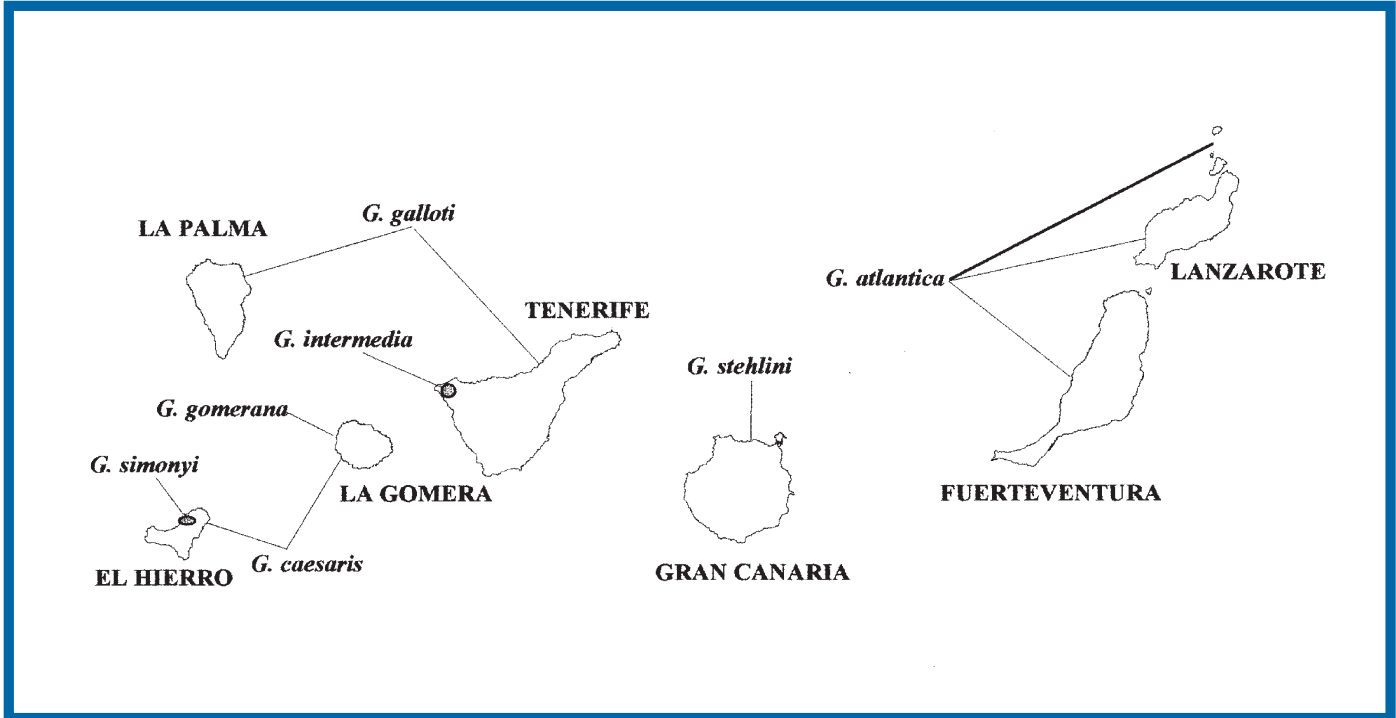


Frutos, lagartos e islas

Alfredo Valido



Distribución de las diferentes especies de lagartos (g. Gallotia) en las Islas Canarias.

El estudio de la relación entre plantas con frutos carnosos y lagartos que habitan medios insulares está empezando a tenerse en cuenta cada vez más en el mundo científico. Este interés se manifiesta en que son, entre otras cosas, un patrón ideal de comparación con el papel que juegan aves y mamíferos (principales dispersores de semillas en medios continentales) en la regeneración natural de la vegetación y que, en algunos casos, nos ofrece ejemplos de como pudo haber sido este tipo de interacción mutualista (que ambos participantes salen beneficiados) en el pasado. A este respecto, es conocido que muchas islas han servido de refugio a especies vegetales y animales que una vez poblaron áreas continentales. Por ello, en el presente artículo intentaré explicar cual es la razón de que algo tan común para nosotros los canarios, el consumo de frutos por lagartos, esté empezando a emerger, su importancia en el contexto de las teorías ecológicas y evolutivas y un esbozo de lo poco que sabemos hasta ahora. Pero, antes un repaso breve sobre su historia.

Historia de la saurocoria

Quizás la primera referencia bibliográfica que trate acerca de la impor-

tancia de los lagartos en el consumo de frutos y la dispersión de semillas de plantas vasculares (proceso denominado saurocoria) se deba al profesor Antonino Borzi quién, después de dar una conferencia de presentación en la Sociedad Italiana de la Ciencia pública, en 1911, un interesante artículo (*Richerche sulla disseminazione delle piante per mezzo di Sauri*) acerca de observaciones "saurócoras" en diversas partes del mundo. En esta ya histórica revisión, aparte de señalar varios ejemplos de consumo de frutos por lagartos, realiza una clasificación tentativa de "plantas saurócoras", e incluso se llega a plantear si la presencia de frutos carnosos en troncos y ramas en algunas plantas (al igual que nuestro Delfino *Pleiomaris canariensis* -Myrsinaceae-) se deba a una presión selectiva ejercida por este grupo de vertebrados terrestres, de manera que la planta, al producir frutos en el tronco y ramas, favorece que sean los lagartos los principales agentes dispersores de semillas vía consumo de frutos. No obstante, este tipo de aseveraciones adaptacionistas es difícil de demostrar científicamente, y hasta la fecha nadie ha tratado este tema en profundidad. Además, el consumo de este tipo de frutos no es exclusivo de lagartos, existen otros ejemplos en donde aves y murciélagos consumen estos frutos en diversas es-

pecies de árboles (Nygahen 2001, Hansen 2001).

Referencias anteriores a Borzi y que traten, aunque muy sucintamente, el consumo de frutos por parte de lagartos la podemos encontrar en p. ej. *Viaje de un naturalista alrededor del mundo*, en donde Charles R. Darwin comenta el consumo de frutos de "guayavita" por parte de las iguanas terrestres en Galápagos. Posteriormente Henry N. Ridley aunque publica, en 1930, una excelente revisión sobre la dispersión de semillas (*The dispersal of plants throughout the world*), únicamente cita unos pocos ejemplos de consumo de frutos por parte de varias especies de iguanas. No obstante, habrá que esperar más de 50 años (desde el estudio de Borzi) para que volvamos a ver otra referencia que trate más en profundidad la saurocoria. Ésta se debe al Prof. Leendert van der Pijl, quién en 1969 (reeditado en 1982), publica *Principles of dispersal in higher plants* en el cual, entre otras cosas, hace referencia al papel que pudieron haber jugado los reptiles en la dispersión de semillas de las primeras angiospermas durante el Cretácico (hace unos 130-140 m.a.), e incluso durante el Carbonífero, donde es conocido que un cierto grupo de helechos presentaban un tipo de tejido blando (similar a la pulpa de los frutos) cubriendo a las "semillas". A

este respecto Tiffney (1984), propone que estas estructuras carnosas en helechos tendrían la función de atraer reptiles de pequeño tamaño. Además, sugiere que la interacción de estos reptiles con los frutos de estas primeras angiospermas hay sido la causa de que el tamaño de los frutos permaneciera, sin cambio aparente, durante unos 70 m.a. Este autor se apoya en el hecho de que en durante este período geológico existió un alto número de plantas con frutos carnosos, en la baja disponibilidad de aves y mamíferos (principales vertebrados consumidores de frutos) y que el tamaño de estos frutos prácticamente no varió sustancialmente hasta hace unos 65 m.a. (a partir de la radiación de los principales grupos de aves y mamíferos frugívoros tras la extinción de los dinosaurios), a partir de la cual se detecta un incremento del tamaño de frutos en el registro fósil. No obstante, como recoge Eriksson et al. (2000), si que existe un registro paleontológico importante de aves y mamíferos durante este período, y quizás este cambio en la talla de los frutos se deba más a un cambio climático, de condiciones más áridas a un clima mucho más húmedo, que al efecto directo de la variación de la talla de los vertebrados que consumieron frutos y dispersaron sus semillas. No obstante, este autor no descarta la importancia ecológica que pudieran haber tenido los reptiles de pequeño tamaño en la dispersión de semillas en estos ambientes con climas más xéricos (O. Eriksson, *comunicación personal*). En cambio, otros autores proponen que fueron los Protosauros y Pterosauros los principales dispersores de semillas en estos períodos.

Pese a esta controversia de difícil solución, lo que merece destacar es que a partir de la publicación del libro de van der Pijl es cuando los estudios de las interacciones mutualistas entre plantas y vertebrados frugívoros adquieren cierta importancia en el mundo científico. Este interés se ha manifestado tanto porque los animales son esenciales en el ciclo reproductivo de las plantas con frutos carnosos (estudios de dieta, tasas de visita, regeneración natural de la vegetación, etc. = enfoque ecológico), como por la naturaleza mutualista de la relación (que ambos participantes se vean beneficiados de la interacción y traten de mantenerla en el tiempo = enfoque evolutivo). Sin embargo, una de las conclusiones generales aportadas por los estudios realizados en los últimos 30 años es que, aún existiendo ejemplos de sistemas altamente eficientes en la dispersión de semillas (altas tasas de consumo de frutos en plantas individuales que se transmite en una eficaz regeneración natural de la vegetación), éstos no evidencian ajustes evolutivos mutuos entre los participantes (p. ej. variaciones de la fenología de fructificación o en el tamaño de los frutos asociadas a la presencia de los dispersores de semillas en una determinada época del año -en especies migratorias- o al tamaño de éstos) (Herrera 2001).

No obstante, un aspecto importante que tenemos que considerar es que la gran mayoría de estos estudios se han desarrollado en sistemas continentales relativamente complejos: p. ej. ecosistemas tropicales, bosques mediterráneos, etc. (con un mayor número de especies de vertebrados que interaccionan con una determinada especie de planta), en

donde los agentes implicados (básicamente aves y mamíferos) son además considerados anacrónicos (de origen evolutivo más reciente) con respecto a las especies vegetales con las que interaccionan, y por tanto complican una visión evolutiva de esta interacción. No obstante,

¿qué ocurre si colocamos los lagartos en este esquema?

Primero que nada hay que tener en cuenta que, salvo algunas excepciones (p. ej. *Timon lepidus* -Lacertidae- en la Península Ibérica, *Uromastix aegyptia* -Agamidae- en Israel, *Platysaurus broadleyi* -Cordylidae- en Sudáfrica, *Sauromalus obesus* -Iguanidae- en California, *Lacerta jayakari* -Lacertidae- en Omán, *Tiliqua scincoides* -Scincidae- en Australia, entre otros), la gran mayoría de lagartos que habitan en medios continentales presentan dietas básicamente insectívoras (Valido & Nogales 1994, Valido et al. *in rev.*). Por ello, tendríamos que centrarnos en medios insulares, que son los hábitats en donde los lagartos presentan una dieta omnívora (con un contenido de componente animal y vegetal en su dieta que puede variar en función de la edad del reptil) e incluso totalmente herbívora (mantenido durante toda su vida como es el caso de *Corucia zebrata*; una lisa endémica de las islas Salomón). Como dato preliminar, de unas 90 especies de lagartos que consumen frutos y dispersan semillas (a partir de la bibliografía consultada hasta el momento de escribir estas líneas), el 75% se refiere a especies que habitan en medios insulares (Valido & Olesen, *in prep.*).

¿Por qué islas?

Existen una serie de hipótesis que podrían explicar la causa de la mayor frecuencia de la saurocoria en islas, pero quizás la más socorrida haya sido la referida al tamaño de los lagartos. Es conocido que el tipo de dieta en lagartos está estrechamente ligado con su talla, de tal manera que sólo lagartos de grandes dimensiones puedan digerir eficientemente materia vegetal (Pough 1973). Estas restricciones vienen dadas por el hecho de que lagartos de pequeña talla tienen unos requerimientos energéticos más elevados (necesitan una dieta más rica energéticamente; insectos) que individuos de mayor tamaño y además no tienen la fuerza necesaria para poder triturar la materia vegetal eficientemente. De igual manera Sokol (1967), ha propuesto que únicamente lagartos de mayor tamaño pueden aportar unas condiciones termales adecuadas para el establecimiento de una flora bacteriana en el tubo digestivo (necesaria para digerir la celulosa; polisacárido abundante en los tejidos vegetales).



Lagarto de Gran Canaria (*G. stehlini*). En concreto este ejemplar midió casi medio metro de longitud total.



Lagarto Tizón de Tenerife (*G. Galloti*). Foto: JC Sánchez

No obstante, estas consideraciones no son del todo correctas ya que disponemos de ejemplos que no cumplen las propuestas de Pough y Sokol. Por ejemplo, *G. galloti* (Tenerife y La Palma), que normalmente no excede de los 55 gr. de peso muestra una marcada tendencia a la dieta herbívora aún presentando un tamaño menor que lo sugerido por el modelo de Pough para este tipo de dietas en lagartos (Valido & Nogales 1994 y Valido & Nogales, *in rev.*). Otros ejemplos más extremos son los casos de *G. atlantica* (Fuerteventura y Lanzarote), *G. caesaris* (La Gomera y El Hierro), *Podarcis lilfordi* (Baleares), *Hoplodactylus* spp. y *Cyclodina* spp. (Nueva Zelanda), *Phelsuma guentheri*, *P. ornata*, *Leiopisma telfairii* (Mauricio), etc. los cuales con tamaños aún menores que *G. galloti* utilizan frutos, hojas, néctar y flores como una parte importante de su dieta.

Por otro lado, también se ha sugerido que el consumo de materia vegetal, al ser energéticamente menos rentable, requiere de una mayor inversión de tiempo en tareas de búsqueda de alimento, lo cual se traduce en un mayor tiempo expuesto a depredadores. Según esta consideración de Szarski (1962), sólo en aquellas ambientes con bajos niveles de depredación (p. ej. islas) se podrá dar un consumo activo de materia vegetal. Este mismo autor propone además que en situaciones de mayores niveles de riesgo de depredación (p. ej. continentes) únicamente los lagartos que hayan adquirido alguna estructura defensiva para contrarrestar los niveles de depredación a los que se exponen potencialmente podrán consumir este recurso trófico.

No obstante, esta propuesta tampoco explica algunos casos. Por ejemplo, *Platysaurus broadleyi* (Cordylidae), aún siendo un lagarto de pequeño tamaño (longitud hocico-cloaca < 85 mm) y sin ninguna estructura defensiva consume una gran cantidad de frutos cuando éstos están disponibles en su hábitat (Parque Nacional de Augrabies Falls; Sudáfrica) (Whiting & Greeff 1997). No obstante, un bajo nivel en el riesgo de depredación en estos hábitats no parece explicar esta tendencia hacia una intensa frugivoría (M. Whiting, *comunicación personal*).

Según lo expuesto anteriormente, aunque muy escuetamente, estas propuestas no parecen explicar satisfactoriamente, por sí solas, la ocurrencia de saurocoria en islas. Por ello, quizás este fenómeno insular se deba más a una combinación de varios factores conductuales y ecológicos que están empezando a tenerse en cuenta (Valido 1999, Valido & Nogales, *in rev.*, Valido & Olesen, *in prep.*).

Patrones de frugivoría

De todas las especies de lagartos que consumen frutos y dispersan semillas en islas, los ejemplos en los que contamos con mayor información en la actualidad son los casos de los lagartos canarios (g. *Gallotia*), la Lagartija Balear (*Podarcis lilfordi*) y los gekónidos o perénqueques (*Hoplodact-*

ylus spp.) y lisas (*Cyclodina* spp., *Oligosoma* spp.) de Nueva Zelanda. Esta cifra (una veintena de especies) es insignificante si tenemos en cuenta que algo más de 600 especies de lagartos habitan en islas (ya sean oceánicas u continentales -que alguna vez tuvieron conexión con el continente-). El grupo que primero atrajo la atención de investigadores fue, como no, los lagartos canarios. A este respecto hay que destacar la labor pionera realizada por los profesores Eduardo Barquín y Wolfredo Wildpret (ULL), que ya desde el año 75 (más de 10 años de adelanto con respecto a los otros dos grupos de lagartos), comentan la importancia pudieran tener los lagartos canarios en esta importante fase del ciclo reproductivo de las plantas, la dispersión de sus semillas.

Hoy sabemos que las 7 especies canarias (véase su distribución insular en la Figura 1), consumen frutos de algo más de la mitad de las especies de plantas con frutos carnosos presentes en las islas (Valido 1999). Las especies con frutos carnosos (p. ej. el Laurel, el Viñático, el Til, el Barbusano; especies de la Lauraceae), y no usadas por los lagartos, son típicas de las áreas de monteverde (laurisilva y fayal-brezal), que se caracteriza por ser un ecosistema poco apto para éstos debido a su elevada humedad relativa. En cambio, los ecosistemas donde los lagartos pueden considerarse como importantes frugívoros y dispersores de semillas son el Tabaibal-Cardonal y el Bosque Termófilo (Valido & Nogales 1994, Valido 1999). En el caso concreto de Teno Bajo (Tenerife), los frutos son un componente mayoritario de la dieta de *G. galloti* durante 7 meses del año (Valido et al., *in rev.*), valores que lo asemejan a especies de aves consideradas como netamente frugívoras en el área mediterránea (Petrorojo, Mirlo Común, zorzales y curruacas; Herrera 2001). Por ello, quizás sería conveniente considerar a algunas poblaciones de lagartos canarios, como netamente frugívoros.



Frutos de Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae)

mente frugívoras ("galloti-frutos" según algunos amigos).

Algunos frutos importantes en la dieta de los lagartos canarios son los del Balo (*Plocama pendula*), el Tasaigo (*Rubia fruticosa*), el Orobal (*Withania aristata*), la Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*), el Jasmín (*Jasminum odoratissimum*) el Espino (*Lycium intricatum*), y la tuna india (*Opuntia dillenii*), entre otros (Barquín & Wildpret 1975, Valido & Nogales 1994, Nogales et al. 1998, Valido 1999). En la gran mayoría de las especies en las cuales se han realizado experiencias de germinación se detecta que la viabilidad de las semillas no se ve afectada por el paso a través del tubo digestivo de los lagartos.

La Lagartija Balear (*Podarcis lilfordi*), que habita en diferentes islotes de Mallorca y Menorca, consume frutos y dispersa semillas de hasta 15 especies de plantas vasculares, y el tratamiento digestivo de éstas no interfiere negativamente en su viabilidad (Sáez & Traveset 1995, Pérez-Mellado & Traveset 1999).

En el caso Nueva Zelanda, se ha detectado el uso de frutos por parte de unas 14 especies de perenquenes y lisas, de un total de 59 presentes en la isla central e islotes adyacentes (Whitaker 1987 y *comunicación personal*; Lord et al. *en prensa*), destacando el consumo de frutos de *Coprosma* spp. (Rubiaceae) y de aquellas especies vegetales de alta montaña.

Ya en esta primera fase en la regeneración natural de las especies con frutos carnosos, podríamos adelantar un efecto beneficioso de los lagartos por el simple hecho de alejar las semillas de la planta madre, donde las probabilidades de supervivencia de semillas (por una menor incidencia de depredadores de semillas la cual se suele concentrar bajo la planta madre) y establecimiento de las plántulas (por estar alejadas del efecto de la competencia por recursos ejercidas por la propia planta madre) son siempre mayores (Traveset 1998).



Panorámica de una zona de Piso Basal (Bco. Las Cuevas, Teno Bajo; Tenerife)

Interacciones ecológicas

Con respecto a un enfoque más ecológico (integrando datos de otro grupo de vertebrados que consume y dispersa las semillas: aves) sólo disponemos de información más concreta los casos de la interacción de *Plocama pendula* con *G. galloti* en Tenerife (Valido 1999), del estudio de DM Wotton con el perenquén (*Hoplodactylus maculatus*) y *Coprosma propinqua* en la isla de Mana -Nueva Zelanda- y la memoria realizada por MH Lawrence en un área de montaña con cuatro especies vegetales arbustivas (Lord et al. *en prensa*).

En el caso de Tenerife, se demuestra que en todas las fases de la dispersión de semillas, aves (currucas: *Sylvia melanocephala* y en menor medida, *S. conspiciollata*) y lagartos difieren en su papel ecológico como dispersores de las semillas en el Balo. Estas diferencias se manifestaron tanto en el componente cuantitativo (relacionado en gran medida con el número de semillas dispersadas) como el cualitativo (todos aquellos aspectos relacionados con la probabilidad de que una determinada semilla de lugar a una planta adulta), a la hora de medir de forma comparativa, la eficacia de cada agente diseminador de semillas (lagartos y currucas) en el proceso de regeneración natural de *P. pendula*. Estas diferencias vienen dadas por el hecho de que los lagartos son relativamente más abundantes, muestran una elevada frecuencia de visita, consumen un mayor número de frutos de las cosechas individuales, el paso por el tracto digestivo incrementa el porcentaje de germinación, transportan las semi-

llas a lugares adecuados para la germinación y establecimiento de plántulas y, finalmente incrementan la esperanza de vida de los ejemplares adultos frente a eventos destructivos como pueden ser las escorrentías a la que están sujeto los barrancos ya que depositan un importante porcentaje de las semillas dispersadas al refugio de grandes rocas en el cauce de éstos (Valido 1999).

En el caso de especies de Nueva Zelanda, aunque sólo estudiaron uno de los componentes cuantitativos, el consumo diferencial de frutos por parte de aves y lagartos, estos autores no encontraron un efecto tan claro como el ejemplo anterior. Valores bajos de consumo de frutos fueron encontrados en aquellas plantas que fueron excluidas experimentalmente a las aves. En cambio, en otros casos no se detectó diferencias entre tratamientos. No obstante, necesitaríamos un mayor número de estudios antes a aventurarnos a sacar conclusiones, y sobre todo teniendo en cuenta un mayor número de fases en el reclutamiento de la especie en cuestión. Además, para conocer la efectividad de un determinado dispersor de semillas tenemos que conocer primero los componentes de eficiencia en la dispersión, ya que la efectividad se manifiesta como el producto de ambos:

Efectividad en la dispersión = Eficiencia cualitativa x Eficiencia cuantitativa

Y como es lógico, cualquier consideración que tenga en cuenta sólo uno de ellos (o parte de uno de ellos), simplemente nos dará una visión reducida de la

interacción que nos puede inducir a errores conceptuales importantes.

Interacciones evolutivas

Una vez que se demuestra que los lagartos son importantes en la dispersión de semillas (que los frutos son un componente importante en su dieta y que su acción es beneficiosa desde el punto de vista de la planta madre), el siguiente paso es conocer como se traduce esta interacción realizada en tiempo ecológico en otra a mayor escala temporal: tiempo evolutivo. O lo que es lo mismo, ¿cómo pueden lagartos y plantas "alargar" en el tiempo una interacción beneficiosa para ambas partes?

Para ello, utilizaremos, de forma muy resumida, dos ejemplos: uno con las lisas y perenquenos de Nueva Zelanda y otro con los lagartos canarios. En el primero de ellos, Lord et al. (*en prensa*) señalan que, al analizar las características de 246 especies de plantas con frutos carnosos de Nueva Zelanda, la saurocoria está asociada con la presencia de frutos de pequeño tamaño y de colores blanco, pálidos o azules. Esta relación (una vez excluidos el efecto potencial de aves y mamíferos actuales y extintos) lleva a los autores a sugerir que estos caracteres han sido seleccionados en las especies vegetales neozelandesas como respuestas evolutivas frente al patrón de selección ejercido por los lagartos durante su interacción mutualista a lo largo del tiempo (= evolución por selección natural). Según esta consideración, los lagartos seleccionan (prefieren) ciertos caracteres (de color, tamaño, etc.) que son los que se transmiten a la siguiente generación ya que son estas semillas las que tienen mayores probabilidades de supervivencia.

Para el segundo ejemplo (Valido 1999, Valido & Nogales, *in prep.*), muestran que la distribución de tamaños de los frutos de la Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*) ha sufrido un proceso de cambios modulado y dirigido por los lagartos endémicos de Canarias (*Gallotia* spp.) por un mecanismo de selección natural. Esta interacción mutualista (lagartos-orijamas) se puede considerar como bastante específica (únicamente los lagartos son los únicos dispersores eficientes de semillas) y antigua: ambos grupos de especies son endémicos de las islas, lo cual quiere decir que llevan mucho tiempo en ellas y aislados del continente. A este respecto, es conocido que los lagartos canarios forman un grupo basal (en la filogenia) con respecto al resto de lagartos de la familia Lacertidae, lo que equivale a decir que se separaron del resto de las especies de lagartos europeos y norteafrica-

nos hace bastante tiempo, en torno a unos 30-35 m.a. según algunos autores. Algo parecido ocurre con la Orijama, en donde la familia Cneoracea (en donde se incluyen, aparte de la especie canaria, otras dos: *Cneorum tricoccon* en el área mediterránea y *C. trimerum* en Cuba), es considerada como muy antigua. No obstante, un estudio más preciso se está llevando a cabo en la actualidad (J. Francisco-Ortega, *comunicación personal*).

En Canarias esta especie vegetal se encuentra en la actualidad en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera y el tamaño de los frutos en cada isla está en relación con el patrón de selección de tamaños de frutos ejercidos por los lagartos (selección fenotípica) y con la historia evolutiva de la talla de los lagartos que habitan (y habitaron) en cada isla. Además, si atendemos a que los frutos de mayor tamaño presentan un mayor contenido en pulpa que los de menor tamaño, y que los lagartos, con vistas a ingerir la mayor cantidad de alimento posible, preferirá frutos que les sean más rentables energéticamente, entonces esperaríamos que aquella isla con un mayor tamaño de lagartos presentase un valor mayor en cuanto al tamaño de sus frutos. Predicción que se cumple en Tenerife y Gran Canaria. No obstante, en La Gomera, a pesar de presentar actualmente una especie de lagarto de pequeño tamaño (*G. caesaris*), el tamaño de los frutos es similar al encontrado en las poblaciones de Gran Canaria (con presencia de una especie de lagarto que puede alcanzar medio metro de longitud total; *G. stehlini*). No obstante, si incluimos en nuestro modelo a una especie de gran tamaño y que se pensaban extinta pero que fue re-descubierta con vida recientemente en junio de 1999 (*G. gomerana*; Rando et al 2000, Valido et al. 2000), nuestro modelo sigue teniendo validez. Por tanto, lo que vemos actualmente es simplemente una "huella evolutiva" de una interacción mutualista que en su momento funcionó, al menos hasta la entrada masiva de gatos, principal problema del Lagarto Gigante de La Gomera (Nogales et al. 2001), sin menospreciar otros de índole socio-político (Martín et al 2000).

En las poblaciones baleáricas de *C. tricoccon*, con un menor tamaño de frutos que la Cneoracea canaria se detecta una cierta relación con el tamaño de las lagartijas (también de pequeño tamaño) que consumen sus frutos y dispersan las semillas (A. Traveset, *comunicación personal*). En poblaciones continentales, encontramos que esta especie presenta poblaciones aisladas y formadas por un bajo número de individuos. Quizás el caso extremo sea el de las poblaciones de Cuba, en donde lo poco que se conoce es

su distribución y que en la actualidad se cuenta con algo menos de un centenar de individuos (R. Oviedo y E. del Risco, *comunicación personal*). Aunque información referente a la biología reproductiva de las poblaciones continentales y cubanas es totalmente desconocida, nos estamos planteando si la razón pudiera ser la extinción de los vertebrados que dispersaron sus semillas en el pasado (quizás un estado más avanzado que lo que está ocurriendo actualmente en La Gomera).

Según lo expuesto en los párrafos anteriores, disponemos de diferentes piezas de un "puzzle evolutivo" que estamos empezando a vislumbrar, aunque aún muy tenuemente. La parte del puzzle que más información nos aporta por ahora es la referente a Canarias. Para ello, el siguiente paso es averiguar si podemos aplicar el "modelo evolutivo canario" al resto de las especies de esta familia de plantas.

¡Estamos en ello!

Agradecimientos

Mis interacciones, casi siempre mutualistas, con lagartos y frutos se han visto favorecidas por una multitud de amigos que me han ayudado en diversas fases de mis estudios. Aunque sería muy tedioso nombrarlos aquí a todos, es obligado mencionar el apoyo recibido por Manuel Nogales (Universidad de La Laguna) y Pedro Jordano (Estación Biológica de Doñana, CSIC) en diversas etapas del mismo, la cual culminó con la lectura de la tesis doctoral en el Dpto. de Biología Animal (ULL).

La aproximación biogeográfica más amplia de esta interacción se ha visto favorecida por mi estancia en la Universidad de Århus, en donde he mantenido continuos debates acerca de islas, lagartos, polinización y dispersión de semillas con Jens Olesen (Universidad de Århus) y como no, por la fenomenal Statsbiblioteket donde puedes conseguir 'stats-fotokopias' de casi cualquier referencia bibliográfica en tiempo record. Información no publicada ha sido amablemente cedida por Tony Whitaker, Janise Lord y Debra Wotton (Nueva Zelanda), Eric del Risco y Ramona Oviedo (Cuba), Anna Traveset (Baleares), Jens Olesen y Dennis Hansen (Dinamarca), Martin Whiting (Sudáfrica), Richard Corlett (Honk Kong) y Ove Eriksson (Suecia). Las consideraciones de Eva Pío y Juan Carlos Illera ayudaron a que este artículo fuese algo más "digerible". Durante la redacción de este artículo conté con financiación de la Comunidad Europea (HPMF-CT-2000-01067) para el proyecto 'Evolution of plant-animal interactions on islands'.

Bibliografía

- Barquín, E. & W. Wildpret. 1975. Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. *Vieraea* 5: 38-60
- Eriksson, O., EM. Friis & P. Löfgren 2000. Seed size, fruit size, an dispersal system in Angiosperms from early Cretaceous to the late Tertiary. *American Naturalist* 156: 47-58
- Hansen, DM. 2001. Tree, birds and bees in Mauritius. Endemic plant-animal interactions, introduced honey bees and conservation. M.Sc. thesis Dept. of Ecology and Genetics. Århus University
- Herrera, CM. 2001. Dispersión de semillas por animales en el Mediterráneo: historia, ecología y evolución. En: *Ecosistemas Mediterráneos, análisis funcional* (Zamora, R. & FI. Pugnaire, eds.). CSIC
- Lord, JM., AS. Markey & J. Marshall. Have frugivores influenced the evolution of fruit traits in New Zealand. En: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (Levey, DJ., WR. Silva & M. Galetti, eds.), CABI Publishing, Wallingford (en prensa)
- Martín, A., A. Valido, JC Rando & M. Nogales 2000. Carta al lagarto gigante gomero: gatos o políticos. *El Día 5 de febrero de 2000*
- Martín A. Valido, JC Rando & M. Nogales 2000. Otra carta al lagarto gigante gomero y al Ayuntamiento de Valle Gran Rey. *El Día 18 de marzo de 2000*.
- Nogales, M., JD Delgado, & FM Medina 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* 86: 866-871
- Nogales, M., JC Rando, A. Valido & A. Martín 2001. Discovery of a living giant lizard, genus *Gallotia* (Reptilia : Lacertidae), from La Gomera, Canary Islands. *Herpetologica* 57: 169-179
- Nyhagen, DF. 2001. Foraging ecology of the Mauritian Flying Fox *Pteropus niger* (Megachiroptera). M.Sc. thesis. Dept. of Ecology and Genetics. Århus University
- Pérez-Mellado, V. & A. Traveset 1999. Relationships between plants and Mediterranean lizards. *Natura Croatica* 8: 275-285
- Pough, H. 1973. Lizard energetic and diet. *Ecology* 54: 837-844
- Sáez, E., & A. Traveset 1995. Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herpetol. Review* 26:121-123
- Rando, JC., A. Valido, M. Nogales & A. Martín 2000. El Lagarto Gigante de La Gomera. Un fósil que vuelve a la vida. *Quercus* 171: 10-16
- Sokol, OM. 1967. Herbivory in lizards. *Evolution* 21: 192-194
- Szarski, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution* 16: 529.
- Tiffney, BH. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 551-576
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecol. Evol & Syst.* 1: 151-190
- Valido, A. 1999. Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (g. *Gallotia*, Lacertidae). Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna, Tenerife.
- Valido, A. & M. Nogales 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70: 403-411.
- Valido, A., JC. Rando, M. Nogales & A. Martín 2000. 'Fossil' lizard found alive in the Canary Islands. *Oryx* 34: 75-76
- Whitaker, AH. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 315-328
- Whiting, MJ & JM. Greeff 1997. Facultative frugivory in the Cape Flat lizard, *Platysaurus capensis* (Sauria: Cordylidae). *Copeia* 4: 811-818

Alfredo Valido
 e-mail: alfredo.valido@biology.au.dk
 Dept. of Ecology and Genetics,
 Artus University
 Ny Munkegade Building 540
 DK-8000 Aarhus C
 Dinamarca