

# Interacciones mutualistas entre animales y plantas

## IV. Insularidad continental

Juan Carlos Guix



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal



**P u b l i c a c i o n s   d e l**  
**Centre de Recursos de Biodiversitat Animal**  
Volum 10, 2021

---

**Interacciones mutualistas entre animales y plantas**

**IV. Insularidad continental**

Juan Carlos Guix

Coordinador del Proyecto Neopangea

e-mail: [jcguix@pangea.org](mailto:jcguix@pangea.org)



© Centre de Recursos de Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. 2021.

Febrer, 2021

Publicat per:

**Centre de Recursos de Biodiversitat Animal**

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

[crba@ub.edu](mailto:crba@ub.edu)

[www.ub.edu/crba](http://www.ub.edu/crba)

Guix, J.C. 2021. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. IV. Insularidad continental. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 10, 41 pp.

Portada: En las cumbres serranas y en los altiplanos más elevados es posible encontrar ambientes relativamente aislados de sus respectivos entornos. Serra do Rio do Rastro, estado de Santa Catarina, Brasil. Foto: Juan Carlos Guix.

## Interacciones mutualistas entre animales y plantas

### IV. Insularidad continental

Juan Carlos Guix

*Los continentes poseen sus propias “islas”. Se trata de porciones de ambientes con características similares y envueltos por entornos diferenciados. Estas ínsulas, que pueden estar formadas por bosques o formaciones vegetales de tipo abierto, mantienen con frecuencia cierto grado de intercambio a través de la dispersión de polen y de semillas. Los procesos de fragmentación forestal propiciados por los humanos crean también islas de biotopos de distintos tamaños y grados de aislamiento en medio de grandes extensiones de tierras continentales. Estos archipiélagos de florestas forman paisajes de mosaicos de vegetación con tipologías muy variadas en los que los animales y las plantas buscan sobrevivir e interactuar de distintas formas. En este contexto, los fragmentos forestales situados junto a zonas urbanas son muy vulnerables a la colonización de especies de plantas invasoras dispersadas sobre todo por aves frugívoras.*

#### Insularidad

En ecología se considera una “isla” a cualquier porción de biosfera envuelta por una frontera o interfaz en la que los intercambios son limitados. Ejemplos clásicos de islas ecológicas son los lagos y lagunas, las cumbres de las montañas, las cavidades subterráneas (cavernas, cuevas) y enclaves de vegetación diferenciados de su entorno (Folch et al., 1995; Hessen et al., 2019). Las fronteras que delimitan una isla ecológica pueden ser muy marcadas, como en el caso de un lago, o imperceptibles para el ojo humano. Pero, en todo caso, nunca son completamente impermeables al entorno inmediato o incluso a las influencias de otras áreas diversas o similares. En realidad existen flujos de materia y energía con el medio circundante.

Los parques y jardines de las ciudades densamente pobladas son islas de vegetación en medio de zonas urbanas, formadas por edificaciones, calles y avenidas asfaltadas. Están aislados, pero al mismo tiempo mantienen cierto grado de conexión con otros parques a través de los animales (ej.: insectos, aves, mamíferos) que los visitan regular u ocasionalmente o a través de las semillas transportadas por muchos de estos animales o por el viento. Así pues, además de las porciones de tierra rodeadas de agua por todas partes, existen muchos tipos de islas ecológicas (ej.: un lago es una porción de agua rodeada de tierra por todos los lados). Los grados de aislamiento de estos ambientes insulares son muy variados y variables (Drake et al., 2002; Hessen et al., 2019), pero, de algún modo, todo en la biosfera está conectado a través del aire, la tierra, el agua y los seres vivos.

La idea o noción de insularidad puede ser también muy variable. Por ejemplo, elementos de la flora y la fauna de las comunidades acuáticas de un conjunto de riachuelos y áreas inundables de una región pueden mantener un cierto grado de conexión e intercambio (Schofield et al., 2018), mientras que las cumbres de las altas montañas de las islas oceánicas que componen un mismo archipiélago, desde el punto de vista ecológico pueden funcionar como islas dentro de otras islas (Fernández-Palacios et al., 2014).

En rigor todas las masas de tierra de nuestro planeta son islas: desde las pequeñas islas oceánicas hasta las islas continentales más grandes (ej.: Mallorca, Córcega, las islas de Nueva Zelanda), incluso Australia y los grandes continentes; todo está rodeado de agua. Todas estas masas de tierra, en mayor o menor medida, están aisladas y tienen su fauna característica, fruto, en gran parte de sus respectivos procesos de insularidad propiciados por la deriva continental. Todas contienen también ambientes insulares menores en su interior (figura 1). En este capítulo analizaremos algunos ejemplos de insularidad continental, incluyendo diversos aspectos de su aislamiento y la manera en que los procesos de dispersión de semillas les permiten mantener cierto grado de permeabilidad con su entorno y con otros ambientes insulares de características similares.



Figura 1. Algunas islas forestales han surgido en medio de antiguos paisajes agropastoriles a partir de procesos de regeneración espontánea de los bosques nativos. Volcán de Santa Margarida, comarca de la Garrotxa, Catalunya (Foto: Isabel Alves).

### Los altos Pirineos

En las zonas más elevadas de los Pirineos, normalmente por encima de los 2.300 m de altitud, los bosques desaparecen casi por completo y dan lugar a las praderas alpinas (Girón & García, 2018). Como su nombre indica, se trata de formaciones de gramíneas (*Poaceae*) y herbáceas diversas de tipo natural que fueron identificadas y caracterizadas como tales en los Alpes de Europa (clima alpino).

A pesar de su aislamiento, determinado por las condiciones climáticas de las altas montañas, estas islas de vegetación abiertas rodeadas de bosques que se extienden a lo largo de la cordillera de los Pirineos no están completamente aisladas entre sí (figura 2).

Herbívoros autóctonos como el rebeco pirenaico (*Rupicapra pyrenaica*) dispersan semillas de numerosas especies de plantas de estos ambientes, así como también especies de herbívoros domésticos, como las vacas, las ovejas y los caballos.

Hoy día estos rebaños de herbívoros domésticos son capaces de transportar semillas enganchadas en sus pelajes (epizoocoria) y en el interior del tracto digestivo (endozooecoria) mientras son conducidos a sus pastos de verano. Hasta hace pocas décadas, cuando la trashumancia era una práctica muy común en la península ibérica y gran parte de Europa, probablemente las semillas de las praderas y los pastizales eran transportadas a distancias mucho mayores que las que alcanzan hoy.

Al final del Pleistoceno, cuando las masas boscosas de Europa habían retrocedido a favor de las formaciones abiertas, las praderas abundaban en extensas áreas situadas a altitudes más bajas. Entonces, otros herbívoros de gran tamaño, como los bisontes, ejercían esta función de diseminación de semillas a largas distancias en las praderas y las estepas euroasiáticas.

El bisonte europeo (*Bison bonasus*) habitó desde el norte de la península ibérica y los Pirineos hasta gran parte de las praderas de Europa y Asia durante el Pleistoceno y en los inicios del Holoceno. Se suele asociar al bisonte europeo con los bosques, como un gran herbívoro especialista en este tipo de ambiente, pero al parecer esta visión podría estar algo distorsionada. Los últimos estudios realizados con la población de bisontes reintroducida décadas atrás en el bosque de Białowieża (nordeste de Polonia) han revelado que en realidad se trata de una especie que suele pastar en los ecotonos entre las praderas y los bosques (márgenes y claros de bosques) y que solo ocasionalmente se adentra en el interior de estas formaciones arbóreas (Kowalczyk et al, 2013). Algunos autores han postulado que las últimas poblaciones de estos bóvidos se habrían quedado arrinconadas en las zonas boscosas debido a la intensa persecución que sufrieron por parte de los humanos y que, por esta razón, se identifican con este biotopo.

Con la progresiva disminución del número de bisontes europeos, hasta la completa extinción de las poblaciones salvajes en los siglos XIX y XX, los rebaños de herbívoros domésticos se convirtieron en sus “sustitutos ecológicos” y en los principales

diseminadores de las semillas de las plantas en los espacios abiertos (Guix, 2008; Auffret et al., 2014).



Figura 2. Pradera de alta montaña en los Pirineos, Francia (Foto: Juan Carlos Guix).

### **Las cumbres andinas**

Los ambientes alpinos tropicales representan cerca del 10% de los sistemas alpinos mundiales. Una parte significativa de este tipo de ambientes se encuentra repartida por las tierras altas de la cordillera de los Andes, formando un archipiélago de ambientes insulares de características únicas que contienen elevados grados de endemismos (Anthelme et al., 2014). Dependiendo de la latitud y de condiciones climáticas especiales, sus límites altitudinales inferiores se sitúan entre 3.000 y 3.500 m. Algunas de las islas alpinas más pequeñas y separadas del tronco alpino principal de esta cordillera son las que contienen los índices de endemismos más elevados de especies de plantas, artrópodos, anfibios y reptiles (Anthelme et al., 2014).

Debido sobre todo a las diferencias climáticas existentes a lo largo de un amplio gradiente latitudinal, los ambientes andinos de alta montaña no son uniformes. Por ejemplo, un análisis de los patrones de diversidad de los macroinvertebrados acuáticos en ríos altoandinos, reveló diferencias importantes a lo largo de la cordillera. Por lo general, la diversidad alfa ( $\alpha$ ) de este grupo zoológico en estos ríos tiende a decrecer con el aumento de la latitud y la altitud. Así pues, de acuerdo con estos patrones, fue posible identificar tres zonas claramente diferenciadas: los Andes Norte (en el norte y centro de Ecuador), los Andes Centrales (sur de Ecuador y gran parte de Perú) y las áreas Altiplano-Puna (sur de Perú) (Villamarín et al., 2020).

### **Las cumbres de la cordillera atlántica y de la Serra da Mantiqueira en Brasil**

En las florestas atlánticas del sudeste y sur de Brasil, en las cumbres, crestas y laderas montañosas situadas a altitudes que superan los 900-1.000 m en la cordillera atlántica o “Serra do Mar”, existen formaciones vegetales únicas. En muchas de las laderas montañosas de esta cordillera, situadas entre los 900 y los 1.100-1.200 m, frecuentemente crecen florestas nebulosas con características fisionómicas particulares pero no siempre evidentes para el ojo humano. Sin embargo, sus comunidades vegetales se pueden distinguir de las existentes en las florestas lluviosas atlánticas de las laderas montañosas situadas por debajo de estos límites altitudinales. En la Serra da Mantiqueira, sin embargo, los límites altitudinales de las florestas nebulosas se sitúan unos centenares de metros por encima de sus límites en la Serra do Mar (Pompeu et al., 2014), pudiendo incluso llegar a alcanzar los 2.300-2.500 m de altitud en Itatiaia (Hueck, 1972).

Estas florestas nebulosas son el hábitat de algunas especies de plantas poco abundantes, como es el caso de la palmera *Lytocaryum hoehnei* (Arecaceae), y de varias más que se encuentran en riesgo de desaparecer. Entre las especies de plantas en peligro de extinción típicas de las zonas montañosas del sudeste y sur de Brasil, por encima de los 1.000 m de altitud, se encuentran *Ilex taubertiana* (Aquifoliaceae) y *Nematanthus strigillosus* (Gesneriaceae) (Lima et al., 2011; Zorzanelli et al., 2016).

Muchas de estas plantas, como es el caso de *Ilex taubertiana* y *Lytocaryum hoehnei*, producen semillas recubiertas por pulpas carnosas. Así pues, son dispersadas por animales frugívoros, especialmente por aves. ¿Qué especies de aves frecuentan estos ambientes? En la Serra de Paranapiacaba (una sección de la cordillera atlántica brasileña, situada en el sudeste del estado de São Paulo) es frecuente encontrar especies de aves frugívoras de pequeño tamaño como *Turdus* spp. (Turdidae), *Myiarchus* spp. (Tyrannidae), *Tangara* spp. (Thraupidae) y *Euphonia* spp. (Fringillidae) en formaciones vegetales junto a las cimas montañosas. En ocasiones, especies de aves frugívoras pertenecientes a otras familias [ej.: *Carpornis cucullata* (Cotingidae); *Trogon surrucura* (Trogonidae)] también pueden ser avistadas en estos ambientes (Renato Paiva, com. pers., 2020). Incluso especies de frugívoros más grandes como *Pipile jacutinga* (Cracidae) y *Sapajus nigritus* (Cebidae), ocasionalmente pueden ser encontrados en estos parajes, a altitudes de 900 o 1.000 m (figura 3). Sin embargo, los citados grupos de aves paseriformes son los que probablemente dispersan más semillas en estos tipos de ambientes, favoreciendo de este modo el intercambio entre poblaciones de determinadas especies de plantas que, en caso contrario, estarían aún más aisladas entre sí.

En la Serra dos Órgãos (otra sección de la cordillera atlántica, en este caso, situada en el estado de Río de Janeiro) habitan *Tijuca atra* y *T. condita*, dos especies de frugívoros de la familia Cotingidae características de las zonas montañosas más elevadas. *Tijuca atra* habita también los mismos tipos de ambientes montañosos en la Serra da Mantiqueira.

En algunas cumbres y crestas montañosas del sudeste de Brasil, ya por encima de los límites de las florestas densas, frecuentemente se encuentran también afloramientos rocosos graníticos (Esgario et al., 2008) con comunidades vegetales únicas y relativamente aisladas entre sí.

Otras formaciones vegetales muy características de la Serra do Mar que forman islas en medio de los bosques densos son los campos de altitud (o “campos altomontanos”, como son más conocidos en Brasil). Se trata de formaciones mixtas de arbustos, hierbas y gramíneas situadas frecuentemente en las cimas de algunas montañas onduladas de la cordillera atlántica brasileña (Scheer & Mocoichinski, 2016). Dichas formaciones son visitadas anualmente por diversas especies de aves migratorias, como *Elaenia chilensis*,

que, durante sus desplazamientos anuales, se alimentan de los frutos carnosos de numerosas especies de plantas que crecen en estos singulares ambientes (F. Schunck, com. pers., 2020).

Estos ecosistemas montañosos de altitud están gravemente amenazados por el cambio climático debido a las alteraciones en la distribución de los bancos de nieblas y del régimen de lluvias. Otro de los efectos del cambio climático observados en diversas regiones montañosas del hemisferio norte y sur es la progresiva elevación de las temperaturas medias en las cumbres. Se espera que este fenómeno haga cambiar la distribución de varias especies de plantas y animales (así como los propios biotopos de altas montañas), lo que pone en grave peligro a sus poblaciones en estos ambientes (Bubb et al., 2004).



Figura 3. Vegetación arbustiva (primer plano) en una cumbre montañosa en la Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, sudeste de Brasil (Foto: Juan Carlos Guix).

## Los enclaves de sabanas sudamericanas

Las sabanas tropicales abarcan gran parte del continente sudamericano y bajo este nombre genérico engloban ecosistemas tan diversos como los campos cerrados, los bosques semiabierto brasileños y los Llanos de Venezuela (Silva & Bates, 2002). Numerosos enclaves de sabanas de dimensiones y tipologías muy variadas, presentes en el bioma de las florestas amazónicas, funcionan como islas de vegetación abierta o semiabierto en medio de grandes extensiones de bosques húmedos. La fauna y la flora de estos enclaves de sabanas no están completamente aisladas entre sí; parte de las poblaciones de plantas y animales mantienen cierto grado de intercambio con ecosistemas similares, situados a decenas o incluso centenares de kilómetros de distancia, por medio de los corredores de bosques ciliares de los ríos. De este modo, diversas especies de aves de pequeño tamaño, pertenecientes a las familias Thraupidae, Tyrannidae y Turdidae, entre otras, son capaces de transportar semillas de un lugar a otro en el interior de sus tractos digestivos cuando efectúan sus migraciones y desplazamientos a escala regional.

En el Parque Estadual da Serra Azul (valle del Araguaia; estado de Mato Grosso) se observó que la mayoría de los registros de interacciones entre aves potencialmente dispersoras de semillas y plantas en las áreas de sabana correspondieron a especies paseriformes generalistas (fugívoro-insectívoras) pertenecientes a estas familias zoológicas [ej.: *Dacnis cayana*, *Tangara cayana* (Thraupidae); *Myiodynastes maculatus* (Tyrannidae) y *Turdus leucomelas* (Turdidae)]. Se observó también que en la estación seca, varias de las aves frugívoro-insectívoras de las formaciones de sabanas se adentraban en los densos bosques colindantes para alimentarse (Purificação et al., 2014).

Los cerrados (las sabanas brasileñas) también mantienen cierto grado de contacto e intercambian determinados componentes bióticos con las florestas atlánticas y las florestas amazónicas, puesto que comparten diversas especies de plantas y animales con estos biomas (Méo et al., 2003; Silva & Bates, 2002). Sin embargo, en las últimas décadas (1970-2021), los cerrados y los bosques han estado sometidos a una destrucción masiva que aísla cada vez a estos biomas. Si añadimos a esta dinámica de destrucción de hábitats los efectos proyectados del cambio climático (Walker, 2021), el impacto global sobre este conjunto de grandes ecosistemas será aún mayor.

## Áreas urbanas

Los parques y jardines de las zonas urbanizadas funcionan como islas de vegetación dentro de otra isla, que es la propia urbe. Las diversas especies de animales que habitan estos ambientes insulares, en función de sus características y de su distribución en el espacio, pueden estar más o menos comunicadas entre sí y con el entorno exterior de la urbe.

En ciudades como Londres, Edimburgo o Glasgow es frecuente ver a zorros (*Vulpes vulpes*) deambulando por las calles. Incluso, en algunos parques, por las noches es posible sorprender a algún que otro tejón (*Meles meles*) alimentándose de lombrices y frutos. Aunque ambas especies de mamíferos carnívoros son potenciales dispersores de semillas, las aves, por su riqueza de especies y su mayor movilidad, son el grupo que más diásporas vegetales dispersa en las ciudades. Entre las aves destacan los túrdidos, especialmente los mirlos y los tordos (*Turdus* spp.), por el hecho de habitar en casi todos los continentes y en un gran número de islas (Collar, 2005) y ser capaces de ingerir y dispersar desde semillas diminutas como las de los *Ficus* spp. y *Morus* spp. (Moraceae), hasta otras de medianas dimensiones, como las que producen diversas especies de palmeras.

Otras especies son más raras o menos frecuentes en las ciudades. La configuración de los jardines y parques de las ciudades, su proximidad a áreas boscosas más extensas y la existencia de encinas y/o robles de gran tamaño determinan en gran medida la presencia de determinadas especies de aves, como los arrendajos (*Garrulus glandarius*) dispersores de bellotas. De este modo, en diversos parques de la ciudad de Lisboa (ej.: Jardim Botânico de Lisboa - Escola Politécnica, Jardins da Fundação Calouste Gulbenkian, Parque Eduardo VII) o de Londres (ej.: los Jardines Botánicos de Kew), habitan arrendajos, mientras que, en la ciudad de Barcelona, esta ave es más bien rara (en el caso de Barcelona la especie suele ser observada en el Palau Reial). Los Jardines Botánicos de Kew contienen extensos robledales, mientras que los parques y jardines de Lisboa y Barcelona donde se observan arrendajos, aunque son menores en superficie, están situados a distancias de entre 1,5 y 2,2 km de áreas boscosas mucho más extensas.

## **Influencia de las urbes en los entornos naturales**

### **Las áreas urbanizadas como centros exportadores de semillas de especies alóctonas**

En las ciudades, los pueblos, las urbanizaciones e incluso en muchos polígonos industriales se suelen plantar una gran variedad de plantas foráneas, es decir, alóctonas en el ámbito de la zona o región donde se encuentran. Estas plantas, al alcanzar la fase adulta, de manera frecuente producen diásporas vegetales que pueden ser dispersadas por diversos medios.

### **Plantas anemócoras en áreas urbanizadas**

Una parte importante de las especies de plantas habituales en los ambientes urbanizados pueden ser dispersadas a través del aire, por el viento o incluso por medio de una leve brisa (anemocoria).

Las grandes ciudades, por su extensión y características, suelen contener grandes cantidades de plantas herbáceas, arbustos y árboles anemócoros (o anemocóricos). Así pues, las corrientes de aire que circulan por las urbes a menudo transportan polen y semillas.

La dinámica de circulación de los flujos de aire en las grandes ciudades es sumamente compleja. En ella influyen diversas variables, tales como los flujos de energía y las temperaturas. Por otro lado, estas variables están fuertemente influenciadas por la latitud a la que se encuentra la ciudad, el clima de la región, la arquitectura de los edificios, la proporción entre la superficie de zonas verdes, zonas pavimentadas y edificadas, etc.

En las grandes urbes, la impermeabilización del suelo y la edificación (con extensas superficies de retención del calor solar) además de la propia actividad humana (ej.: densidad poblacional, artefactos de calefacción, etc.) habitualmente generan islas de calor, por lo que alcanzan temperaturas medias anuales que pueden ser 2,9°C más elevadas que las de sus entornos rurales y naturales. Incluso, en algunas épocas del año estas diferencias de temperaturas pueden llegar a ser de entre 4,3° y 8°C (Imhoff et al., 2010; Yang et al., 2020). En estas condiciones a veces se generan corrientes de aire y turbulencias atmosféricas locales que

alteran los flujos de circulación de las brisas y los vientos. Cuando se producen corrientes de aire ascendentes, las semillas anemócoras de las urbes pueden llegar a ser catapultadas a altitudes bastante elevadas y, al encontrar corrientes de aire horizontales, son transportadas a distancias relativamente grandes. Estas semillas pueden caer en lugares propicios para la germinación y el desarrollo de plantas jóvenes y adultas, y, de esta forma, iniciar procesos de colonización.

Las redes viarias (autopistas, carreteras, líneas férreas) constituyen importantes corredores de dispersión de semillas anemócoras. Las corrientes de aire generadas por el movimiento de los vehículos (camiones, coches, trenes) a lo largo de estas vías también pueden transportar semillas a distancias relativamente largas. Estas semillas al caer en los arcenes y márgenes con frecuencia germinan y colonizan estos ambientes. Con el tiempo, las nuevas plantas crecen y producen semillas que luego son también transportadas por las corrientes de aire lineales hacia otras áreas marginales aún sin colonizar y así sucesivamente. De esta forma, en pocas décadas o incluso en pocos años, logran colonizar grandes extensiones de redes viarias. Esto es lo que ha ocurrido con algunas especies de plantas foráneas invasoras anemócoras, tales como el ailanto (*Ailanthus altissima*; Simaroubaceae) y el miraguano (*Araujia sericifera*; Apocynaceae) en gran parte de la península ibérica. Con el tiempo, el ailanto se ha extendido por algunas áreas afectadas por incendios y en los márgenes de campos cultivados, mientras que el miraguá ha logrado colonizar florestas ciliares (junto a ríos, riachuelos, rieras y torrentes) y márgenes de encinares.

Así pues, una suma de efectos antropogénicos diversos en las urbes puede afectar a áreas naturales y seminaturales situadas a decenas o incluso centenares de kilómetros de los núcleos donde fueron generados.

### **Plantas zoócoras y animales frugívoros en áreas urbanizadas**

Gran parte de las especies de plantas foráneas que se suelen cultivar en las áreas urbanizadas producen frutos carnosos de distintos tamaños, formas y colores. Estos frutos suelen estar disponibles en diferentes épocas del año, por lo que constituyen un importante reclamo para

las aves frugívoras, especialmente para las especies que realizan migraciones o desplazamientos regionales y que necesitan fuentes de alimento rápidamente localizables.

La frecuentación de las zonas urbanizadas por aves frugívoras es un fenómeno a escala mundial. Existen numerosas reseñas, la mayoría difusas en la literatura naturalística, que relatan el consumo de frutos carnosos en zonas urbanas y suburbanas en prácticamente todos los continentes. En las ciudades y pueblos de Europa abundan los mirlos, los tordos, los estorninos, las currucas y otros pájaros que suelen alimentarse de frutos carnosos.

En la megalópolis de São Paulo (una zona metropolitana con cerca de 20 millones de habitantes) es frecuente encontrar tráupidos y tiránidos migrantes o divagantes consumiendo frutos carnosos de plantas alóctonas diversas (Guix, 2004; Schunck & Alves, 2020). Ciudades amazónicas como Manaus y Belém también suelen recibir visitas periódicas de tráupidos, psitácidos, capitónidos, cotíngidos y tiránidos (Guix, 2007).

Incluso aves frugívoras de mediano tamaño pueden hacer incursiones en zonas urbanizadas situadas en la periferia de las ciudades. En los suburbios de Nairobi (Kenia), por ejemplo, es frecuente observar al turaco de Hartlaub (*Tauraco hartlaubi*; Musophagidae) ingiriendo frutos carnosos de especies alóctonas como los de *Cotoneaster* spp. (Rosaceae) y *Phoenix* spp. (Arecaceae) (Turner, 1997). En la ciudad de São Paulo se ha observado a *Pyroderus scutatus* (Cotingidae), una especie típicamente forestal, en parques públicos (cf. Guix, 2004). En otras grandes ciudades industriales colindantes a São Paulo (ej.: Santo André da Borda do Campo y São Bernardo do Campo) con frecuencia es posible observar aves insectívoro-frugívoras en los parques públicos durante otoño/invierno (ej.: *Tityra cayana*, *Pyrocephalus rubinus*, *Tyrannus melancholicus*, *Tyrannus savana*, *Myiozetetes similis*) (Matarazzo-Neuberger, 1995). En la ciudad de Buenos Aires, se han documentado también flujos de aves frugívoras (ej.: *Turdus rufiventris*, *T. amaurochalinus.*, *Elaenia parvirostris*) y semillas entre un parque natural periurbano y los jardines situados en su entorno (Zietsman et al., 2019).

Diversas especies de murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae también habitan o frecuentan ciudades de variadas dimensiones en Brasil (Nunes et al., 2017). En municipios del área metropolitana de São Paulo, por ejemplo, hay registros de diversas especies de murciélagos frugívoros (ej.: *Anoura caudifer*, *Artibeus lituratus*, *A. fimbriatus*, *Carollia*

*perspicillata*, *Glossophaga soricina*, *Platyrrhinus lineatus*, *Pygoderma bilabiatum*, *Sturnira lilium*, Chaves et al., 2012).

### **Poblaciones migratorias de aves frugívoras en ciudades del sudeste de Brasil**

Varias especies de aves frugívoro-insectívoras frecuentan las ciudades del sudeste de Brasil en busca de alimento, durante sus desplazamientos locales o regionales (Sick, 1985). La mayoría de ellas pertenece a las familias Tyrannidae, Thraupidae y Turdidae, habiendo también algunos representantes de la familia Cotingidae (Guix, 2004).

En el estado de São Paulo, muchas de estas aves se adentran en las ciudades durante el invierno (la época del año en la que baja la disponibilidad de insectos en muchas áreas del sudeste de Brasil) en busca de frutos maduros de especies de plantas alóctonas, presentes en los jardines, plazas, parques, etc.

Gran parte de las aves que frecuentan o visitan ocasionalmente las ciudades diseminan especies vegetales alóctonas en las mismas urbes (Guix, 1988; Guix, 2007). Sin embargo, las aves también pueden transportar semillas de frutos carnosos a largas distancias (Viana et al., 2013; 2016). De esta forma, algunas de ellas también dispersan semillas de plantas no nativas fuera de los límites de las urbes.

A pesar de ser difícil de demostrar un movimiento de semillas en este sentido, debido a la presencia de plantas alóctonas junto a áreas naturales y seminaturales, la entrada en las ciudades de diásporas de especies nativas de plantas procedentes de las áreas naturales vecinas es un fenómeno más fácilmente detectable. En las ciudades brasileñas de São Paulo, Santos y São Vicente es relativamente frecuente encontrar, por ejemplo, especímenes epífitos de especies nativas de *Ficus* (Moraceae) de los bosques vecinos, creciendo sobre árboles exóticos plantados por los humanos. Por otra parte, es poco probable que las plantas hemiparásitas productoras de frutos carnosos, muy comunes también en los árboles plantados en los paseos públicos de la ciudad de São Paulo, no hayan sido diseminadas por aves.

### Plantas hemiparásitas en las urbes

En diversas urbes del sudeste de Brasil, no es difícil encontrar plantas hemiparásitas de la familia Loranthaceae creciendo enganchadas a las ramas de los árboles de plazas, jardines y calles. La mayoría de estas plantas pertenecen a los géneros *Struthanthus* y *Psittacanthus* y son un verdadero dolor de cabeza para los jardineros, pues pueden llegar a matar al árbol hospedero. Como su nombre en portugués indica (*erva-de-passarinho* = hierba de pajarillo) estas plantas son dispersadas mayoritariamente por aves (aunque también pueden ser diseminadas por pequeños marsupiales didélfidos en los bosques atlánticos). En el pasado se consideró que las *ervas-de-passarinho* eran dispersadas mayoritariamente por aves especializadas en su consumo (Snow & Snow, 1988). Sin embargo, más tarde se constató que dichas plantas eran dispersadas sobre todo por aves generalistas (frugívoro-insectívoras) que frecuentan los bosques secundarios. Actualmente, en el área metropolitana de São Paulo, las *ervas-de-passarinho* abundan en sus calles y jardines, siendo *Struthanthus concinnus* una de las especies más comunes. Originalmente las semillas de estas plantas fueron transportadas hasta esta y otras ciudades en las heces de los túrdidos, tiránidos, tráupidos y algunos fringílicos (en este caso, del género *Euphonia*) procedentes de los bosques situados en los alrededores (ej.: en la Serra da Cantareira o en el antiguo Parque do Estado, actualmente Parque Estadual das Fontes do Ipiranga). En la actualidad existen ya tantas plantas de esta familia creciendo en el interior de la ciudad de São Paulo que los pájaros ya no necesitan buscarlas en áreas situadas en sus proximidades.

En las ciudades brasileñas de Santos y São Vicente, es frecuente encontrar más de una especie de *Rhipsalis* (cactus epífitos muy comunes en los bosques vecinos) creciendo sobre los árboles de jardines y parques. Las semillas de estos cactus son normalmente ingeridas y diseminadas a través de las heces por especies de *Tangara* (Thraupidae) y *Euphonia* (Fringillidae) que habitan en los bosques secundarios vecinos y que frecuentan estas ciudades (Guix, 2007) (figura 4).

Una vez que el movimiento de semillas por vía gástrica en el sentido “bosques nativos-ciudades” es perfectamente concebible, también puede serlo el movimiento de semillas de especies foráneas de las ciudades a las áreas vecinas con bosques nativos. Así pues, en determinadas circunstancias, las especies de plantas foráneas plantadas en las ciudades y pueblos de las regiones tropicales y subtropicales, pueden influir en el proceso natural de colonización y sucesión de las especies vegetales en los bosques vecinos o más próximos.

Cabe aún destacar que todas las especies vegetales autóctonas que suelen ser diseminadas de las áreas de bosques nativos al interior de las grandes urbes del sudeste de Brasil producen semillas de pequeñas dimensiones (ej.: especies de *Ficus*, *Cecropia*, *Rapanea*, *Alchornea*, *Schefflera*, *Struthanthus*). Esto sugiere también que las semillas pequeñas de especies foráneas presentes en las zonas urbanizadas pueden ser diseminadas a distancias más largas (por vía gástrica) que las semillas grandes (sea por exo o por endozoocoria).

Entre 1985 y 2004, 91 especies de aves frugívoras fueron estudiadas en 11 áreas urbanas de Brasil: 78 de estas especies fueron clasificadas como diseminadoras de semillas, y 13 de ellas, como depredadoras de semillas. Las familias de aves frugívoras más representativas en estas áreas fueron: Thraupidae, con 36 especies, Tyrannidae, con 19, Psittacidae, con 11, Fringillidae (*Euphonia* spp.), con 10, y Turdidae, con 6 especies. Varias de estas especies (o parte de sus poblaciones) de aves son divagantes (o visitantes) y migratorias (Guix, 2007).



Figura 4. Diversas especies de pájaros de la familia Thraupidae, como la *Tangara preciosa*, suelen frecuentar parques y jardines urbanos en el sudeste de Brasil (Foto: Renato Paiva).

La mayoría de las observaciones que se llevaron a cabo sobre la alimentación frugívora de estas especies en las áreas urbanas estuvieron relacionadas con especies de plantas foráneas empleadas en jardinería y paisajismo (ej.: *Ficus microcarpa*, *Pyracantha fortuneana*, *P. coccinea*, *Fatsia japonica*, *Pittosporum undulatum*, *P. tobira*, *Archontophoenix cunninghamiana*, *Ligustrum lucidum*, *L. ovalifolium*, *Schefflera actinophylla*). Únicamente en un área urbana (en este caso la villa de Carvoeiro, cuenca del río Negro, Amazonía, Brasil) las observaciones sobre frugivoría estuvieron relacionadas mayoritariamente con especies foráneas cultivadas en huertos domésticos (ej.: *Carica papaya*, *Psidium guajava*, *Mangifera indica*, *Persea americana*, *Musa* spp., *Coffea arabica*, *Coffea canephora*, *Averrhoa carambola*, *Eriobotrya japonica*, *Genipa americana*, *Syzygium malaccense*).

Con base en estas y otras observaciones se muestrearon plántulas y plantas jóvenes (de hasta 0,50 m de altura) de especies/géneros potencialmente dispersados por aves frugívoras y considerados como colonizadores espontáneos (Guix, 1995) en cuadrantes de 1 x 1 m en jardines, calles, parques, plazas y terrenos abandonados. Las plantas epífitas que se hallaron creciendo espontáneamente sobre árboles, muros, tejados y otras estructuras urbanas fueron también contabilizadas. Puesto que no todas las plántulas y plantas jóvenes muestreadas pudieron ser identificadas a nivel de especie, los análisis cuantitativos tuvieron como base el nivel taxonómico de género. Sin embargo, las especies nativas y foráneas pertenecientes al género *Ficus* pudieron ser separadas en dos bloques.

Para el análisis de la composición de estas plantas en los cuadrantes se utilizaron los siguientes descriptores matemáticos: el porcentaje numérico de cada género en la muestra total de cuadrantes (%N), sus respectivos porcentajes de ocurrencia (%OC), el índice probabilístico ( $IP = \sum Pi^2$ ) y su equivalente a efectos de comparación ( $IP''$ ) (Jover, 1989; Guix, 2007). El índice probabilístico combina el porcentaje numérico y el porcentaje de ocurrencia con el fin de determinar la importancia relativa de cada género de planta encontrada.

Para estimar la diversidad de plantas en los cuadrantes, se utilizaron los índices de Shannon-Weaver ( $H = -\sum p_i \log_2 p_i$ ) y de Brillouin [ $IB = (1/N) (\log_2 N! - \sum \log_2 Ni!)$ ] según el procedimiento de Jackknife (Jover, 1989; Guix, 2007).

Como mínimo 19 especies de plantas productoras de frutos carnosos, normalmente dispersadas por aves, fueron halladas creciendo espontáneamente en áreas urbanas: como mínimo 8 de ellas eran especies nativas (autóctonas) en las respectivas regiones a las que pertenecía cada urbe y 11 eran foráneas (alóctonas). Se encontraron en total 383 plantas productoras de frutos carnosos en 321 cuadrantes: 275 (71,8%) plantas pertenecientes a taxones o *taxa* (una o más especies) autóctonos y 108 (28,2%) plantas pertenecientes a taxones foráneos. El número de plantas por cuadrante varió de 1 a 7.

En estos cuadrantes, las especies de plantas productoras de frutos carnosos que mejor colonizaron los ambientes urbanos pertenecían a taxones autóctonos en cada región, todas ellas productoras de semillas pequeñas: *Ficus* spp. ( $IP'' = 26,23$ ), *Rhipsalis* spp. ( $IP'' = 19,59$ ),

*Struthanthus* spp. (IP'' = 18,33), *Cecropia* spp. (IP'' = 12,64) y *Cereus* spp. (IP'' = 6,64). Las especies de plantas alóctonas productoras de frutos carnosos que mejor colonizaron los ambientes urbanos fueron: *Ficus microcarpa* (IP'' = 5,41), *Morus nigra* (IP'' = 2,43), *Eriobotrya japonica* (IP'' = 2,28) y *Pittosporum undulatum* (IP'' = 1,10).

Las diversidades acumuladas de plantas (taxones autóctonos y foráneos) encontradas en estos 321 cuadrantes urbanos fueron: H = 3,409 y IB = 3,441 (se = 0,105).

Este estudio puso de relieve que muchas de las aves no nidificantes que visitan áreas urbanas en Brasil son frugívoro-insectívoras y los resultados sugieren que estas aves entran en los pueblos y en las grandes ciudades para alimentarse de frutos carnosos producidos por especies de plantas alóctonas, especialmente durante el invierno. La principal consecuencia ecológica de los movimientos de las aves frugívoras hacia las áreas urbanas es que muchas de estas especies de aves pueden transportar, en el tracto digestivo, semillas viables de plantas foráneas y dispersarlas en áreas naturales y seminaturales.

### **Región mediterránea de Europa: frugivoría, diseminación y colonización de plantas alóctonas en ambientes urbanos y parques naturales periurbanos**

Debido a la incidencia de la caza en el sur de Europa en otoño e invierno, a veces los ambientes urbanos parecen ser más seguros para algunas especies de aves migratorias mediterráneas que los propios bosques cercanos. Por otra parte, en las ciudades, el número de potenciales depredadores naturales, tales como aves rapaces y mamíferos carnívoros, es menor. De este modo, las ciudades y pueblos de la península ibérica son asiduamente visitadas por currucas (*Sylvia* spp.), estorninos (*Sturnus* spp.), mirlos y tordos (*Turdus* spp.), petirrojos (*Erithacus rubecula*), colirrojos (*Phoenicurus ochruros*), etc. Aunque varias de estas especies cuenten también con poblaciones residentes en las urbes, por lo general, siempre reciben aportaciones de individuos procedentes de sus alrededores o incluso de regiones distantes.

Estas aves con frecuencia se alimentan de la pulpa carnosa de una gran variedad de frutos de especies alóctonas, diseminando sus semillas enteras y en condiciones de germinar. Otras especies de aves que frecuentan regularmente las ciudades y pueblos mediterráneos de Europa (ej.: *Fringilla coelebs*, *Chloris chloris*, *Carduelis carduelis*; Fringillidae) consumen

principalmente las semillas de las plantas alóctonas, actuando mayoritariamente como depredadores de estas diásporas vegetales (Guix et al., 2003). Sin embargo, no se descarta que *Fringilla coelebs* y otras especies de fringílidos sean capaces también de dispersar semillas dotadas de recubrimientos duros, como las de *Smilax aspera*.

Las aves frugívoro-insectívoras que frecuentan ciudades y pueblos, procedentes de ambientes naturales y semi-naturales, diseminan semillas de especies autóctonas en los ambientes urbanos. Cuando estas aves retornan a los bosques para completar su dieta o para dormir, diseminan en estas semillas de diversas especies alóctonas comúnmente plantadas en jardines públicos y particulares.

Para demostrar la existencia de estos flujos de semillas ciudades-bosques y viceversa, se llevaron a cabo diversos ensayos de campo en la pequeña ciudad de Abrera (provincia de Barcelona; con cerca de 12.500 habitantes) y áreas naturales situadas en su entorno. Con la ayuda de un pincel se untó la superficie de diversos frutos pertenecientes a dos especies con colorante alimentario de consistencia acuosa-densa de la siguiente manera: A- (colorante azul) en frutos maduros de *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) en la ciudad, B- (colorante rojo) en frutos maduros de *Hedera helix* (Araliaceae) en áreas naturales del entorno. Los resultados fueron prometedores: se encontraron diversas defecaciones de aves (varias de ellas con semillas) de color azul en ramas y hojas de árboles de matorrales y bosques del entorno urbano, así como también defecaciones de aves de color rojo intenso en aceras, vallas, muros y bancos de jardín de la ciudad. De esta manera, se verificó la existencia de flujos de semillas en ambos sentidos producidos por aves frugívoras.

Al frecuentar ambientes urbanos y naturales las aves frugívoras promueven un continuo intercambio de plantas entre estos dos tipos de ambientes, mientras que las aves granívoras actúan mayoritariamente como antagonistas, o sea, destruyendo semillas autóctonas y alóctonas (depredación de semillas).

Con el fin de evaluar el grado de intercambio de semillas diseminadas por aves entre ciudades de la península Ibérica y áreas naturales y seminaturales limítrofes entre 1992 y 2001, 22 parques urbanos y dos parques periurbanos fueron muestreados en dos grandes ciudades: Barcelona y Lisboa. Aparte de estos parques, también fueron muestreadas dos zonas con vegetación nativa, cada una de ellas situada en las afueras de una de estas ciudades. La

elección de Barcelona y de Lisboa se debió a su situación geográfica y a sus características (dos ciudades litorales situadas en dos extremos de la península ibérica, con climas lluviosos en invierno y secos en verano) además del hecho de haber recibido, a través de sus respectivos puertos, numerosas especies foráneas desde hace varios siglos (Guix et al., 2003).

Para llevar a cabo este muestreo, todas las plántulas y jóvenes (en este caso, de hasta dos metros de altura) de especies autóctonas y alóctonas que producen frutos carnosos fueron contadas en cuadrantes de 1 x 1 m. Estos cuadrantes se posicionaron en sitios donde se detectaba colonización temprana por plantas dispersables por aves (por vía gástrica), tales como las superficies de suelo situadas bajo posaderos diurnos y nocturnos de aves.

Las especies de plantas alóctonas encontradas fueron divididas en: aquellas probablemente introducidas en la península ibérica antes (arqueófitas) y después (neófitas) del año 1500 (véanse Preston et al., 2004 y Ecsery & Honfi, 2020 acerca de la aplicación de los términos *archaeophyte* y *neophyte*).

### **Frugivoría y dispersión de semillas**

Los principales diseminadores de semillas de especies alóctonas y autóctonas entre las ciudades (Lisboa y Barcelona) y las áreas naturales más cercanas a estas fueron aves de las familias Turdidae (ej.: *Turdus merula*, *T. philomelos*), Muscicapidae (ej.: *Phoenicurus ochrurus*, *Erithacus rubecula*) y Sylviidae (ej.: *Sylvia atricapilla* y *S. melanocephala*).

El mirlo común (*T. merula*) juega un papel destacado en la diseminación de plantas alóctonas, ya que consume frutos con características muy variadas (tanto regurgitando semillas grandes como defecando semillas pequeñas) pertenecientes a un gran número de especies. Conviene destacar también que en las ciudades suelen coincidir tanto poblaciones residentes como migrantes o divagantes de *T. merula*, lo que aumenta las posibilidades de que las semillas sean diseminadas más allá de los límites de las urbes. Los estorninos (*Sturnus vulgaris* y *S. unicolor*) son aves de gran movilidad que también suelen ingerir semillas de gran tamaño, tales como las de *Phoenix canariensis* (Arecaceae). De este modo, es frecuente encontrar semillas regurgitadas, defecadas y/o descartadas de *Celtis australis*, *Hedera helix*, *Laurus nobilis*, *Olea*

*europaea*, *Phoenix* spp. y *Prunus* spp. bajo las copas de árboles-posadero de *Sturnus* spp. en diversas ciudades mediterráneas.

Entre los consumidores de semillas, aparte de los fringílidos, dos especies de psitácidos alóctonos actúan como importantes depredadores de semillas de grandes dimensiones en estas dos ciudades: la cotorra de Kramer (*Psittacula krameri*), sobretudo en Lisboa, y la cotorra gris (*Myiopsitta monachus*) en Barcelona.

Los páridos pueden ejercer tanto de diseminadores de semillas de algunas especies como depredadores de otras. Por ejemplo, se ha observado a *Parus major* ingiriendo frutos enteros, mientras que *Cyanistes caeruleus* suele mandibular (cf. *mandibutation*) frutos pequeños para extraer e ingerir la semilla.

### Primeros estadios de la colonización

Las principales especies de plantas alóctonas dispersables por aves (ornitócoras o ornitocóricas), que colonizaron los bosques vecinos a las dos ciudades mediterráneas estudiadas fueron, en el Parque Natural de la Sierra de Collserola (Provincia de Barcelona): *Prunus laurocerasus* (IP"=6,75), *Trachycarpus fortunei* (IP"=7,10), *Ligustrum lucidum* (IP"=4,29), *Celtis australis* (IP"=3,15), *Pittosporum tobira* (IP"=3,06), *Prunus cerasifera* (IP"=2,37) y *Eriobotrya japonica* (IP"=1,55), mientras que en el Parque da Tapada da Ajuda (Lisboa): variedades foráneas de *Olea europaea* (IP"=36,72) y *Pittosporum undulatum* (IP"=0,14) (Guix et al., 2003) (figura 5). Se consideró probable que las plántulas y plantas jóvenes de *Olea europaea* que colonizaron estos ambientes se originaran a partir de semillas de cultivos cercanos y regionales, cuyas variedades proceden mayoritariamente de la región mediterránea oriental (véase Besnard et al., 2002). Cabe notar que, en lo que se refiere a las especies de plantas alóctonas, en el Parque Natural de la Sierra de Collserola predomina la colonización de especies zoócoras (o zoocóricas) que producen semillas de dimensiones medianas.

Entre las principales especies de plantas nativas diseminadas por aves en las ciudades se encuentran (Barcelona): *Rubus ulmifolius* (IP"=7,91), *Asparagus acutifolius* (IP"=3,58) y *Rubia*

*peregrina* ( $IP''=0,71$ ); (Lisboa): *Rubus ulmifolius* ( $IP''=3,23$ ) y *Lonicera periclymenum* ( $IP''=3,21$ ). Gran parte de las especies de plantas autóctonas que colonizan espontáneamente jardines y parques de Barcelona y Lisboa son popularmente conocidas como “malas hierbas”, lo que en un principio descartaría que hubieran sido plantadas por los humanos (excepto *L. periclymenum*, una especie que también suele plantarse en jardines urbanos).

Por otra parte, en la Matinha da Queluz (un bosque de origen medieval situado en la Gran Lisboa), entre 1994 y 1996, se muestrearon también especies foráneas de plantas que producen frutos carnosos colonizando su sotobosque, tales como *Pittosporum undulatum* ( $IP'' = 1,95$ ) y *Eriobotrya japonica* ( $IP'' = 0,27$ ) (Guix et al., 2000b).

Las diversidades acumuladas (siguiendo el procedimiento de Jackknife) de especies de plantas (autóctonas y alóctonas) fueron: A- en los parques urbanos de Lisboa ( $n = 247$  cuadrantes):  $IB = 3,2655$  ( $se = 0,1122$ ); B- en la Tapada d’Ajuda ( $n = 200$  cuadrantes):  $IB = 1,7378$  ( $se = 0,056$ ); C- en la Matinha da Queluz ( $n = 210$  cuadrantes):  $IB = 2,6167$  ( $se = 0,0648$ ).



Figura 5. El aligustre de China (*Ligustrum lucidum*; Oleaceae) es una especie nativa de este país que coloniza frecuentemente bosques caducifolios húmedos del sur de Europa. Este árbol suele plantarse en calles, jardines y parques públicos de ciudades y pueblos de diversas regiones del mundo. Varias especies de pájaros se alimentan de sus frutos en las zonas urbanas y transportan las semillas hacia áreas naturales (Foto: Juan Carlos Guix).

### *Pequeñas ciudades y pueblos*

Las superficies urbanizadas de menores dimensiones que las grandes ciudades, tales como pequeñas ciudades, pueblos y urbanizaciones aisladas, poseen bastantes menos especies alóctonas en relación con las grandes ciudades. Sin embargo, la mayor parte de las veces, la ubicación de estos núcleos urbanos, con frecuencia situados en medio de un ambiente natural o seminatural (incluso limítrofe con reservas y parques naturales) hace que desempeñen un considerable papel como centros exportadores de semillas foráneas.

Entre los años 1996 y 1999, un área de 3.000 ha cubierta por mosaicos de bosques mediterráneos (de *Pinus halepensis*, *Quercus ilex* y *Quercus X cerrioides*) y cultivos diversos situados en la comarca del Baix Llobregat, provincia de Barcelona, fue muestreada con el

objetivo de evaluar la incidencia de la colonización temprana por plantas alóctonas dispersables por aves. Paralelamente se muestrearon plazas y jardines públicos y privados de tres pueblos o pequeñas ciudades situados dentro del área de 3.000 ha (Abrera, Olesa de Montserrat y Esparreguera). Al igual que en el procedimiento de muestreo realizado en las grandes ciudades, todas las plántulas y plantas jóvenes (de hasta dos metros de altura) de especies autóctonas y alóctonas, que producen frutos carnosos, fueron contadas en cuadrantes de 1 x 1 m (Guix et al., 2000a).

Durante el período de estudio diez especies de aves fueron observadas consumiendo frutos carnosos de 12 especies de plantas en el interior de los tres pueblos. Siete especies de aves diseminaron semillas enteras a través de las heces o por medio de regurgitaciones (*Phoenicurus ochruros*, *Erithacus rubecula*, *Turdus merula*, *Sturnus vulgaris*, *S. unicolor*, *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala*). Dos especies se comportaron predominantemente como depredadoras de semillas (*Fringilla coelebs* y *Chloris chloris*) y una (*Passer domesticus*) se comportó como potencial dispersora de semillas de algunas especies (ej.: *Ficus carica*) y como depredadora de otras.

Las principales especies de plantas alóctonas (arqueófitas y neófitas), diseminables por aves, en los bosques cercanos fueron: *Celtis australis* (IP<sup>2</sup>=20,59), *Olea europaea* (IP<sup>2</sup>=6,06), *Solanum americanum* (IP<sup>2</sup>=3,31), *Phytolacca americana* (IP<sup>2</sup>=2,24) y *Pittosporum tobira* (IP<sup>2</sup>=1,24). En el caso de *Bryonia* cf. *dioica* (IP<sup>2</sup>=2,21) véase Volz & Renner, 2008. La mayoría de las especies de plantas alóctonas colonizadoras producen frutos carnosos en otoño o invierno, estaciones en las que las poblaciones o especies migrantes de aves frugívoras frecuentan más estos pueblos.

Por otra parte, especies de plantas autóctonas productoras de frutos carnosos fueron halladas en zonas urbanas de estos pueblos: *Rubus ulmifolius* (IP<sup>2</sup>=32,14), *Asparagus acutifolius* (IP<sup>2</sup>=16,83), *Rubia peregrina* (IP<sup>2</sup>=2,86), *Rhamnus alaternus* (IP<sup>2</sup>=2,62), *Smilax aspera* (IP<sup>2</sup>=2,00) (Guix et al., 2000a). Así pues, se puede deducir que los pueblos y las pequeñas ciudades mediterráneas también pueden intercambiar diásporas de plantas con áreas boscosas vecinas, exportando especies de plantas alóctonas e importando especies autóctonas por medio de la zoocoria.

### *Algunas consideraciones de carácter general*

Por lo general, la diversidad de especies de plantas que produce frutos carnosos, así como también de animales frugívoros que dispersan semillas es inversamente proporcional a la latitud y a la altitud. El número de especies de plantas foráneas invasoras o potencialmente dispersadas por animales sigue esta tendencia.

Las especies simpátricas de plantas nativas y foráneas que producen frutos carnosos con frecuencia compiten por sus potenciales diseminadores de semillas (mayoritariamente aves y mamíferos). Cuando las poblaciones migrantes de aves entran en las ciudades en busca de frutos carnosos de plantas alóctonas, las plantas autóctonas que habitan en los bosques y matorrales cercanos a las zonas urbanizadas, pierden parte de sus posibilidades de ser diseminadas en sitios en donde pueden colonizar exitosamente (ambientes naturales). Este efecto es contrarrestado por especies de aves (nativas y alóctonas) que actúan como depredadores de semillas de especies de plantas foráneas.

A pesar de asumirse que algunas de las semillas de especies alóctonas diseminadas por aves en áreas naturales pueden ser originarias también de plantas que crecen en la periferia de estas mismas áreas, la elevada frecuencia y abundancia de plántulas y plantas jóvenes nativas (y no plantadas por los humanos) en jardines y parques urbanos (ej.: *Rubus ulmifolius*, *Asparagus acutifolius*, *Rubia peregrina*, *Smilax aspera*, *Rhamnus alaternus*) sugiere que existe un continuo intercambio de semillas (por medio de la zoocoria) entre ambientes urbanos y ambientes naturales.

El elevado éxito de colonización de algunas especies de plantas alóctonas productoras de frutos carnosos en las áreas naturales mediterráneas (especies invasoras) puede afectar negativamente el éxito de reproducción (por competición con los polinizadores) y colonización (por competición con los diseminadores de semillas) de las plantas autóctonas.

Aparte del intercambio de plantas alóctonas y autóctonas entre los ambientes urbanos y los ambientes naturales más cercanos a estos, existe también la posibilidad de que las aves frugívoras migratorias que visitan ciudades y pueblos puedan transportar semillas alóctonas a ambientes naturales situados a largas distancias de los centros urbanos. En sus desplazamientos migratorios estas aves suelen hacer paradas en lugares con abundancia de

frutos carnosos. Estos lugares frecuentemente son zonas urbanas, periurbanas o jardines de casas rurales. Los datos referentes a las distancias recorridas por estas aves suelen ser proporcionadas por la red europea de estaciones de anillamiento de aves. Por ejemplo, en 2020, una *Sylvia atricapilla* anillada en Francia fue recuperada después de 542 días en Abrera (provincia de Barcelona), una localidad situada a 274 km de distancia del lugar donde había sido anillada; otro individuo de la misma especie anillado en Alemania fue recuperado después de 119 días en Abrera, a 970 km de distancia (X. Larruy, com. pers., 2020).

La dispersión de semillas por aves de las familias Sylviidae (*Sylvia* spp., en Eurasia) y Turdidae (en especial las especies del género *Turdus* a escala mundial) juega un papel esencial en la conectividad entre áreas relativamente aisladas y sus respectivos entornos. Algunas de las especies de aves frugívoras que visitan los centros urbanos situados en regiones mediterráneas de Europa (incluyendo diversas islas continentales) también suelen ser encontradas en el centro y en el norte de Europa y, en algunos casos, también en el norte y en el centro de África (ej.: *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala*).

### **La fragmentación forestal como fenómeno de insularidad artificial**

Se estima que existen cerca de 34,8 millones de fragmentos forestales repartidos por todo el mundo, cuyas superficies varían entre 1 hectárea y 680 millones de hectáreas. El 99,8% de los fragmentos tienen una superficie inferior a 1.000 ha, siendo el tamaño medio de todos los fragmentos de 132 ha (FAO & PNUMA, 2020).

La creciente deforestación en diversas regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica, África y Asia ha causado impactos medioambientales a diferentes escalas. Uno de los impactos más evidentes de este proceso de destrucción de bosques es la fragmentación de hábitats y la extinción (a escala local, regional o global) de numerosas especies de plantas y animales, lo que a su vez produce cambios en sus comunidades (Luther et al., 2020).

Antes del inicio de la colonización europea del Nuevo Mundo, diversos biomas forestales y de sabanas de Sudamérica estaban interconectados por medio de una extensa red de florestas ciliares que acompañaban a los grandes ríos. De este modo, la Mata Atlántica (*sensu lato*) tenía contacto con las florestas amazónicas, los cerrados, los bosques del Gran Chaco e incluso

con la Caatinga (Hueck, 1972). Gran parte de estas florestas ciliares fueron destruidas o drásticamente alteradas para dar lugar a pastizales y monocultivos. De hecho, los propios ambientes acuáticos de algunas grandes cuencas hidrográficas (ej.: la del Paraná) quedaron, en gran medida, fragmentadas para muchas especies de animales. Actualmente, una infinidad de presas y embalses impiden u obstaculizan el desplazamiento de peces y tortugas acuáticas, que de este modo no pueden remontar ya extensos tramos de los ríos.

La fragmentación de grandes superficies de florestas que anteriormente eran más o menos continuas induce a procesos de aislamiento total o parcial de las poblaciones de determinadas especies, tornándolas más vulnerables a las interferencias externas procedentes de los entornos (Haddad et al., 2015; Pardini et al., 2017). Pero ¿cómo esta insularidad artificial afecta a las redes de interacciones entre plantas y animales en los biotopos forestales? A parte de la reducción o extinción local de determinadas poblaciones de animales polinizadores o dispersores de semillas, uno de los impactos que se ha verificado en las últimas décadas es la invasión de numerosas especies de plantas foráneas en ambientes forestales.

El estado de São Paulo, sudeste de Brasil, ha sido una de las regiones de Sudamérica donde la fragmentación forestal ha incidido de forma más acusada. La deforestación masiva, iniciada durante el período de colonización europea (del siglo XVI a comienzos del siglo XIX), tuvo un rápido incremento con el avance de las primeras líneas férreas hacia el interior de este estado y la implantación de los cultivos del café, sobre todo entre mediados del siglo XIX y el inicio del siglo XX. Como resultado de este proceso, actualmente las áreas remanentes de florestas en muchos casos se encuentran separadas entre ellas por cultivos y pastizales.

En 1988 se empezaron a monitorear algunas decenas de fragmentos de florestas nativas repartidos por el estado de São Paulo con el fin de recoger datos sobre frugivoría y dispersión de semillas (Guix, 1996; Guix, 2000). Con los años, nuevos fragmentos forestales fueron añadidos al estudio, sobre todo en la cordillera atlántica (Serra do Mar), en el borde del altiplano y en la Serra da Mantiqueira, mientras que otros de pequeñas dimensiones fueron destruidos por la acción humana (deforestación, incendios) (Guix et al., 2018). Hasta el año 2020 se han podido recoger, de forma continuada o intermitente, datos referentes a 103 fragmentos de vegetación forestal nativa en este estado (zona continental). Estos fragmentos están formados por florestas lluviosas costeras, florestas subtropicales (o mesófilas

semideciduas) y florestas de transición entre ambos tipos (Hueck, 1972); son de dimensiones muy variadas (entre 3 y 140.000 hectáreas), contienen florestas en diferentes estadios de sucesión ecológica (desde bosques secundarios jóvenes, secundarios avanzados a maduros), y se encuentran a altitudes de entre 0 y 2.400 m.

Los datos sobre frugivoría y dispersión de semillas que se han podido recoger en estos fragmentos, provienen de observaciones directas, análisis de heces de animales, censos de vertebrados, muestreos de plantas en transectos y cuadrantes, trampeo fotográfico y trampeo de huellas (en este último caso, exclusivamente de mamíferos).

En la mayoría (95,1%) de estos fragmentos continentales no se ha detectado, como mínimo, una de las especies animales potencialmente dispersoras de semillas grandes (de más de 19 mm de diámetro) de las esperadas para la zona, debido, probablemente, a extinciones locales causadas por la caza furtiva. Entre estas especies aparentemente ausentes se encuentran el tapir (*Tapirus terrestris*) y el muriqui (*Brachyteles arachnoides*). En las áreas de florestas más extensas (como es el caso del Mosaico de Paranapiacaba, con más de 140.000 ha), con frecuencia el muriqui y otras especies de primates arborícolas no pueden desplazarse a la mayor parte de otros fragmentos cercanos, por la existencia de interrupciones de diversa orden en la continuidad de las florestas nativas (áreas deforestadas, plantaciones de eucaliptos y *Pinus*, carreteras, autopistas, etc.). Por otra parte, el tapir (la especie de vertebrado silvestre de mayor tamaño del estado de São Paulo que dispersa semillas) tan solo llega a hacer incursiones de hasta como máximo 2-3 km de distancia del límite forestal (siempre de florestas nativas) más cercano.

Hasta el año 2017, muchas de las semillas medianas y grandes de varios de estos fragmentos eran dispersadas por monos aulladores (*Alouatta guariba clamitans* en las sierras situadas en la porción oriental del estado y *Alouatta caraya* en la porción más occidental). Sin embargo, el brote de fiebre amarilla que afectó el estado de São Paulo en 2017 y 2018 (Cunha et al., 2019) diezmo diversas poblaciones de aulladores, especialmente de *Alouatta guariba clamitans* (figura 6).

Otras especies de primates arborícolas dispersoras de semillas, como *Sapajus nigritus* y *Callicebus nigrifrons*, suelen ser encontradas también en fragmentos forestales medianos y pequeños en sus respectivas áreas de distribución potencial, pero con frecuencia estas

pequeñas poblaciones se encuentran aisladas en dichos fragmentos o en pequeños grupos de fragmentos conectados por corredores ecológicos. Una situación similar se verifica con las poblaciones de agutíes (*Dasyprocta leporina* y *D. azarae*) en sus respectivas áreas de distribución potencial.

En el estado de São Paulo se han catalogado ya 38 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae *sensu lato* (Vivo et al., 2010), la mayoría de las cuales se alimentan, en mayor o menor medida, de frutos canosos. Estos murciélagos pueden transportar semillas pequeñas (ej.: *Cecropia* spp., Urticaceae; *Solanum* spp., Solanaceae; *Ficus* spp., Moraceae; diversas especies de la familia Piperaceae) en el interior del tracto digestivo (endozoocoria), entre fragmentos forestales próximos, pero no se ha detectado aún el transporte de frutos y semillas grandes (ej.: por medio de la exozoocoria) entre áreas relativamente distantes.



Figura 6. Los monos aulladores (*Alouatta* spp.; Atelidae) son unos de los principales dispersores de semillas medianas y grandes en los fragmentos forestales de sudeste y del sur de Brasil, incluso en aquellos de reducidas dimensiones. En la foto: *Alouatta guariba clamitans* en la Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo (Foto: Renato Paiva).

En cuanto a las aves frugívoras dispersoras de semillas medianas y de algunas grandes, su situación es similar a la de muchos mamíferos: *Pipile jacutinga* se encuentra ausente en la mayoría de los fragmentos monitoreados en su área de distribución potencial, mientras que las poblaciones de *Penelope obscura bronzina* y de *Penelope superciliaris*, especies de crácidos más frecuentes en los fragmentos pequeños y medianos que la anterior, muchas veces se encuentran aisladas por barreras formadas por cultivos y pastizales.

Entre las especies de tucanes y tucancillos de la zona oriental del estado, *Ramphastos vitellinus ariel*, *R. dicolorus* y *Selenidera maculirostris* (Ramphastidae) son las más forestales y no suelen incursionar a largas distancias fuera del ámbito de los bosques. Por otro lado, *Ramphastos toco* y *Pteroglossus aracari*, del altiplano y la zona occidental del estado, habitan zonas de mosaicos de florestas y áreas con vegetación abierta, y dispersan semillas entre algunos de los fragmentos forestales. Además de semillas pequeñas, estas especies también son capaces de dispersar semillas medianas e incluso (como en el caso de *R. toco*) algunas relativamente grandes.

Entre los cotíngidos, *Pyroderus scutatus* y *Procnias nudicollis* también visitan fragmentos forestales relativamente aislados y son capaces de dispersar semillas medianas (sobre todo en la zona oriental del estado). Sin embargo, se ha constatado que las aves paseriformes más pequeñas (frugívoras o frugívoro-insectívoras) son las que dispersan más semillas (la mayoría de pequeñas dimensiones) entre los fragmentos forestales; ej.: *Tangara* spp., *Tachyphonus* spp. (Thraupidae), varias especies de Tyrannidae y, muy especialmente *Turdus* spp. (Turdidae).

### Dinámica de parches

Muchas de las áreas forestales que acusaron el impacto de la deforestación antrópica están compuestas por parches de fragmentos de bosques, de tamaños muy variados y en diferentes estadios de sucesión ecológica, y áreas con vegetación abierta (mayoritariamente pastos con diferentes tipologías estructurales y cultivos diversos). El tamaño de los fragmentos y su distribución en el espacio son factores que influyen en la permeabilidad ecológica de este conjunto. Por lo general, los fragmentos forestales más grandes presentan una mayor diversidad y estabilidad (Hill & Curran, 2003; Liu et al., 2019). Por otra parte, sería de esperar también que los fragmentos forestales pequeños pero cercanos a fragmentos grandes tuvieran una diversidad mayor que aquellos de un tamaño similar pero alejados de cualquier fragmento extenso. Esta premisa se basa en una especie de “efecto proximidad” o “de contagio”. Así pues, un fragmento pequeño tendría más posibilidades de ser visitado por un mayor número de animales frugívoros de tamaño variado y, por tanto, de recibir aportaciones de un mayor número de semillas distintas si se encuentra cerca de un área con redes de interacciones animal-planta más diversificadas. Siguiendo el hilo de esta premisa, un fragmento pequeño y próximo a un gran fragmento tendría una regeneración forestal más diversa que otro situado lejos de cualquier gran fragmento.

La mayoría de las áreas naturales protegidas de florestas repartidas por las zonas tropicales y subtropicales del mundo son fragmentos grandes o medianos (por encima de la media mundial de 132 ha por fragmento) o mosaicos de fragmentos forestales de dimensiones variadas. Muchos de los impactos sufridos por estas áreas de bosques provienen de zonas situadas fuera de su ámbito (frecuentemente de su entorno y de otras áreas) (Laurance et al., 2012). Este hecho resulta bastante evidente al constatar que todos los fragmentos forestales monitoreados en el estado de São Paulo (desde los más pequeños a los más grandes) contienen especies de plantas foráneas zoócoras colonizando sus márgenes e incluso en el interior de los mismos. De este modo, especies como *Coffea arabica*, *C. robusta* (Rubiaceae), *Eriobotrya japonica* (Rosaceae), *Morus nigra* (Moraceae), *Hedychium coronarium*

(Zingiberaceae), *Musa ornata* (Musaceae) y *Livistona* spp. (Arecaceae) pueden ser desde frecuentes a localmente abundantes en estas florestas (Guix, 1996; 2000). Muchas de estas y otras plantas han sido dispersadas en los fragmentos por animales frugívoros (especialmente por especies de aves paseriformes) desde sus respectivos entornos y varias se han convertido en invasoras.

En las últimas décadas, varios autores han puesto de manifiesto el progresivo proceso de defaunación de las florestas remanentes del sudeste de Brasil y la consecuente simplificación de las redes de interacciones mutualistas entre animales y plantas (Guix, 1996; Bello et al., 2015; Galetti et al., 2015; Sousa & Srбек-Araujo, 2017; Bogoni et al., 2018; Emer et al., 2019; Carreira et al., 2020). La caza furtiva ha sido la principal causa del empobrecimiento faunístico en lo que queda del bioma de la Mata Atlântica brasileña, uno de los últimos reductos para numerosas especies de animales y plantas en peligro de extinción. Aparte de la caza, este bioma ha sido también degradado por otras actividades humanas, tales como la deforestación, la tala selectiva de palmeras juçara (*Euterpe edulis*) y árboles, la minería clandestina y la invasión de especies de plantas foráneas.

La mayor parte de la superficie de estas florestas remanentes está formada por *Unidades de Conservação* (UC), es decir, áreas naturales con distintos niveles de protección ambiental de acuerdo con la legislación vigente en Brasil (año 2021). En general, la presión humana sobre estas UC, procedente sobre todo de sus respectivos entornos, es muy grande. Así pues, es necesario y urgente dotar a los organismos públicos responsables de la protección y la gestión de estas áreas de mejores medios para que puedan conservar la extraordinaria diversidad biológica que albergan. Así mismo, es necesario implantar programas continuados de educación ambiental con las comunidades humanas que habitan en el entorno de las florestas remanentes, así como proyectos agroalimentarios y ecoturísticos que permitan a gran parte de sus habitantes ser partícipes en la conservación de estos ecosistemas (Guix et al., 2002).

## **Agradecimientos**

A Isabel Cruz Alves, Renato Paiva, Marc Martín, Gonçalo Ferraz de Oliveira, Werner C.A. Bokermann, Lluís Jover, Xavier Ruiz, Ramón Margalef, Francesc Llimona, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López Mercader. A Diana Mota y Noemí Cortés por la revisión del castellano. A todos los trabajadores de las áreas naturales protegidas citadas en esta publicación.

## Referencias bibliográficas

- Anthelme, F.; Jacobsen, D.; Macek, P.; Meneses, R.I.; Moret, P.; Beck, S. & Dangles, O. 2014. Biodiversity patterns and continental insularity in the tropical High Andes. *Artic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 811-828. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.811>
- Auffret, A.G.; Berg, J. & Cousins, S.A.O. 2014. The geography of human-mediated dispersal. *Diversity Distrib.* 20: 1450-1456.
- Bello, C.; Galetti, M.; Pizo, M.A.; Magnago, L.F.S.; Rocha, M.F.; Lima, R.A.F.; Peres, C.A.; Ovaskainen, O. & Jordano, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Sci. Adv.* 1: DOI:10.1126/sciadv.1501105
- Besnard, G.; Kladari, B.; Baradat, P. & Bervillé, A. 2002. *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theoretical and Applied Genetics* 104: 1353-1361. <https://doi.org/10.1007/s00122-001-0832-x>
- Bogoni, J.A.; Pires, J.S.R.; Graipel, M.E.; Peroni, N. & Peres, C.A. 2018. Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammals fauna? *PLoS ONE* 13(9): e0204515. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204515>
- Bubb, P.; May, I.; Miles, L. & Sayer, J. 2004. *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC Biodiversity Series nº 20. Cambridge, UK. 32 p.
- Carreira, D.C.; Dáttilo, W.; Bruno, D.L.; Percequillo, A.R.; Ferraz, K.M.P.M.B. & Galetti, M. 2020. Small vertebrates are key elements in the frugivory networks of a hyperdiverse tropical forest. *Scientific Reports* 10: 10.10594. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67326-6>
- Chaves, M.E. et al., 2012. Bats (Mammalia: Chiroptera) from Guarulhos, state of São Paulo, Brazil. *Check List* 8: 1117-1121.
- Collar, N.J. 2005. Family Turdidae (Thrushes). Pp. 514-807. In: *Handbook of the birds of the World. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes* (del Hoyo, J.; Elliott, A. & Christie, D.A., eds.). Lynx Edicions. Barcelona. 895 p.
- Cunha, M.P. et al. 2019. Origin of the São Paulo yellow fever epidemic of 2017-2018 revealed through molecular 20418 analysis of fatal cases. *Scientific Reports* 9: 20418. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56650-1>
- Drake, D.R.; Mulder, C.P.H.; Towns, D.R. & Daugherty, C.H. 2002. The biology of insularity: an introduction. *Journal of Biogeography* 29: 563-569.
- Esgario, C.P.; Ribeiro, L.F. & Silva, A.G. 2008. O Alto Misterioso e a vegetação sobre rochas em meio à Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil. *Natureza on line* 6: 55-62. <http://www.naturezaonline.com.br>
- Ecseri, K. & Honfi, P. 2020. Comparision of European Archaeophyte lists in the light of distribution data. *Natulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 47(4): 480-491. DOI: 10.15835/nhha48111812

- Emer, C.; Galetti, M.; Pizo, M.A.; Jordano, P. & Verdú, M. 2019. Defaunation precipitates the extinction of evolutionary distinct interactions in the Anthropocene. *Sci. Adv.* 5. DOI: 10.1126/sciadv.aav6699
- FAO & PNUMA, 2020. *El estado de los bosques del mundo 2020. Los bosques, la biodiversidad y las personas*. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca8642es>
- Fernández-Palacios, J.M.; Otto, R.; Thebaud, C. & Price, J. 2014. Overview of habitat history in subtropical oceanic island summit ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 801-809.
- Folch, R. et al. 1995. Tundra i insularitat (vol. 9). In: *Biosfera. Els humans en els àmbits ecològics del món*. Enciclopèdia Catalana. Barcelona. 480 p.
- Galetti, M.; Bovendorp, R.S. & Guevara, R. 2015. Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Global Ecology and Conservation* 3: 824-830. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2015.04.008>
- Girón, I.G. & García, F.M. 2018. Threat and protection status analysis of the alpine flora of the Pyrenees. *Mediterranean Botany* 39: 129-150. <http://dx.doi.org/10.5209/MBOT.60780>
- Guix, J.C.C. 1988 - Sabiás como Potenciais Disseminadores de Plantas Introduzidas na Cidade de São Paulo. *Ciência e Cultura* (Suplemento), 38(7): 1009. São Paulo.
- Guix, J.C. 1995. *Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil*. PhD Thesis. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Guix, J.C. 1996. Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Col·lecció de Tesis Doctorals Microfitxades núm. 2798*. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Guix, J.C. 2000. Seed dispersal and colonization of allochthonous fleshy fruiting species in forest fragments of SE Brazil. In: *I Simpósio sobre Espécies Exóticas*. Liga para a Protecção da Natureza. Pp. 17-18. Lisboa.
- Guix, J.C. 2002. The Paranapiacaba fragment as a key area in the conservation of the Brazilian Atlantic rainforest. Chapter 16 (Pp. 207-217). In: *Censuses of vertebrates in a Brazilian Atlantic rainforest area: the Paranapiacaba fragment* (Mateos, E.; Guix, J.C.; Serra, A. & Pisciotta, K., eds.). Centre de Recursos de Biodiversitat Animal. Universitat de Barcelona. Barcelona. 217 p.
- Guix, J.C. 2004. An annotated list of birds in three parks of São Paulo city, SE Brazil, with observations on their feeding habits. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 7: 1-25.
- Guix, J.C. 2007. The role of alien plants in the composition of fruit-eating bird assemblages in Brazilian urban ecosystems. *Orsis* 22: 87-104.
- Guix, J.C. 2008. Iron, fire and sheep: their effects on the Holocene expansion of open vegetation in the Iberian Peninsula. *Revista d'Arqueologia de Ponent* 18: 139 -145.

Guix, J.C.; Ruiz, X. & Martín, M. 2000a. Towns as centers of alien seed exportation to Mediterranean natural areas. In: *I Simpósio sobre Espécies Exóticas*. Liga para a Protecção da Natureza. Pp. 15-16. Lisboa.

Guix, J.C.; Ruiz, X. & Oliveira, G.F. de 2000b. Large cities can export seeds of alien species to Mediterranean natural areas. In: *I Simpósio sobre Espécies Exóticas*. Liga para a Protecção da Natureza. 16 p. Lisboa.

Guix, J.C.; Ruiz, X.; Martín, M. & Ferraz de Oliveira, G. 2003. Intercambio de plantas alóctonas y autóctonas entre áreas urbanas y áreas naturales: el papel de la zoocoria. Pp. 188-189 In: *Contribuciones al conocimiento de las especies exóticas invasoras* (Capdevila-Argüelles, L.; Zilletti, B. & Pérez Hidalgo, N., coords.). Grupo Especies Invasoras Ed. G.E.I., Serie Técnica nº 1. Libro de resúmenes del I Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras EEI 2003. León.

Guix, J.C.; Conforti, T.; Pisciotto, K.; Alves, I.C.; Souza, F.; Cuevas, A.; Beisiegel, B.; Chiaretti, H. & Mañosa, S. 2018. *Interações mutualísticas entre animais e plantas no entorno do Parque Estadual Intervales (SP)*. Projeto Piloto. Universitat de Barcelona / Fundação Florestal / SCEA / Universidade Federal de Mato Grosso do Sul / FLONA Capão Bonito. 23 p.

Haddad, N.M. et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1; e1500052. DOI: 10.1126/sciadv.1500052.

Hessen, D.O.; Jensen, T.C. & Walseng, B. 2019. Zooplankton diversity and dispersal by birds; Insights from different geographical scales. *Front. Ecol. Evol.* 7: 74. DOI: 10.3389/fevo.2019.00074

Hill, J.L. & Curran, P.J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30: 1391-1403.

Hueck, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica* (Trad. Hans Reichardt). Ed. Universidade de Brasília – Ed. Polígono. São Paulo.

Imhoff, M.L.; Zhang, P.; Wolfe, R.E. & Bounoua, L. 2010. Remote sensing of the urban heat island effect across biomes in the continental USA. *Remote Sensing of Environment* 114: 504-513. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.10.008>

Jover, L. 1989. *Nuevas aportaciones a la tipificación trófica poblacional: el caso de Rana perezi en el Delta del Ebro*. Tesis Doctoral. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Barcelona.

Kowalczyk, R.; Krasinska, M.; Kaminski, T.; Górný, M.; Strus, P.; Hofman-Kaminska, E. & Krasinski, Z.A. 2013. Movements of European bison (*Bison bonasus*) beyond the Białowieża Forest (NE Poland): range expansion or partial migrations? *Acta Theriol.* 58: 391-401. DOI: 10.1007/s13364-013-0136-y

Laurance, W.F. et al. 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected áreas. *Nature* 489: 290-294. doi: 10.1038/nature11318

- Lima, R.A.F.; Dittrich, V.A.O.; Souza, V.C.; Salino, A.; Breier, T.B. & Aguiar, O.T. 2011. Flora vascular do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop.* 11: 173-214.
- Liu, J.; Coomes, D.A.; Hu, G.; Liu, J.; Yu, J.; Luo, Y. & Yu, M. 2019. Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *Journal of Ecology* 107: 582-594.
- Luther, D.A.; Cooper, W.J.; Wolfe, J.D.; Bierregaard Jr., R.O.; Gonzalez, A. & Lovejoy, T.E. 2020. Tropical fragmentation and isolation; Is community decay a random process? *Global Ecology and Conservation* 23: e01168. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01168>
- Matarazzo-Neuberger, W.M. 1995. Comunidades de aves de cinco parques e praças da Grande São Paulo, Estado de São Paulo. *Ararajuba* 3: 13-19.
- Méio, B.B.; Freitas, C.V.; Jatobá, L.; Silva, M.E.F.; Ribeiro, J.F. & Henriques, R.P.B. 2003. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado *sensu stricto*. *Revista Brasil. Bot.* 26: 437-444.
- Nunes, H.; Rocha, F.L. & Cordeiro-Estrela, P. 2017. Bats in urban areas of Brazil: roosts, food resources and parasites in disturbed environments. *Urban Ecosyst.* 20: 953-969. DOI: 10.1007/s11252-016-0632-3
- Pardini, R.; Nichols, E. & Püttker, T. 2017. Biodiversity response to habitat loss and fragmentation. *Encyclopedia of the Anthropocene*. 1-11. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09824-9>
- Pompeu, P.V.; Fontes, M.A.L.; Santos, R.M.; Garcia, P.O.; Batista, T.A.; Carvalho, W.A.C. & Oliveira Filho, A.T. 2014. Floristic composition and structure of an upper montane cloud forest in the Serra da Mantiqueira mountain range of Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28: 456-464. DOI: 10.1590/0102-33062014abb3239
- Preston, C.D.; Pearman, D.A. & Hall, A.R. 2004. Archaeophytes in Britain. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 257-294.
- Purificação, K.N.; Pascotto, M.C.; Pedroni, F.; Pereira, J.M.N.; Lima, N.A. 2014. Interações entre aves e plantas em formações savânicas e florestas do Cerrado. *Biota Neotropica* 14(4): e20140068. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-06032014006814>
- Scheer, M.B. & Moco-chinski, A.Y. 2016. Upper montane grassland structure within six subranges of Serra do Mar, southern Brazil. *Hoehnea* 43: 401-435. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-90/2015>
- Schunck, F. & Alves, Â. R. 2020. Jacques Cousteau: a importância de um parque urbano para a conservação das aves do município de São Paulo, sudeste do Brasil. *Atualidades Ornitológicas* 215: 47-66.
- Sick, H. 1985. *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Vols. 1 e 2. Editora Universidade de Brasília. Brasília. 827 p.
- Silva, J.M.C. da & Bates, J.M. 2002. Biogeography patterns and conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna hotspot: The Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most

threatened on the continent. *BioScience* 52: 225-234. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)

Schofield, K.A.; Alexander, L.C.; Ridley, C.E.; Vanderhoof, M.R.; Fritz, K.M.; Autrey, B.C.; DeMeester, J.E.; Kepner, W.G.; Lane, C.R.; Leibowitz, S.G. & Pollard, A.I. 2018. Biota connect aquatic habitats throughout freshwater ecosystems mosaics. *Journal of American Water Resources Association (JAWRA)* 1-28. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12634>

Snow, B. & Snow, D. 1988. *Birds and berries. A study of an ecological interaction*. T & A D Poyser. Calton. 268 p.

Sousa, J.A.C. & Srbek-Araujo, A.C. 2017. Are we headed towards the defaunation of the last large Atlantic Forest remnants? Poaching activities in one of the largest remnants of the Tabuleiro forests in southeastern Brazil. *Environ. Monit. Assess.* 189: 129. DOI: 10.1007/s10661-017-5854-1

Turner, D.A. 1997. Family Musophagidae (Turacos). Pp. 480-506. In: *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 4. (del Hoyo, J.; Elliott, A. & Sargatal, J. eds.). Lynx Edicions. Barcelona.

Viana, D.S.; Santamaría, L.; Michot, T.C. & Figuerola, J. 2013. Allometric scaling of long-distance seed dispersal by migratory birds. *The American Naturalist* 181: 649-662. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/670025>

Viana, D.S.; Gangoso, L.; Bouten, W. & Figuerola, J. 2016. Overseas seed dispersal by migratory birds. *Proc. R. Soc. B.* 283: 20152406 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2406>

Villamarín, C.; Reiradevall, M. & Pratt, N. 2020. Macroinvertebrate diversity patterns in tropical highland Andean rivers. *Limnetica* 39: 677-691. DOI: 10.23818/limn.3944

Vivo, M. de; Carmignotto, A.P.; Gregorin, R.; Hingst-Zaher, E.; lack-Ximenes, G.E.; Miretzki, M.; Percequillo, A.R.; Rollo, M.M.; Rossi, R.V. & Taddei, V.A. 2010. Checklist dos mamíferos do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop.* 11 (Supl.1): 111-131.

Volz, S.M. & Renner, S.S. 2008. Hybridization, polyploidy, and evolutionary transitions between monoecy and dioecy in *Bryonia* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* 95: 1297-1306.

Yang, J.; Wang, Y.; Xiu, C.; Xiao, X.; Xia, J. & Jin, C. 2020. Optimizing local climate zones to mitigate urban heat island in human settlements. *Journal of Cleaner Production* 275: 123767. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.123767>

Walker, R.T. 2021. Collision course: development pushes Amazonia toward its tipping point. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development* 63(1): 15-25. DOI: 10.1080/00139157.2021.1842711

Zietsman, M.Y.; Montaldo, N.H. & Devoto, M. 2019. Plant-frugivore interactions in an urban nature reserve and its nearby gardens. *Journal of Urban Ecology* 5(1): 1-9. DOI: 10.1093/jue/juz021

Zorzanelli, J.P.F.; Zorzanelli, R.F.; Manhães, L.P. & Kunz, S.H. 2016. First records of *Ilex taubertiana* (Aquifoliaceae) in Espírito Santo state, Brazil. *Rev. Cienc. Agrar.* 58: 451-454. <http://dx.doi.org/10.4322/rca.2014>