz que circunda las zonas protegidas, y que la concentración de individuos en dichas zonas puede representar un peligro potencial tanto para la conservación de los ecosistemas de los propios parques como para los habitantes de las zonas adyacentes (que se ven sometidos a ataques de frecuencia e intensidad crecientes).

Para la elaboración de estrategias que permitan la convivencia entre hombre y elefante en la heterogénea matriz de áreas boscosas y deforestadas, protegidas y puestas en cultivo, del SE de Sri Lanka, es necesario conocer los factores que regulan, tanto la utilización del territorio por el elefante en dicha área como el efecto que ésta puede tener sobre la propia estructura del territorio. La importante estacionalidad que presenta la dieta del elefante en este área, con predominancia de especies herbáceas en la época húmeda y de especies forestales y arbustivas en la seca, y el potencial papel clave que pueden tener algunas especies productoras de frutos, hacen de este sistema un objeto de estudio muy relevante, ya que se podría así diseñar una red de áreas con distintos niveles de conservación y manejo que permitieran mantener una población sana de elefantes y minimizar al tiempo tanto el ataque a cultivos como la degradación del bosque por sobre-herbivoría.

En cuanto al efecto del propio elefante sobre la regeneración del bosque seco y el mantenimiento de la biodiversidad en los fragmentos que aún se conservan, este podría tener un papel dual, tanto positivo como negativo, en el que también puede ser clave la gestión de las áreas adyacentes a los parques. Por un lado, y a pesar de su fama como 'deforestador' ocasionada por



el sesgo hacia los estudios con elefante africano de sabana, el elefante de bosque (tanto asiático como africano) parece jugar un importante papel en la regeneración del bosque, al dispersar semillas de especies forestales y arbustivas. Estudios en el área de Yala (A. Campos-Arceiz y S. Ekanayaka, datos inéditos) indican que los elefantes dispersan semillas de varias especies de árboles y arbustos frecuentes en el bosque primario y secundario, como la famosa 'woodapple' (*Feronia limonia*, con un fruto de cáscara tan dura que tan sólo puede romperla el elefante) o varias especies arbustivas del género *Bauhinia*. Nuestros datos experimentales también indican que las semillas ingeridas por elefantes asiáticos presentan picos de defecación a las 24 h y colas de hasta 6-7 días, y los datos de radio-seguimiento disponibles en otras áreas indican que pueden tener movimientos de decenas de kilómetros diarios (véase, por ejemplo, los resultados del proyecto '[Tracking Silver Moon](#)', por lo que este animal podría conectar áreas de bosque o ayudar a su regeneración a muchos kilómetros de distancia. Los moderados tiempos de retención y la elevada movilidad de esta especie indican que, en este caso, el tiempo de retención de las semillas es un elemento determinante para su distancia de dispersión, y los factores que afectan a este primero (como los cambios estacionales de dieta o el tamaño y edad de los individuos) tendrán un importante efecto sobre dicha dispersión.

Por otro lado, sin embargo, los elefantes del área de Yala también están dispersando varias especies invasoras (como *Lantana camara* o *Prosopis juliflora*), por lo que su presencia en paisajes altamente fragmentados potencia la introducción de estas especies invasoras en áreas protegidas o fragmentos de bosque en buen estado. Algunas de estas especies presentan así mismo una gran supervivencia tras la ingestión por elefante y tiempos de retención muy elevados, por lo que su presencia conlleva el riesgo de introducción en áreas naturales a muchos kilómetros de distancia.

En este contexto, el estudio de la dispersión llevada a cabo por el elefante debe de hacerse desde la consideración de su componente espacial como factor de primer orden y podría permitir, mediante la combinación de datos de telemetría, comportamiento, mecánica de la dispersión y estructura espacial del medio integrados en modelos espacialmente explícitos, realizar predicciones acerca del efecto de distintas medidas de gestión tanto sobre los propios elefantes como sobre las poblaciones humanas con las que comparten su territorio.

Agradecimientos

El estudio de dispersión de efedra por lagartija balear en Dragonera ha sido realizado gracias a una ayuda a la investigación del Parque Natural de Sa Dragonera (Consell de Mallorca), concedida a JR en 2004. Agradecemos también el permiso de la Conselleria de Medi Ambient para trabajar con esta especie, y muy especialmente el apoyo y consejo de A. Traveset. El papel del elefante en la regeneración del bosque tropical seco está sido investigado gracias a una beca de la Fundación Canon para Europa, concedida a LS, y una beca predoctoral del Ministerio de Educación de Japón, concedida a ACA. Este trabajo se realiza en colaboración con P. Fernando (Center for Conservation and Research, Sri Lanka) y S. Takatsuki (The University Museum, Universidad de Tokio), y cuenta con el apoyo del Zoo de Ueno (Tokio) y The Millenium Elephant Foundation (Kegalle, Sri Lanka).

Referencias

- Bullock, J.M. and Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521.
- Campos-Arceiz, A. 2006. *Temporal and spatial patterns in the occurrence of human-elephant conflict incidents in southeastern Sri Lanka*. Master Thesis, University of Tokyo. 67 pp.
- Charalambidou, I., Santamaría, L., Jansen, C. y Nolet, B. A. 2005. Digestive plasticity in Mallard ducks modulates dispersal probabilities of aquatic plants and crustaceans. *Functional Ecology* 19: 513-519.
- Fernández-Palacios, J.M. y Morici, C. 2005. *Ecología Insular*. Asociación Española de Ecología Terrestre - Cabildo Insular de La Palma. Ed: Sarah Brunel pp. 251-276.
- Figuerola, J., Green, A.A. y Michot, T.C. 2005. Invertebrate eggs can fly: evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *The American Naturalist* 165: 274-280
- Godoy, J. A. y Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10 (9): 2.275-2.283.
- Higgins, S. I. y Cain, M. L. 2002. Spatially realistic plant metapopulation models and the colonization-competition trade-off. *Journal of Ecology* 90(4): 616-626.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions.



Ecology Letters 6: 69-81.

Jordano, P. y Godoy, J. A. 2002. *Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects*. En: D. J. Levey, W. R., Silva y M. Galetti (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford. pp. 305-321.

Karban, R. y Agrawal, A.A. 2002. Herbivore offense. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 641-664.

Nilsson, L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334, 147-149.

Olesen, J. y Valido, A. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 177-181.

Olesen, J. M. y Jordano, P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83(9): 2416-2424.

Riera, N., Traveset, A. y García, O. 2002. Breakage of mutualisms by exotic species: the case of Cneorum tricoccon L. in the Balearic Islands (Western Mediterranean Sea). *Journal of Biogeography* 29 (5-6): 713-719.

Shilton, L.A. , Altringham, J.D., Compton, S.G. y Whittaker, R.J. 1999. Old World fruit bats can be long-distance seed dispersers through extended retention of viable seeds in the gut. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266: 1416-1420.

Traveset, A. y Riera, N. 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 (2): 421- 431.

Traveset, A. y Santamaría, L. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. In *Ecología Insular*. J.M. Fernandez Palcios (ed.). Asociación Española de Ecología Terrestre. La Laguna.

Westcott, D. A., Bentrupperbäumer, J., Bradford, M. G. y McKeown, A. 2006. Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* 146: 57-67.