

Impacto de las especies exóticas sobre las comunidades mediado por interacciones mutualistas

A. Traveset ^{1,*}

(1) Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados, IMEDEA (CSIC-UIB), E07190 Esporles, Mallorca, Islas Baleares, España

* Autor de correspondencia: A. Traveset [atraveset@uib.es]

> Recibido el 05 de noviembre de 2014 - Aceptado el 30 de enero de 2015

Traveset, A. 2015. Impacto de las especies exóticas sobre las comunidades mediado por interacciones mutualistas. *Ecosistemas* 24(1): 67-75. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.11

La llegada de especies exóticas a una comunidad supone a menudo cambios sustanciales en la red de interacciones existentes entre especies nativas. En el caso particular de una especie invasora, ésta puede alterar de forma significativa la estructura de la comunidad, provocando la regresión de algunas especies, reduciendo la diversidad de especies y modificando el funcionamiento del ecosistema. Este artículo se centra en el impacto que pueden tener esas especies introducidas, muchas de ellas invasoras, sobre tres tipos de interacciones mutualistas (polinización biótica y dispersión biótica de semillas, y simbiosis planta-microorganismo). Concretamente, se revisan los distintos mecanismos mediante los cuales estas interacciones son influenciadas por plantas, animales o microorganismos invasores. Las disrupciones mutualistas debidas a invasiones biológicas son cada vez más frecuentes, habiendo sido documentadas en la mayoría de los ecosistemas terrestres, destacando los insulares. Normalmente, estas disrupciones resultan del efecto combinado con otros motores de cambio global (pérdida de hábitat, cambio climático, etc.), aunque todavía son pocos los estudios realizados sobre el efecto sinérgico y no aditivo de dichos factores. Las herramientas de las redes ecológicas, junto a métodos filogenéticos, representan un marco útil para predecir los efectos del cambio global a nivel de comunidad y pueden ayudar a pronosticar mejor los puntos críticos a partir de los cuales puede darse un colapso de las comunidades. Se discuten las implicaciones para la conservación y se identifican las lagunas de conocimiento a cubrir en futuras investigaciones en este campo.

Palabras clave: complejos de invasión; dispersión de semillas; disrupciones mutualistas; micorrizas; polinización; redes ecológicas

Traveset, A. Impact of non-native species on communities mediated by mutualistic interactions. 2015. *Ecosistemas* 24(1): 67-75. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.11

The arrival of non-native species on a community often implies dramatic changes in the network of interactions existing among native species. In the specific case of an invasive species, it can significantly alter the structure of the community, promoting the regression of several species, reducing biodiversity and changing ecosystem functioning. This paper focuses on the impact that these introduced species, many of them being invasive, can have on three types of mutualistic interactions (biotic pollination and seed dispersal, and plant-microorganism symbiosis). Specifically, the different mechanisms whereby these interactions are influenced by invasive species (plants, animals or microorganisms) are reviewed. Mutualistic disruptions due to biological invasions are increasingly being documented from most terrestrial ecosystems, mainly island ecosystems. They usually result from the combined effect of invaders and other drivers of global change (habitat loss, climate change, etc.), although there are still few studies on the synergistic and non-additive effect of such drivers. The tools of ecological networks, together with phylogenetic methods, represent a useful framework in order to foresee the effects of global change at the community level, and can help predicting the tipping points beyond which a community collapse can occur. The conservation implications of mutualistic disruptions are discussed, and the gaps of knowledge in this field are identified.

Key words: ecological networks; invasional meltdown; mutualistic disruptions; mycorrhizas, pollination; seed dispersal

Relevancia de los mutualismos en la naturaleza

Las relaciones mutualistas entre especies, es decir, aquellas que se establecen entre dos o más organismos y que implican un beneficio mutuo sobre su *fitness*, prevalecen en todos los tipos de ecosistemas y juegan un papel esencial en la organización y el funcionamiento de las comunidades (Bronstein 2009). La mayoría de seres vivos están directa o indirectamente asociados a alguna especie mutualista y a veces, incluso, a cientos de ellas. Este tipo de interacción ha sido crucial en la diversificación de los seres vivos, además de ser clave en la colonización de la tierra por plantas asociadas a hongos simbiotes (ver revisión en Kiers et al. 2010). Muchos mutualismos han persistido durante millones de años de evolución, mientras que otros han sufrido cambios espectaculares

en la identidad de los miembros de dicha interacción, en su especificidad a lo largo de escalas temporales evolutivas, e incluso en los resultados de la propia interacción, pasando desde el mutualismo hasta el antagonismo (Sachs y Simms 2006).

Los mutualismos son un caso particular de interacciones facilitadoras (o positivas) en las que una especie es beneficiada por otra. A pesar de su importancia en los ecosistemas, y comparada con otros tipos de interacciones, como la competencia o la depredación, la facilitación ha recibido relativamente poca atención por parte de los ecólogos. Sin embargo, un número creciente de estudios muestra que las interacciones positivas son tan importantes como las negativas, o incluso más, determinando la estructura y la función de los ecosistemas (Kiers et al. 2010). Además, dichas interacciones positivas proporcionan servicios ecosistémicos esen-

ciales como son, entre otros, la polinización, la dispersión de semillas o la constitución de componentes críticos de los ciclos del carbono y otros nutrientes.

La polinización biótica, en particular, es considerada como un servicio ecosistémico esencial, ya que más del 90% de las angiospermas son polinizadas por animales (Ollerton et al. 2011). Cerca de un 75% de los principales cultivos mundiales dependen de animales para la producción de frutos (Klein et al. 2007). Además, se sabe que la polinización biótica es un motor clave para la diversificación de los principales grupos de plantas y animales (Johnson 2010). La dispersión biótica de semillas, por otro lado, representa también un servicio ecosistémico a escala global. En regiones tropicales y templadas, un 90 % y un 60 %, respectivamente, de las plantas son dispersadas por animales (Farwig y Berens 2012); esta interacción mutualista proporciona una vía de escape a la competencia entre plántulas y frente a los enemigos naturales existentes alrededor de las plantas madre, facilita la colonización de sitios vacantes de reclutamiento, contribuye a mantener diversidad genética y permite la adaptación de las plantas a ambientes cambiantes (Traveset et al. 2013a). Además, eventos de dispersión biótica a larga distancia son esenciales para la expansión de las poblaciones y para el mantenimiento de la conectividad genética (Trakhtenbrot et al. 2005).

Otro tipo de mutualismo no menos importante que la polinización o dispersión de semillas, lo constituye el establecido entre plantas y microorganismos (hongos o bacterias) que viven en el suelo. Se trata de las relaciones simbióticas conocidas como micorrizas (relaciones planta-hongo) o rizobiales (planta-bacteria). Cerca de un 95 % de las plantas del mundo pertenecen a familias que son característicamente micorrícicas (Pringle et al. 2009). Existen tres tipos de micorrizas: (a) micorrizas arbusculares, muy comunes en ecosistemas terrestres no perturbados, presentes en aproximadamente tres cuartas partes de todas las especies vegetales; (b) ectomicorrizas, más prevalentes en las plantas leñosas en zonas tropicales, templadas y boreales; y (c) micorrizas ericoideas, predominantes en matorrales y hábitats boreales (Pringle et al. 2009; Johnson et al. 2013). Los tres tipos de micorrizas facilitan la agregación de suelo y el secuestro de carbono por parte de las plantas (Wilson et al. 2009). Por otro lado, un gran número de plantas están asociadas a bacterias fijadoras de nitrógeno; es el caso de las leguminosas con proteobacterias (ej. *Rhizobium* spp. y *Bradyrhizobium* spp.) y plantas actinorizales con actinomicetos (ej. *Frankia* spp.). La simbiosis rizobial tiene lugar en aproximadamente un 80% de las leguminosas, de las cuales existen cerca de 20 000 especies, incluyendo importantes cultivos como la soja, los cacahuetes, etc. Además de influir de forma importante en el crecimiento de las plantas, estas asociaciones subterráneas influyen sobre los procesos aéreos, pudiendo determinar los niveles de herbivoría y de polinización (Bardgett y Wardle 2010).

Aunque también existen otros mutualismos importantes, como son los existentes entre hongos e insectos o caracoles, o entre corales y dinoflagelados, en este artículo trataremos únicamente los tres tipos de mutualismos descritos anteriormente y que involucran a plantas, es decir, la polinización, la dispersión de semillas y la interacción planta-microorganismo. Estos mutualismos pueden ser importantes promoviendo distintos tipos de invasiones (Mitchell et al. 2006; Traveset y Richardson 2011, 2014) y, en el caso de una invasión vegetal, pueden intervenir en todas las fases de su ciclo de vida (Fig. 1). Su importancia en cada fase depende de las características y requisitos de especie invasora, especialmente de su habilidad para establecerse independientemente de microorganismos simbiotes, de su capacidad de autofecundarse, de su nivel de especialización en la polinización y de su capacidad para propagarse vegetativamente y/ dispersarse de forma abiótica.

Aquí nos centraremos sólo en el impacto que tienen distintos tipos de invasiones sobre los tres tipos de mutualismos, sin olvidar, sin embargo, que dicho impacto no es independiente del que tienen otros motores de cambio global, como son la alteración en el uso del suelo, unida a la fragmentación del hábitat y el cambio climático.

Aunque existen todavía poco trabajos que consideren varios motores de cambio global simultáneamente, recientes estudios han mostrado que pueden actuar de forma sinérgica y, al interactuar entre ellos, pueden tener un efecto aún más relevante sobre las relaciones mutualistas en las comunidades (González-Varo et al. 2013; Grass et al. 2013). Las alteraciones en las interacciones es lo que se conoce con el nombre de 'disrupciones mutualistas', las cuales pueden provocar declives de las poblaciones interactuantes que, a su vez, pueden influenciar negativamente sobre el funcionamiento del ecosistema.

Disrupciones mutualistas debidas a la introducción de especies

En esta sección trataremos las implicaciones ecológicas y evolutivas de los distintos tipos de disrupciones mutualistas que provocan las especies exóticas al ser introducidas en una comunidad. La mayor parte de la información disponible se basa en estudios enfocados en interacciones entre pares de especies, aunque los impactos a nivel de toda la comunidad están recibiendo una atención creciente. Las disrupciones mutualistas más importantes producidas por especies invasoras han sido documentadas en ecosistemas insulares como Hawaii o Nueva Zelanda, aunque también en otras comunidades continentales como son el *fynbos* sud-africano o el bosque seco tropical de Tailandia (Traveset y Richardson 2006, 2014).

1. Disrupciones en la polinización

El proceso de polinización de las plantas en una comunidad puede verse alterado de forma importante con la llegada de una especie nueva, sea ésta una planta, un animal (no necesariamente un polinizador) o incluso un micro-organismo. La mayoría de estudios han examinado el impacto de plantas exóticas sobre plantas nativas, aunque existe también bastante información sobre el efecto que tienen polinizadores invasores con valor comercial, como la abeja de la miel (*Apis mellifera*) o abejorros pertenecientes a distintas especies (*Bombus* spp.), sobre las comunidades invadidas (Traveset y Richardson 2006). Sabemos también que los microorganismos del subsuelo pueden afectar a la floración e indirectamente a los polinizadores (Bardgett y Wardle 2010). Por tanto, la introducción de hongos o bacterias exóticos puede tener también consecuencias relevantes para el éxito reproductivo de las plantas e incluso sobre las poblaciones de polinizadores (Rodríguez-Echevarría y Traveset, en prensa). Las interacciones entre ambos tipos de mutualismo *belowground-aboveground* han recibido todavía muy poca atención en el estudio de las invasiones vegetales. Sin embargo, es posible que aporten mucha luz en la comprensión de distintos procesos de invasión.

Cuando las plantas exóticas son más atractivas para los polinizadores (por ejemplo porque producen una mayor cantidad de néctar), las nativas pueden sufrir una reducción en la cantidad y/o calidad de las visitas de los polinizadores como resultado de cambios en la abundancia o comportamiento de los mismos (Lopez-raiza-Mikel et al. 2007; Gibson et al. 2013; LeVan et al. 2014) (Fig. 2a). Ello conlleva unos menores niveles de polinización y de producción de semillas, con posibles consecuencias para el crecimiento de las poblaciones de las plantas nativas. Alternativamente, la presencia de plantas invasoras puede tener un efecto neutro o incluso facilitar la visita de polinizadores a las nativas, sea ejerciendo una 'atracción conjunta' de polinizadores (Moeller 2005) o promoviendo un crecimiento poblacional de los polinizadores que incrementa las visitas a las nativas (Jakobsson y Padrón 2014). A la hora de evaluar la posible competencia o facilitación por polinizadores entre plantas nativas e invasoras, es importante tener en cuenta tanto la escala espacial de investigación (Jakobsson et al. 2009; Albrecht et al. datos sin publicar) como la densidad de la especie invasora (Muñoz y Cavieres 2008). Además, pueden existir distintas respuestas dependiendo del grupo funcional de polinizador, tal como se ha encontrado en un reciente estudio realizado en la isla de Mallorca (Albrecht et al. datos sin publicar). En este estu-

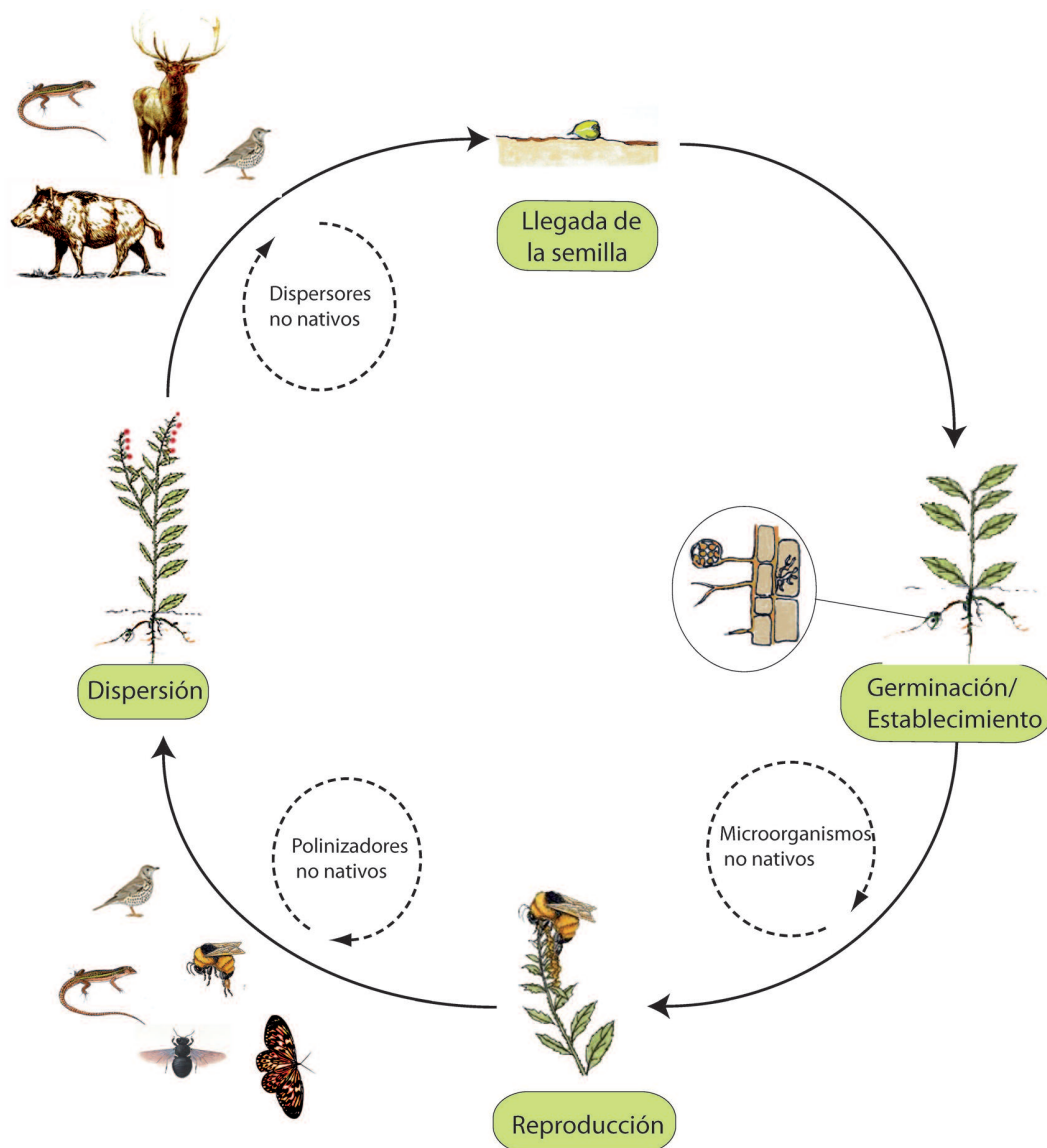


Figura 1. Esquema del ciclo de regeneración de una planta (potencialmente invasora) en la que se muestran los estadios que pueden ser influenciados por especies mutualistas (nativas o exóticas). En líneas discontinuas se indican los procesos de retroalimentación positiva mediante los cuales una especie exótica (microorganismo, polinizador o dispersor) se ve beneficiada a la que vez que promueve el proceso de invasión de la planta.

Figure 1. Diagram of the regeneration cycle of a (potentially invasive) plant in which the different stages that can be influenced by mutualist species (native or alien) are shown. The positive feedback processes by which an alien species (microbe, pollinator or disperser) is benefited at the same time that promotes the plant invasion process are indicated by dashed lines.

dio, la abeja de la miel y abejorros fueron fuertemente atraídas por la planta invasora *Oxalis pes-caprae*, lo cual facilitó la visita a las flores de la nativa *Diplotaxis eruroides*; por el contrario, las abejas solitarias fueron menos atraídas y a una escala mucho más pequeña. A la hora de diseñar experimentos para evaluar los impactos de una invasión hay, pues, que considerar todos estos efectos. Podría darse el caso también de que la especie invasora tuviera un efecto negativo sobre una interacción mutualista en particular, pero un efecto neutro o incluso positivo a nivel de toda la comunidad. Su impacto conjunto depende de muchos factores interactuantes, como pueden ser la abundancia floral, la abundancia de polinizadores, o la riqueza de especies en la comunidad y, por tanto, puede ser altamente dependiente del contexto. Un meta-análisis realizado para evaluar cambios en el éxito en la polinización y en el éxito reproductivo de las plantas nativas debido a la introducción de plantas exóticas mostró un efecto negativo significativo (Morales y Traveset 2009). Además, dicho efecto es mayor a medida que aumenta la densidad de la especie exótica y también cuando ésta y la nativa tienen características florales similares (concretamente, cuando tie-

nen la misma morfología floral y/o comparten color). De hecho, un estudio reciente ha mostrado que la similitud en caracteres florales (agrupamiento en inflorescencias, color, forma, promedio de flores abiertas, densidad de flores, etc.) puede ser un buen predictor de las nuevas interacciones planta-planta que pueden producirse en el contexto de una invasión (Gibson et al. 2012). La relación filogenética entre una especie invasora y las especies de la comunidad receptora es posiblemente otro factor determinante de qué interacciones de polinización se establecerán en ella, aunque esto no ha sido investigado hasta la fecha.

Los animales exóticos, especialmente aquellos que pueden convertirse en invasores, pueden provocar disrupciones en las interacciones de polinización al desplazar por competencia a los polinizadores nativos, en el caso de que esos animales sean también polinizadores, o bien directamente depredando (o parasitando) sobre ellos (Fig. 2b). Otro meta-análisis ha mostrado, precisamente, que los animales invasores tienen un efecto más consistentemente negativo que las plantas invasoras sobre las tasas de visitas de polinizadores a las plantas nativas (Montero-Castaño y

Vilà 2012). La competencia entre polinizadores exóticos y nativos se ha mostrado en un buen número de estudios, especialmente con abejas introducidas (Stout y Morales 2009; Dohzono y Yokoyama 2010; Morales et al. 2013). Dicha competencia, si se traduce en un desplazamiento de la especie nativa por la exótica, puede desembocar en procesos de endogamia (por ejemplo, si se promueve con mayor frecuencia la geitonogamia o autofecundación dentro de la misma planta) o de hibridación (si también hay una mayor incidencia de movimiento entre plantas nativas y exóticas cercanas filogenéticamente), reduciendo el *fitness* de la planta (Morales y Traveset 2008). Los cambios en la frecuencia de visitas y la transferencia de polen interespecífico inducida por polinizadores exóticos suelen evaluarse por separado, lo que impide cuantificar la importancia relativa de los dos mecanismos y de su interacción. Hay que tener en cuenta, además, otros factores. Por un lado, el impacto de la invasión sobre la comunidad de plantas variará dependiendo del grado de dependencia que tengan las plantas de los polinizadores y de lo limitada por polen que esté su producción de semillas (Dohzono y Yokoyama 2010). Por otro, el comportamiento de forrajeo de los polinizadores exóticos puede alterar los resultados de la competencia entre plantas nativas y modificar así la estructura de la comunidad vegetal (Pauw 2012). Aunque los insectos voladores son los que han recibido más atención en estos estudios de competencia, otros insectos, como las hormigas exóticas, han mostrado también un gran potencial para reducir de forma notable la abundancia de importantes polinizadores (otros insectos, o incluso aves o reptiles como lagartijas o geckos) en distintas partes del mundo, con consecuencias negativas para las plantas que dependen de ellos (LeVan et al. 2014). Un ejemplo ilustrativo del efecto que puede tener una especie de hormiga exótica sobre una comunidad es el de *Technomyrmex albipes*, la cual altera el sistema de polinización y dispersión entre un gecko y una planta endémica de la isla Mauricio (Hansen y Müller 2009). Otro ejemplo de cómo un animal exótico, en este caso un vertebrado, puede alterar los procesos de polinización a nivel de toda una comunidad, lo encontramos en las islas Ogasawara (Japón), donde se ha introducido una lagartija depredadora (*Anolis carolinensis*) que ha disminuido la fauna endémica de insectos, limitando la polinización en las plantas nativas (Abe et al. 2011).

¿Hasta qué punto pueden las especies exóticas reemplazar a las nativas extinguidas y ocupar sus mismos nichos ecológicos? Diversos estudios han mostrado que los polinizadores exóticos tienen una efectividad menor que aquellos a los que han reemplazado (Traveset y Richardson 2006, 2014; Aslan et al. 2013). Además, incluso en aquellos casos en que algunos polinizadores introducidos, como la abeja de la miel, pueden aumentar el éxito reproductivo de algunas especies de plantas, eso puede ser a costa de transmitir patógenos y parásitos a los polinizadores nativos (Kaiser-Bunbury et al. 2010). En realidad, sabemos todavía poco sobre las consecuencias evolutivas de las interacciones que se dan entre mutualistas nativos y exóticos, pero es posible que puedan contrarrestar la selección de caracteres florales y de frutos que ejercen los polinizadores y los dispersores, respectivamente, tales como la cantidad o la calidad de recompensa (Rowles y O'Dowd 2009). Además, especies mutualistas con funciones particulares (por ej. polinizadores con largas probóscides que visitan flores tubulares) son posiblemente más difíciles de reemplazar con especies exóticas que aquellas más generalistas que visitan una gran diversidad de flores. En consecuencia, es de esperar que la pérdida de esas especies nativas con funciones 'peculiares' o 'únicas' altere las trayectorias evolutivas de los mutualismos de forma más importante que la pérdida de otras especies más 'redundantes' en la comunidad (Kiers et al. 2010). De la misma forma, podemos esperar que interacciones mutualistas menos específicas sean también más susceptibles de ser reemplazadas y, por tanto, menos vulnerables a procesos de co-extinción.

2. Disrupciones en la dispersión de semillas

Al igual que en el caso de la polinización, muchas plantas exóticas interfieren en la dispersión de las nativas al atraer a los frugívoros —debido a una mayor producción de frutos o una mayor

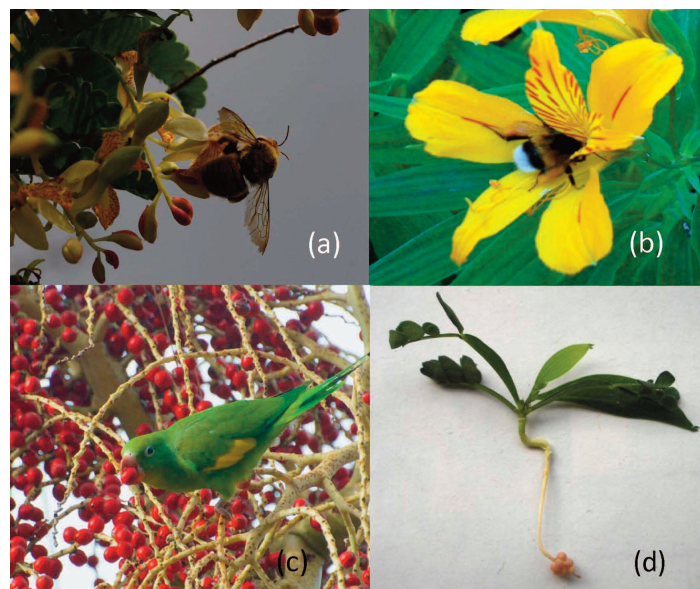


Figura 2. Ejemplos de diferentes tipos de mutualismos considerados en este artículo. (a) Macho de la abeja carpintera endémica de Galápagos, *Xylocopa violacea*, polinizando flores del árbol no-nativo *Tamarindus indica* en la isla de Santiago (autora: Anna Traveset); (b) *Bombus terrestris* introducido en los bosques Andino Patagónicos del sur de Argentina polinizando flores de una planta endémica, *Alstroemeria aurea* (autora: Carolina L. Morales); (c) Frutos de una palmera no-nativa *Archontophoenix cunninghamiana*, originaria del SE de Australia, dispersados por *Brotogeris tirica* en el sudeste de Brasil (autor: Pedro Jordano); y (d) Nódulos de *Rhizobium* nativo en la invasora australiana *Acacia longifolia* en Portugal (autora: Susana Rodríguez-Echevarría).

Figure 2. Examples of different types of mutualisms considered in this article. (a) Male of the endemic carpenter bee of Galápagos, *Xylocopa violacea*, pollinating flowers of the alien tree *Tamarindus indica* in Santiago Island (author: Anna Traveset); (b) *Bombus terrestris* introduced in the Andean-Patagonian forests of southern Argentina pollinating flowers of the endemic plant *Alstroemeria aurea* (author: Carolina L. Morales); (c) Fruits of the alien palm *Archontophoenix cunninghamiana*, native to southeastern Australia, consumed and dispersed by the bird *Brotogeris tirica* in southeastern Brazil (author: Pedro Jordano); and (d) nodules of native *Rhizobium* in the Australian *Acacia longifolia* invasive in Portugal (author: Susana Rodríguez-Echevarría).

calidad de los mismos— y disminuir así la tasa de visitas a las segundas, con el potencial efecto sobre su éxito dispersivo (Traveset y Richardson 2006, 2014; Farwig y Berens 2012; Heleno et al. 2013a; Mokotjomela et al. 2013) (Fig. 2c). Un estudio realizado por Kueffer et al. (2009) mostró que una mayor variación en la calidad de los frutos de especies invasoras puede causar un cambio en las preferencias de forrajeo de los frugívoros hacia esas especies en detrimento de las nativas. De igual manera, muchas especies animales introducidas, especialmente aves o mamíferos, aunque también invertebrados como hormigas, se han documentado frecuentemente como causantes de la disrupción de procesos de dispersión, pudiendo incluso provocar cambios en la diversidad de la comunidad y en el funcionamiento del ecosistema invadido (Rodríguez-Cabal et al. 2009; Rowles y O'Dowd 2009; Davis et al. 2010; LeVan et al. 2014). Un buen número de vertebrados introducidos han tenido efectos muy perjudiciales sobre las floras y faunas nativas de distintos ecosistemas, sobre todo insulares (Traveset y Riera 2005). El impacto negativo de especies como cabras, gatos, ratas, zarigüeyas, loros, etc. sobre el *fitness* de las plantas y su dispersión puede tener muchas facetas, incluido el consumo directo de las plantas nativas y/o, más indirectamente, la reducción de las poblaciones de sus dispersores nativos (Traveset y Richardson 2011, 2014).

Las consecuencias demográficas de las disrupciones en la dispersión han sido muy poco estudiadas todavía, aunque seguramente sean importantes ya que la calidad del servicio de la

dispersión (ej. la distancia de dispersión, los sitios de deposición de semillas) puede variar muchísimo entre especies. Además, pequeñas diferencias en dichos servicios pueden tener profundas consecuencias evolutivas a lo largo de múltiples generaciones, por ejemplo modificando la estructura genética de las poblaciones vegetales (Kiers et al. 2010) o promoviendo cambios en las características de frutos y semillas.

Como en el caso de la polinización, la interacción con especies exóticas puede compensar al menos parcialmente la extinción de dispersores nativos (Cheke y Hume 2008; Kawakami et al. 2009; Traveset et al. 2012). Ello puede ser debido, al menos en parte, a que la abundancia de las especies, más que las limitaciones en el acoplamiento de caracteres (*traitmatching*), determina en última instancia los patrones de interacción entre frugívoros y plantas, como han sugerido recientemente García et al. (2014). Un ejemplo de redundancia funcional en un sistema mediterráneo se ha descrito en el caso de la dispersión de *Euphorbia characias*, la cual es dispersada actualmente por la hormiga invasora argentina, *Linepithema humile*, en aquellos sitios donde ésta está presente y ha sustituido a las hormigas nativas; Oliveras et al. (2005) encontraron que el éxito reproductivo de esta planta no se alteró después de la invasión, sugiriendo equivalencia funcional entre nativas y exótica. Sin embargo, esta equivalencia funcional podría no existir al considerar otras plantas de la comunidad. En general, existe un gran desconocimiento sobre el nivel de redundancia funcional en el ensamblaje de dispersores, lo cual dificulta hacer predicciones sobre la trayectoria evolutiva de los mutualismos después de la pérdida de unos dispersores en particular. Podemos esperar que la pérdida de parejas con funciones distintivas (como la capacidad de dispersión a distancias más largas que otros dispersores) tendrá una mayor probabilidad de alterar las trayectorias evolutivas que la pérdida de otros dispersores con una función más redundante, que dispersan semillas a más corta distancia y con una efectividad similar. Intuitivamente, las plantas generalistas, dispersadas por un amplio elenco de animales, deberían ser menos vulnerables a las disrupciones mutualistas que las especialistas, aunque esta asunción puede no ser correcta si dicho elenco tiene una baja redundancia. Dada la pérdida generalizada y amplia de vertebrados, especialmente en islas oceánicas, urgen más estudios para poder realizar predicciones suficientemente robustas. Una pregunta clave al respecto es, tal y como apuntan Kiers et al. (2010), si los mutualistas evolucionarán hacia caracteres especializados al interactuar con un menor número de parejas. Si esto ocurriera, les haría menos flexibles para interactuar con otras especies en futuros escenarios de cambios en la comunidad.

La invasión de especies que actúan como enemigos de un mutualista puede conllevar la pérdida de especies clave en la comunidad y a una reacción en cascada de co-extinciones que resulte en un colapso (o disociación) de dicha comunidad. Un claro ejemplo de este fenómeno lo encontramos en la Patagonia, donde la introducción de ungulados y de avispas ha provocado, directa e indirectamente, la disrupción de las interacciones de polinización y de dispersión de semillas en una especie de muérdago, *Tristerix corymbosus*. Esta especie desempeña un papel clave en la comunidad, ya que durante el invierno es la única fuente de néctar para una especie de colibrí, y sus frutos carnosos proporcionan alimento a una especie de marsupial (*Dromiciops gliroides*) en regresión por la fragmentación de su hábitat (Rodríguez-Cabal et al. 2013). Este estudio muestra que tanto las interacciones directas como indirectas entre especies pueden ser importantes para mantener la estructura de la comunidad y, por tanto, han de considerarse a la hora de evaluar las consecuencias de las invasiones. Otro ejemplo es el de la invasión del hongo exótico *Cronartium ribicola* en las Montañas Rocosas (McKinney et al. 2009). Esta especie ha alterado el mutualismo de dispersión obligado entre una especie de pino, *Pinus albicaulis*, clave en la comunidad subalpina, y la única especie de ave, *Nucifraga colombiana*, capaz de dispersar sus grandes semillas. El hongo provoca la mortalidad de ramas enteras del árbol, reduciendo de forma importante la producción de conos y, por tanto, disminuyendo el recurso alimenticio para el ave, además

de su éxito de dispersión y establecimiento. Ello ha resultado en una migración del ave a otras comunidades y en una gran regresión de esta especie de pino.

3. Disrupciones en la interacción planta-microorganismos

Comparado con el conocimiento sobre los dos tipos de disrupciones previamente descritos, la información disponible sobre el efecto de las invasiones en las comunidades microbianas del subsuelo es muy escasa. En particular, la invasión por plantas puede diezmar las densidades de hongos simbioses nativos, causando las subsiguientes pérdidas de sus plantas hospedadoras. Sin embargo, puede también aumentar la abundancia y la diversidad de micorrizas (Johnson et al. 2013). Aún sin ser micorrícica, una planta invasora puede facilitar la invasión de otras plantas no micorrícicas, teniendo así efectos a largo plazo (Johnson et al. 2013). Es lo que predice la hipótesis del 'mutualismo degradado', la cual parece confirmarse cuando las plantas nativas son más dependientes de micorrizas que las invasoras (Shah et al. 2009) y cuando las invasoras directamente degradan grupos concretos de microorganismos (Cipollini et al. 2012). Un número creciente de estudios muestra que, al cambiar las comunidades del suelo, las plantas invasoras pueden generar sistemas de retroalimentación positivos que estimulen tanto su propia competitividad como las interacciones subsiguientes con sus vecinos nativos (De la Peña et al. 2010; Zhang et al. 2010; Callaway y Rout 2011). Algunas especies exóticas desprenden compuestos alelopáticos en el suelo que afectan directamente a los mutualistas microbianos e indirectamente también a los de polinización y dispersión (Hale y Kalisz 2012). Los efectos alelopáticos parecen depender del tipo de ecosistema y de la identidad del microorganismo; así, por ejemplo, los pinares son más sensibles que los encinares, mientras que las bacterias son más sensibles que los hongos (Lorenzo et al. 2013).

La invasión por plantas no micorrícicas puede causar una reducción en la abundancia y diversidad de micorrizas arbusculares en el suelo y promover la selección de caracteres en las plantas nativas que permita la colonización por diversas especies de hongos para contrarrestar esa reducción. Lankau y Nodurft (2013) han documentado que muchas micorrizas nativas pueden adaptarse rápidamente a las nuevas especies de plantas invasoras. Actualmente se está investigando el nivel de variabilidad genética dentro y entre especies de hongos que contribuye a las respuestas de las micorrizas a cambios ambientales (Johnson et al. 2013).

La introducción de microorganismos simbioses exóticos que pueden cambiar de huésped en el nuevo rango puede también provocar la disrupción de mutualismos nativos. Este efecto es todavía muy inexplorado pero ha sido documentado para bacterias exóticas en zonas invadidas por *Acacia longifolia*. Estas bacterias podrían llegar a ser los microsimbioses dominantes para las leguminosas nativas que coexisten con esta invasora, aún siendo menos efectivas que los rizobios nativos (Rodríguez-Echeverría 2010; Rodríguez-Echeverría et al. 2012) (Fig. 2d). Las bacterias exóticas, pues, pueden facilitar la invasión de plantas no sólo aumentando el crecimiento de la invasora si no también afectando negativamente el de las especies nativas.

Un campo de investigación emergente es el estudio de las nuevas interacciones entre plantas, microorganismos e insectos (revisado en Bennett y Strauss 2013). Muchas de estas interacciones son sinérgicas (no aditivas) y promueven las invasiones de varias especies en cada uno de estos grupos taxonómicos, con consecuencias potencialmente importantes para los sistemas naturales y agroecológicos. Se sabe que algunos microorganismos del suelo, sobre todo micorrizas arbusculares, influyen en la defensa de las plantas invasoras frente a herbívoros y pueden también afectar a sus insectos polinizadores. Asimismo, sabemos que algunos insectos invasores pueden establecer interacciones aditivas, sinérgicas o antagonistas con plantas y microbios. Existe poca evidencia, sin embargo, de casos en que las interacciones con insectos ayuden a los microorganismos invasores a hacer frente a la influencia de interacciones negativas con plantas, o de casos en que las inter-

acciones positivas con plantas permitan a los microorganismos invasores hacer frente a las interacciones negativas con insectos. Todas estas interacciones merecen, sin duda, mayor atención.

Complejos de invasión (invasional meltdown)

Simberloff y von Holle (1999) acuñaron el término *invasional meltdown* para referirse al fenómeno según el cual dos o más especies exóticas invasoras facilitan su establecimiento y/o su expansión recíprocamente, e incluso el de otras especies. Este tipo de interacción mutualista aumenta la vulnerabilidad a la invasión de la comunidad, acelera la tasa de invasión y amplifica los efectos disruptivos de las especies invasoras. Las interacciones positivas entre especies invasoras han sido frecuentemente documentadas, especialmente las de planta-polinizador y las de planta-dispersor de semillas. Aunque la frecuencia de este fenómeno ha sido bastante controvertida (ver Simberloff 2006; Green et al. 2011), un creciente número de estudios ha mostrado fuertes procesos de retroalimentación positiva que amplifican su impacto (Gaertner et al. 2014). Algunos casos de co-invasiones entre plantas y hongos (Dickie et al. 2010) o bacterias mutualistas (Rodríguez-Echeverría 2010) representan claramente un fenómeno de *invasional meltdown*.

Los complejos de invasión son probablemente más frecuentes y tienen una influencia mayor en ecosistemas insulares al ser más simples que los continentales, aunque son necesarios más estudios para corroborar esta hipótesis. En estos ecosistemas, se han documentado frecuentemente complejos de invasión plantas-vertebrados (polinizadores o dispersores) (ver ejemplos en Traveset y Richardson 2006, 2014). Algunas características de las plantas, tales como la cantidad de flores producidas o la producción de néctar y/o polen, pueden promover interacciones con polinizadores invasores (normalmente insectos sociales, debido a sus altas demandas energéticas para mantener sus colonias) más frecuentemente que con los polinizadores nativos. La abeja de la miel y algunas especies de abejorros polinizan muchas especies de plantas invasoras en áreas donde han sido introducidas (Goulson 2003). Igualmente, comparadas con las plantas nativas, las invasoras producen grandes cosechas de frutos y/o muestran largas estaciones de fructificación que atraen a frugívoros exóticos. Por ejemplo, las semillas de las invasoras del género *Carpobrotus* en muchas islas mediterráneas son dispersadas, sobre todo, por ratas y por conejos, también invasores y muy comunes en los hábitats costeros (Bourgeois et al. 2005). Otro caso de complejo de invasión recientemente reportado tiene lugar en la Isla Victoria (Argentina), donde jabalíes y ciervos introducidos están promoviendo la invasión de pinos exóticos al dispersar con sus heces los hongos ectomicorrízicos que dichos pinos necesitan para establecerse (Núñez et al. 2013).

En los estados iniciales de la invasión, las especies invasoras tienden a interactuar con nativas generalistas (Aizen et al. 2008). A medida que avanza el proceso de invasión, sin embargo, la especificidad de las interacciones entre especies invasoras podría aumentar. Por tanto, es posible que los complejos de invasión sean más comunes en áreas altamente perturbadas donde los invasores mutualistas han residido durante mucho tiempo. Son necesarios más estudios para corroborar esta hipótesis.

Estudio del impacto de las invasiones con un enfoque de redes complejas

Para avanzar en la comprensión de cómo las especies invasoras se integran en las comunidades de mutualismos y a la vez cómo impactan sobre ellos, no basta con estudiar las interacciones entre pares de especies, sino que hay que escalar a un nivel que comprenda la comunidad entera. La teoría de redes complejas ofrece un excelente marco conceptual para explorar los atributos estructurales y funcionales de interacciones que se dan en una comunidad. La mayoría de estudios sobre especies invasoras con esta aproximación se han enfocado a la polinización, aunque existe ya también bastante información sobre los sistemas de dispersión de semillas.

Las redes planta-hongo que involucran invasoras son mucho más desconocidas; el único estudio, hasta el momento, que ha explorado cómo se integran las especies exóticas en ellas ha sido realizado por Vacher et al. (2010), tratándose de una red antagonista.

El patrón de interacciones en una comunidad (red) puede determinar su resistencia a la extinción de una especie en particular. En consecuencia, comparado con las medidas de diversidad de especies, los métricos que describen la estructura de la red son mejores para detectar cambios sutiles en la comunidad, ya que las interacciones pueden perderse mucho antes que las especies (Bond 1994; Kearns et al. 1998; Tylianakis 2008; Valiente-Banuet et al. 2014). La mayoría de estudios muestran que las comunidades invadidas no difieren en conectancia (proporción de enlaces que se dan, respecto a todos los posibles en la comunidad) de las no invadidas (Mommott y Waser 2002; Olesen et al. 2002; Aizen et al. 2008; Padrón et al. 2011; Heleno et al. 2013a, b), aunque las especies invasoras promueven frecuentemente un re-cableado ("rewiring") de enlaces dentro de las redes (Aizen et al. 2008; Padrón et al. 2009, Kaiser-Bunbury et al. 2011). Los enlaces son normalmente transferidos desde las especies nativas generalistas a especies invasoras altamente conectadas y, por tanto, la topología de la red se ve modificada. A medida que la invasión progresa, esas invasoras super-generalistas (muy conectadas) llegan a ser nodos centrales (Aizen et al. 2008; Kaiser-Bunbury et al. 2011; Santos et al. 2012) y juegan un rol importante estructurando la red. Al tratarse de especies generalistas, las especies exóticas pueden también aumentar el grado de anidamiento (Aizen et al. 2008; Traveset et al. 2013b; Stouffer et al. 2014), patrón según el cual las especies que interactúan con las especialistas son subconjuntos de las que interactúan con las más generalistas. Este anidamiento puede proporcionar estabilidad a la red (Bascompte et al. 2003). De la misma manera, esas especies exóticas pueden incrementar la cohesión de la red si juegan un papel importante uniendo distintos módulos (es decir, subgrupos de especies que interaccionan más frecuentemente entre sí que con otras especies) (Santos et al. 2012; Traveset et al. 2013b; Albrecht et al. 2014), con potenciales efectos sobre el funcionamiento de la red, regímenes de selección recíproca y una cascada de perturbaciones a través de la red. Las plantas invasoras pueden no solamente usurpar los polinizadores a las nativas sino que también pueden atraer a nuevos polinizadores a las comunidades invadidas, aumentando el tamaño de los módulos, además de conectarlos más (Albrecht et al. 2014). Dado que las interacciones de baja dependencia recíproca son probablemente más robustas frente a perturbaciones (Bascompte et al. 2003), una especie invasora y sus mutualistas pueden ser más resistentes a perturbaciones, aumentando así la probabilidad de permanencia y supervivencia en la red. Algunos estudios muestran, de hecho, que las invasoras son importantes en el mantenimiento de la red (Valdovinos et al. 2009; Traveset et al. 2013b), lo que implicaría que redes dominadas por invasoras podrían impedir la restauración de interacciones entre nativas. Ésto, junto a una interacción preferencial entre especies invasoras, causaría una retroalimentación positiva (*invasional meltdown*) que podría provocar un impacto incluso mayor de la invasión sobre la comunidad nativa.

No es fácil predecir en qué casos las especies exóticas dominarán las interacciones dentro de las redes, hasta qué punto alterarán la capacidad de las nativas para interactuar con sus mutualistas, ni las consecuencias demográficas de dicha alteración. Futuras investigaciones que comparen la efectividad de los mutualistas exóticos con la de los nativos son muy necesarias a nivel de comunidad. La evidencia empírica de las respuestas evolutivas de los mutualismos nativos a la dominancia de invasoras es aún muy escasa, aunque se prevé que éstas pueden ser importantes (Tylianakis 2008; Kiers et al. 2010; Moran y Alexander 2014). La integración de especies exóticas en las redes mutualistas proporciona, sin duda, un experimento natural interesante para evaluar cambios en el *fitness* de la planta. Un reciente estudio (Stouffer et al. 2014) ha mostrado que las plantas exóticas podrían proporcionar un servicio clave para el mantenimiento de polinizadores especialistas, ya que

éstos interactúan con mayor probabilidad con plantas exóticas de lo que se esperaría por azar; dichas plantas exóticas podrían incluso representar 'nichos coevolutivos' vacantes.

Implicaciones para la conservación

Las especies invasoras amenazan la integridad de muchas comunidades al modificar interacciones mutualistas que se dan en ellas, bien eliminando interacciones particulares o bien disminuyendo la fuerza de interacción entre especies. En otros casos, sin embargo, las invasoras pueden tener un efecto positivo en el mantenimiento y supervivencia de algunas especies y ello puede aumentar la estabilidad de la comunidad frente a los continuos cambios antropogénicos. Lo que es evidente es que cualquier gestión de manejo de los ecosistemas requiere intervenciones que tengan en cuenta las interacciones entre especies. La ecología de restauración, en particular, ha de considerar los mutualismos de forma explícita, especialmente aquellos que involucran especies 'clave' (los *hubs* en terminología de redes) y especies ingenieras (aquellas nativas o exóticas que crean o modifican hábitats). En sistemas simples como pueden ser los de islas oceánicas, esas especies suelen ser vertebrados que dispersan semillas, o incluso insectos polinizadores (Kaiser-Bunbury et al. 2010). En ocasiones, se han sugerido estrategias de conservación radicales, como la introducción de especies exóticas que puedan reemplazar la función ecológica que ejercían especies nativas ya extinguidas (Hansen et al. 2010; Louys et al. 2014). Por ejemplo, al actuar como polinizadores y dispersores, algunas especies exóticas pueden contribuir a aumentar el *fitness* de especies vegetales nativas en sistemas insulares altamente degradados. Distintos procesos mutualistas pueden operar a diferentes escalas espaciales y temporales y, por tanto, las medidas de conservación y de restauración enfocadas a un solo proceso (por ej. la polinización) pueden no asegurar el mantenimiento de otros procesos. Sin duda, son necesarios más estudios que examinen la dinámica espacio-temporal de esas interacciones para poder mejorar la gestión de los ecosistemas.

Lagunas de información a cubrir en futuros estudios

Las invasiones biológicas constituyen experimentos naturales que permiten explorar muchos aspectos de ecología, incluyendo los factores que influyen sobre la estabilidad y la funcionalidad de los ecosistemas. En la última década, ha habido grandes avances en nuestra comprensión sobre el papel que juegan los mutualismos estructurando las comunidades y en la fragilidad de muchas interacciones. Los impactos de las especies invasoras sobre los mutualismos nativos están siendo documentados de forma creciente y el patrón que emerge es que tienen a menudo profundas implicaciones sobre el mantenimiento de la estructura y función de las comunidades. La mayoría de estudios provienen de observaciones y trabajos descriptivos y, por tanto, son necesarios más experimentos manipulativos para elucidar la complejidad de las interacciones y poder discernir los mecanismos subyacentes en ella.

Para los microorganismos simbioses en particular, se ha avanzado mucho en años recientes, aunque todavía queda mucho por conocer sobre su ecología, biogeografía y taxonomía. Las introducciones intencionadas de simbioses han alterado claramente el potencial invasor de muchas especies y la vulnerabilidad a la invasión de muchos ecosistemas. Cepas del rizobio TAL 1145, por ejemplo, se han introducido en los trópicos para el cultivo de importantes leguminosas y se han diseminado rápidamente (Burleigh y Dawson 1994). El conocimiento sobre las implicaciones de tales cambios en la distribución y ecología de esta microbiota está sólo en sus inicios.

En un mundo crecientemente fragmentado, aunque tendiendo por otro lado a la homogeneización debido a especies invasoras, el papel de la evolución no puede ignorarse si nuestro objetivo es comprender la dinámica de las interacciones entre especies, en general, y las mutualistas, en particular. Las nuevas interacciones que se establecen entre especies en comunidades invadidas pueden

evolucionar rápidamente, a veces en pocas décadas y a través de complejos paisajes geográficos. Necesitamos más y mejor información sobre las escalas geográficas a las que las interacciones mutualistas funcionan, tanto desde un punto de vista ecológico como evolutivo, para poder predecir cuándo las comunidades podrían colapsar en respuesta a diferentes combinaciones de presiones. Debido a que pueden no ser aditivos, los efectos de las invasiones sobre las interacciones mutualistas deben examinarse conjuntamente con aquellos causados por otros motores de cambio global (por ej. cambios en el uso del suelo). La información empírica sobre esos efectos combinados es todavía muy escasa, aunque creciente (Tylianakis 2008; Potts et al. 2010; Colwell et al. 2012; Hoover et al. 2012; González-Varo et al. 2013; Grass et al. 2013). El uso de una aproximación de redes contribuye también a entender la complejidad de interacciones ecológicas en los ecosistemas, en general, y entre las especies nativas y exóticas, en particular. Además, dicho enfoque ayuda a poder predecir las cascadas de extinción que pueden desencadenarse después de la desaparición de especies concretas de los ecosistemas y evaluar el grado de resiliencia de la comunidad frente a distintos tipos de perturbaciones.

Referencias

- Abe, T., Wada, K., Kato, Y., Makino, S., Okochi I. 2011. Alien pollinator promotes invasive mutualism in an insular pollination system. *Biological Invasions* 13:957–967.
- Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLOS Biol.* 6:396–403.
- Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., Traveset, A. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant-pollinator networks. *Proceedings Royal Society of London, Ser. B* 281:20140773.
- Aslan, C.E., Zavaleta, E.S., Tershy, B., Croll, D. 2013. Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. *PLoS one* 8:e66993.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A. 2010. *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M. 2003. The nestedness assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:9383–37.
- Bennett, A.E., Strauss, S.Y. 2013. Response to soil biota by native, introduced non-pest, and pest grass species: Is responsiveness a mechanism for invasion? *Biological Invasions* 15:1343–53.
- Bond, W. 1994. Do mutualisms matter: assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 344:83–90.
- Bourgeois, K., Suehs, C.M., Vidal, E., Medail, F. 2005. Invasional meltdown potential: Facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience* 12:248–256.
- Bronstein, J.L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160–70.
- Burleigh, S.H., Dawson, J.O. 1994. Occurrence of *Myrica*-nodulating *Frankia* in Hawaiian volcanic soils. *Plant and Soil* 164:283–289.
- Callaway, R.M., Rout, M.E. 2011. Soil biota and plant invasions: biogeographical effects on plant-microbe interactions. En: Richardson, D.M. (ed.), *Fifty years of Invasion Biology. The legacy of Charles Elton*, pp. 131–142. Wiley-Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Cheke, A., Hume, J. 2008. *Lost Land of the Dodo. An Ecological History of Mauritius, Réunion y Rodrigues*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, USA.
- Cipollini, K., Titus, K., Wagner, C. 2012. Allelopathic effects of invasive species (*Alliaria petiolata*, *Lonicera maackii*, *Ranunculus ficaria*) in the midwestern United States. *Allelopathy Journal* 29:63–75.
- Colwell, R.K., Dunn, R.R., Harris, N.C. 2012. Coextinction and persistence of dependent species in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 43:183–203.
- Davis, N.E., O'Dowd, D.J., MacNally, R., Green, P.T. 2010. Invasive ants disrupt frugivory by endemic island birds. *Biology Letters* 6:85–88.
- De la Peña, E., De Clercq, N., Bonte, D., Roiloa, S., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H. 2010. Plant-soil feedback as a mechanism of invasion by *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 12:3637–3648.

- Dickie, I.A., Bolstridge, N., Cooper, J.A., Peltzer, D.A. 2010. Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187:475-84.
- Dohzono I, Yokoyama J. 2010. Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: a review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology* 45:37-47
- Farwig, N., Berens, D.G. 2012. Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology* 13:109-115.
- Gaertner, M., Bigg, R., Te Beest, M., Hui, C., Molofsky, J., Richardson, D.M. 2014. Invasive plants as drivers of regime shifts: Identifying high priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions* 20:733-744.
- García, D., Martínez, D., Stouffer, D.B., Tylianakis, J.M. 2014. Exotic birds increase generalization and compensate for native bird decline in plant-frugivore assemblages. *Journal of Animal Ecology* 83:1441-1450.
- Gibson, M.R., Richardson, D.M., Pauw, A. 2012. Can floral traits predict an invasive plant's impact on native plant-pollinator communities? *Journal of Ecology* 100:1216-1223.
- Gibson, M.R., Pauw, A., Richardson, D.M. 2013. Decreased insect visitation to a native species caused by an invasive tree in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation* 157:196-203.
- González-Varo J.P., J.C. Biesmeijer, R. Bommarco, S.G. Potts, O. Schweiger, H.G. Smith, I. Steffan-Dewenter, H. Szentgyörgyi, M. Woyciechowski, M. Vilà. 2013. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 524-530.
- Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:1-26.
- Grass, I., Berens, D.G., Peter, F., Farwig, N. 2013. Additive effects of exotic plant abundance and land-use intensity on plant-pollinator interactions. *Oecologia* 173:913-923.
- Green, P.T., O'Dowd, D.J., Abbott, K.L., Jeffery, M., Retallick, K., MacNally, R. 2011. Invasional meltdown: invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology* 92:1758-68.
- Hale, A.N., Kalisz, S. 2012. Perspectives on allelopathic disruption of plant mutualisms: a framework for individual- and population-level fitness consequences. *Plant Ecology* 213:1991-2006.
- Hansen, D.M., Müller, C.B. 2009. Invasive ants disrupt gecko pollination and seed dispersal of the endangered plant *Roussea simplex* in Mauritius. *Biotropica* 41:202-208.
- Hansen, D.M., Donlan, C.J., Griffiths, C.J., Campbell, K.J. 2010. Ecological history and latent conservation potential: large and giant tortoises as a model for taxon substitutions. *Ecography* 33:272-284.
- Heleno, R.H., Olesen, J.M., Nogales, M., Vargas, P., Traveset, A. 2013a. Seed dispersal networks in the Galápagos and the consequences of alien plant invasions. *Proceedings Royal Society of London, Ser. B* 280:20122112.
- Heleno, R.H., Ramos, J.A., Memmott, J. 2013b. Integration of exotic seeds into an Azorean seed dispersal network. *Biological Invasions* 15:1143-1154.
- Hoover, S.E.R., Ladley, J.J., Shchepetkina, A.A., Tisch, M., Giese, S.P., Tylianakis, J.M. 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters* 15:227-234.
- Jakobsson, A., Padrón, B. 2014. Does the invasive *Lupinus polyphyllus* increase pollinator visitation to a native herb through effects on pollinator population sizes? *Oecologia* 174:217-226.
- Jakobsson, A., Padrón, B., Traveset, A. 2009. Competition for pollinators between invasive and native plants: the importance of spatial scale of investigation. *Ecoscience* 16:138-141.
- Johnson, S.D. 2010. The pollination niche and its role in the diversification and maintenance of the southern African flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 365:499-516.
- Johnson, N.C., Angelard, C., Sanders, I.R., Kiers, E.T. 2013. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters* 16:140-153.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Traveset, A., Hansen, D.M. 2010. Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:131-143.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Valentin, T., Mougou, J., Matatiken, D., Ghazoul, J. 2011. The tolerance of island plant pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology* 99:202-213.
- Kawakami, K., Mizusawa, L., Higuchi, H. 2009. Re-established mutualism in a seed-dispersal system consisting of native and introduced birds and plants on the Bonin Islands, Japan. *Ecological Research* 24:741-48.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 29:83-112.
- Kiers, E.T., Palmer, T.M., Ives, A.R., Bruno, J.F., Bronstein, J.L. 2010. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecology Letters* 13:1459-1474.
- Klein, A., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., et al. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings Royal Society of London, Ser. B* 274:303-313.
- Kueffer, C., Kronauer, L., Edwards, P.J. 2009. Wider spectrum of fruit traits in invasive than native floras may increase the vulnerability of oceanic islands to plant invasions. *Oikos* 118:1327-1334.
- Lankau, R.A., Nodurft, R.N. 2013. An exotic invader drives the evolution of plant traits that determine mycorrhizal fungal diversity in a native competitor. *Molecular Ecology* 22:5472-5485.
- Lorenzo, P., Pereira, C.S., Rodríguez-Echeverría, S. 2013. Differential impact on soil microbes of allelopathic compounds released by the invasive *Acacia dealbata* Link. *Soil Biology and Biochemistry* 57:156-63.
- LeVan, K.E., James Hung, K.L., McCann, K.R., Ludka, J.T., Holway, D.A. 2014. Floral visitation by the Argentine ant reduces pollinator visitation and seed set in the coast barrel cactus, *Ferocactus viridescens*. *Oecologia* 174:163-171.
- Lopezaraiza-Mikel, M.R., Hayes, R.B., Whalley, M.R., Memmott, J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10:539-550.
- Louys, J., Corlett, R.T., Price, G.J., Hawkins, S., Piper, P.J. 2014 (en prensa). Rewilding the tropics, and other conservation translocations strategies in the tropical Asia-Pacific region. *Ecology and Evolution*. doi: 10.1002/ece3.1287.
- McKinney, S.T., Fiedler, C.E., Tomback, D.F. 2009. Invasive pathogen threatens bird-pine mutualism: implications for sustaining a high-elevation ecosystem. *Ecological Applications* 19:597-607.
- Memmott, J., Waser, N. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings Royal Society of London, Ser. B* 269:2395-2399.
- Mitchell, C.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., et al. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.
- Moeller, D.A. 2005. Pollinator community structure and sources of spatial variation in plant-pollinator interactions in *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana*. *Oecologia* 142:28-37.
- Mokotjomela, T.M., Musil, C.F., Esler, K.J. 2013. Frugivorous birds visit fruits of emerging alien shrub species more frequently than those of native shrub species in the South African Mediterranean climate region. *South African Journal of Botany* 86:73-78.
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2012. Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 100:884-893.
- Morales, C.L., Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews of Plant Sciences* 27:221-238.
- Morales, C.L., Traveset, A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien versus native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowing native plants. *Ecology Letters* 12:716-728.
- Morales, C.L., Arbetman, M.P., Cameron, S.A., Aizen, M.A. 2013. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11:529-34.
- Moran, E.V., Alexander, J.M. 2014. Evolutionary responses to global change: lessons from invasive species. *Ecology Letters* 17:637-649.
- Muñoz, A.A., Cavieres, L.A. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* 96:459-467.
- Núñez, M.A., Hayward, J., Horton, T.R., Amico, G.C., Dimarco, R.D. et al. 2013. Exotic mammals disperse exotic fungi that promote invasion by exotic trees. *PLoS one* 8:e66832.
- Olesen, J.M., Eskildsen, L.I., Venkatasamy, S. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invasive species complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8:181-192.

- Oliveras, J., Bas, J.M., Gómez, C. 2005. Long-term consequences of the alteration of the seed dispersal process of *Euphorbia characias* due to the Argentine ant invasion. *Ecography* 28:662-672.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326.
- Padrón, B., Traveset, A., Biedeweg, T., Díaz, D., Nogales, M., Olesen, J.M. 2009. Impact of invasive species in the pollination networks of two different archipelagos. *PLOS ONE* 4:e6275.
- Padrón, B., Nogales, M., Traveset, A., Vilà, M., Martínez-Abraín, A. et al. 2011. Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands. *Biological Invasions* 13:831-844.
- Pauw, A. 2012. Can pollination niches facilitate plant coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 28:30-37.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25:345-353.
- Pringle, A., Bever, J.D., Gardes, M., Parrent, J.L., Rillig, M.C., Klironomos, J.N. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:699-715.
- Rodríguez-Cabal, M.A., Stuble, K.L., Núñez, M.A., Sanders, N.J. 2009. Quantitative analysis of the effects of the exotic Argentine ant on seed-dispersal mutualisms. *Biology Letters* 5:499-502.
- Rodríguez-Cabal, M.A., Barrios-García, M.N., Amico, G.C., Aizen, M.A., Sanders, N.J. 2013. Node-by-node disassembly of a mutualistic interaction web driven by species introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110:16503-16507.
- Rodríguez-Echeverría, S. 2010. Rhizobial hitchhikers from Down Under: invasional meltdown in a plant-bacteria mutualism? *Journal of Biogeography* 37:1611-22.
- Rodríguez-Echeverría, S., Fajardo, S., Ruiz-Díez, B., Fernández-Pascual, M. 2012. Differential effectiveness of novel and old legume-rhizobia mutualisms: implications for invasion by exotic legumes. *Oecologia* 170:253-61.
- Rodríguez-Echeverría, S., Traveset, A. (en prensa). Putative linkages between below and aboveground mutualisms during alien plant invasions. *AoB PLANTS* 00:000-000.
- Rowles, A.D., O'Dowd, D.J. 2009. New mutualism for old: indirect disruption and direct facilitation of seed dispersal following Argentine ant invasion. *Oecologia* 158:709-716.
- Sachs, J.L., Simms, E.L. 2006. Pathways to mutualism breakdown. *Trends in Ecology and Evolution* 21:585-592.
- Santos, G.M., Aguiar, C.M.L., Genini, J., Martins, C.F., Zanella, F.C., Mello, M.A.R. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* 14:2369-2378.
- Shah, M.A., Reshi, Z.A., Khalsa, D.P. 2009. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion. *Botanical Review* 75:397-417.
- Simberloff, D., von Holle, B. 1999. Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21-32.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9:912-919.
- Stouffer, D. B., Cirtwill, A.R., Bascompte, J. 2014. How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal of Ecology* doi: 10.1111/1365-2745.12310.
- Stout, J.C., Morales, C.L. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40:388-409.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., Richardson, D.M. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11:173-181.
- Traveset, A., González-Varo, J.P., Valido, A. 2012. Long-term demographic consequences of a seed dispersal disruption. *Proceedings Royal Society of London, Ser. B* 279:3298-3303.
- Traveset, A., Heleno, R., Nogales, M. 2013a. The ecology of seed dispersal. En: Gallaguer, R.S. (ed.), *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 62-93. CAB International, Oxfordshire, Reino Unido.
- Traveset, A., Heleno, R., Chamorro, S., Vargas, P., McMullen, C.K., et al. 2013b. Invaders of pollination networks in the Galapagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings Royal Society of London, Ser. B* 280:1-9.
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21:208-16.
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2011. Mutualisms: key drivers of invasions...key casualties of invasions. En: Richardson, D.M. (ed), *Fifty years of Invasion Biology. The legacy of Charles Elton*, pp. 143-60. Wiley-Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 45:89-113.
- Traveset, A., Riera, N. 2005. Disruption of a plant-lizard seed dispersal system and its ecological consequences for a threatened endemic plant in the Balearic Islands. *Conservation Biology* 19:421-431.
- Tylianakis, J.M. 2008. Understanding the web of life: the birds, the bees, and sex with aliens. *PLOS Biology* 6:224-228.
- Vacher, C., Daudin, J.J., Piou, D., Desprez-Loustau, M.L. 2010. Ecological integration of alien species into a tree-parasitic fungus network. *Biological Invasions* 12:3249-3259.
- Valdovinos, F.S., Ramos-Jiliberto, R., Flores, J.D., Espinoza, C., López, G. 2009. Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants. *Oikos* 118:1190-1200.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., et al. 2014. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* doi: 10.1111/1365-2435.12356
- Wilson, G.W.T., Rice, C.W., Rillig, M.C., Springer, A., Hartnett, D.C. 2009. Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecology Letters* 12:452-461.
- Zhang, Q., Yang, R.Y., Tang, J.J., Yang, H.S., Hu, S., Chen, X. 2010. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS one* 5:e12380.