

P u b l i c a c i o n s d e l
Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Volum 14, 2021

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

VIII. Antropocoria: plantas y hongos

Juan Carlos Guix



Interacciones mutualistas entre animales y plantas

VIII. Antropocoria: plantas y hongos

Juan Carlos Guix

Coordinador del Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org

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

Abril, 2021

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/crba

Guix, J.C. 2021. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. VIII. Antropocoria: plantas y hongos. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 14, 30 pp.

Portada: Prado utilizado para el pastoreo de vacas y caballos en una cumbre montañosa de los Pirineos catalanes. Foto: Juan Carlos Guix.

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

VIII. Antropocoria: plantas y hongos

Juan Carlos Guix

Los humanos podemos diseminar, de forma inadvertida, diferentes tipos de diásporas de plantas y hongos a largas distancias. Los grandes mamíferos herbívoros domesticados frecuentemente también ejercen de vectores de dispersión de esporas y semillas, de forma que la asociación ganado-humanos ha contribuido a cambiar los paisajes a escala global.

Procesos de dispersión de hongos y plantas

Los humanos somos actualmente la principal especie dispersora de semillas a escala mundial. La dispersión de diásporas vegetales por el *Homo sapiens* (antropocoria)¹ puede tener lugar de varias maneras y, en los últimos años, diversos autores se han esforzado en subdividirlos en categorías. En este sentido, se suelen utilizar los términos antropocoria activa (transporte intencional) y antropocoria pasiva (transporte no intencional; por ejemplo, en el pelo, en la ropa o en el interior del tracto digestivo). Sin embargo, como veremos en los próximos capítulos, la intencionalidad en el transporte de semillas por parte de los humanos no implica necesariamente la voluntad de dispersarlas con éxito. Es decir, los humanos (así como otras especies animales) podemos transportar semillas deliberadamente sin que esto suponga la supervivencia de estas diásporas. Así pues, a *grosso modo* se podrían considerar también dos grandes grupos de procesos relacionados con la antropocoria. El primero se relaciona con la idea de “difusión cultural” y va ligado a la intencionalidad final de que las diásporas vegetales de algún modo sobrevivan y se propaguen (Fort, 2015). En esta categoría se incluye el cultivo (con una preparación previa del terreno) o el simple acto de arrojar semillas en un lugar no preparado previamente con la intención de que germinen y se desarrollen. El segundo grupo incluiría

¹ Antropocoria es la dispersión de diásporas vegetales y fúngicas por los humanos. Algunos autores también incluyen la dispersión antrópica de animales en esta definición.

a aquellos tipos de transporte de diásporas que no implican la intención premeditada de que la planta sobreviva. Así pues, en el ámbito de este capítulo no se han considerado los procesos directamente relacionados con la difusión cultural, como la agricultura, la jardinería o la dispersión asistida. Bajo este mismo criterio, tampoco se consideran aquí los procesos relacionados con el cultivo de hongos.

Recolección y diseminación de hongos silvestres

La recolección de hongos silvestres es una práctica muy extendida por diversas regiones del mundo (Fidalgo, 1965; Fidalgo & Prance, 1976; Prance, 1984; Fidalgo & Porroca, 1986; Góes-Neto & Bandeira, 2003; Ruán-Soto et al., 2006). La finalidad primordial de este tipo de recolección es el consumo humano, sea como alimento, como condimento o a veces también como fuente de sustancias medicinales y psicoactivas.

En España y otras regiones de Europa, la recolección de hongos silvestres con finalidades alimentarias tiene una considerable importancia a nivel social, aunque se carece de datos estadísticos fiables que permitan evaluar su amplitud e impacto económico (Balteiro, 2015).

El simple acto de recolectar estructuras de hongos que crecen en la superficie del suelo o sobre vegetales frecuentemente tiene como consecuencia la dispersión de esporas a escala reducida. Si, además, el transporte de las estructuras aéreas de los hongos se hace en determinadas condiciones (por ejemplo, en el interior de cestos de mimbre o de otro tipo de recipientes que no se encuentren herméticamente cerrados), la dispersión de las esporas normalmente se produce a distancias mayores.

Tan solo en Catalunya (32.108 km²) es posible encontrar decenas de setas silvestres aptas para el consumo humano, una veintena de las cuales son recolectadas de forma habitual en los bosques nativos. Entre los más populares de estos hongos comestibles se encuentran el rovelló o guíscalo (*Lactarius sanguifluus*), el pinatell o níscolo (*Lactarius deliciosus*) y el cep o boleto (*Boletus edulis*).

Gran parte de los hongos comestibles de suelo son micorrícicos, es decir, viven en simbiosis con las raíces de determinadas plantas. Las trufas (género *Tuber*), por ejemplo, se encuentran frecuentemente asociadas a las encinas, los robles, los castaños y los nogales. Las esporas de estos tipos de hongos suelen ser diseminadas en el medio natural por animales (invertebrados y vertebrados), adheridas en la superficie de los exoesqueletos de insectos, en el plumaje o el pelaje de aves y mamíferos o en el interior del tracto digestivo (Cázares & Trappe, 1994; Lilleskov & Bruns, 2005; Peay & Bruns, 2014).

De forma similar, los humanos también podemos diseminar esporas de hongos que se adhieren en el pelo, en la ropa o en la suela de los zapatos, e incluso en el interior del tracto digestivo cuando consumimos frutos, semillas y otras partes de los vegetales que no han sido cocidos o procesados. Por otra parte, el transporte de tierra vegetal, troncos muertos y plantas enteras, así como de animales, contribuye de forma significativa a la propagación de numerosas especies de hongos a largas distancias, incluyendo a aquellas que son micorrícicas (Golan & Pringle, 2017).

Micofagia y zoocoria

Las esporas fúngicas pueden ser transportadas a largas distancias por aves migratorias. Entre las especies fúngicas más abundantes halladas en 216 aves migratorias mediterráneas, se encuentran *Cladosporium cladosporioides*, *Alternaria alternata* y *Aspergillus niger* (Alfonzo et al., 2013). Cabe destacar también que la micofagia o fungivoría (el consumo de hongos) por roedores, jabalíes y otros grupos de mamíferos silvestres (figura 1) desempeña un papel primordial en la dispersión de los hongos hipogeos y epigeos (véase, por ejemplo, Stephens & Rowe, 2020).

El hecho de que los animales frugívoros y granívoros puedan diseminar hongos micorrícicos a largas distancias hace que el estudio y el conocimiento de las redes de interacciones mutualistas gane una nueva dimensión.

En el Nuevo Mundo también se ha documentado la dispersión de esporas de hongos micorrícicos por roedores, armadillos e incluso por jabalíes introducidos en bosques y matorrales neotropicales (Soterias et al., 2017).

Los hongos micorrícicos habitan en los bosques nativos de diversas partes del mundo e incluso también se establecen con éxito en bosques de parques urbanos donde antes de su implantación no existía árbol alguno. De hecho, los hongos micorrícicos pueden llegar a prosperar en este tipo de ambientes. Así pues, en un estudio comparativo realizado en 41 parques urbanos y 5 bosques naturales en el sur de Finlandia, se constató que los parques urbanos albergaban comunidades fúngicas ricas y diversas (Hui et al., 2017). Cabe recordar que los hongos micorrícicos no solo habitan los bosques, sino que viven también en ambientes muy diversos, tales como sabanas, matorrales y pastizales, y que interactúan con una gran variedad de plantas arbustivas y herbáceas.



Figura 1. Numerosas especies de mamíferos carnívoros, como el zorro cangrejero (*Cerdocyon thous*), pueden dispersar esporas de hongos adheridas en su pelaje, en las heces, y, al alimentarse de pequeños roedores, incluso pueden actuar como dispersores secundarios de hongos (Foto: Renato Paiva).

Cabe destacar que el fuego es también un importante mecanismo de dispersión de esporas de hongos. Los incendios forestales suelen producir corrientes de convección que transportan partículas, esporas de hongos y semillas a grandes distancias (Golan & Pringle, 2017).

Recolección y diseminación de semillas y frutos silvestres

La recolección y el transporte de frutos y semillas por humanos ha sido una importante forma de dispersión de diásporas vegetales en diversas regiones del mundo. Sin embargo, una parte significativa de los estudios sobre las redes de interacciones plantas-animales no ha tenido en cuenta el papel de la antropocoria. Un ejemplo de ello es el de la diseminación de determinadas especies de *Cycas* (Cycadaceae) que producen semillas grandes.

Las cícadas (Cycadopsida: Cycadales) son el grupo de plantas vivientes más antiguo que producen semillas, habiendo sido documentados fósiles de cerca de 270 millones de años de antigüedad. Las cerca de 300 especies pertenecientes a este grupo que existen actualmente están repartidas por diferentes regiones del mundo y habrían surgido y evolucionado en los últimos millones de años (Nagalingum et al., 2011; Condamine et al., 2015). La fertilización de los óvulos de las especies actuales depende en gran medida de determinados insectos polinizadores (Condamine et al., 2015), mientras que el transporte de sus semillas (dado sus características) depende también de los animales que sean capaces de transportarlas.

En Australia habitan 76 especies y subespecies de cícadas divididas en cuatro géneros y tres familias (Hill, 2003). Con la extinción de gran parte de las especies pleistocénicas de grandes herbívoros australianos que probablemente dispersaban sus semillas, muchos biólogos se han preguntado, ¿cómo han podido sobrevivir (e incluso colonizar nuevos ambientes) estas especies?

Dado que las semillas de *Cycas* suelen presentar concentraciones apreciables de azoxyglycosidas (especialmente la cicasina) y otras sustancias potencialmente tóxicas, al

analizar esta cuestión se descartó, *a priori*, un posible papel de los humanos como diseminadores de estas diásporas vegetales (figura 2). Sin embargo, en la década de 1990, se descubrió que algunas comunidades de aborígenes no solo recolectaban estas semillas, sino que también las consumían. Por ejemplo, determinadas poblaciones de aborígenes se alimentan regularmente de semillas de *Cycas angulata* previamente procesadas (Beck, 1992). Más tarde, se prestó especial atención a un dato que había pasado desapercibido: diversos yacimientos arqueológicos aborígenes de Australia contenían restos de semillas grandes, no solo de *Cycas*, sino también de otras especies de plantas tóxicas (Asmussen, 2011).

Así pues, el hecho de que las semillas de una especie de planta sean potencialmente tóxicas para los humanos no significa necesariamente que no puedan ser recolectadas en el medio natural para usarse como medicamento (en concentraciones muy bajas), como material de artesanía e incluso, en algunos casos también, como alimento. De este modo, diversas culturas han perfeccionado métodos de procesado de las semillas que han posibilitado su consumo (Nagalingum et al., 2011).



Figura 2. Las semillas de *Cycas revoluta*, una gimnosperma de la familia Cycadaceae, están compuestas por abundante endosperma envuelto por recubrimientos carnosos y nutritivos de color rojo anaranjado. Estas semillas no flotan en el agua y no soportan la inmersión en agua salada por mucho tiempo, por lo que se considera que no son dispersadas por las corrientes marinas. Cada recuadro en la escala equivale a 50 mm (Fotos: Proyecto Neopangea).

En general, el tipo de interacciones que se establecen entre las plantas que producen frutos y los humanos es similar al de estas plantas con otros animales frugívoros: las plantas ofrecen “paquetes de alimento” (pulpa y/o semillas nutritivas) a los animales y a cambio reciben la posibilidad de que sus diásporas sean transportadas y puedan colonizar nuevos ambientes. Sin embargo, tal como se ha expuesto anteriormente, la motivación de recolectar hongos, frutos y semillas por los humanos puede estar relacionada con otros componentes que no sean estrictamente el de obtener alimento: recolección con finalidades artesanales, culturales, medicinales, busca de compuestos psicoactivos, etc. Los beneficios de las interacciones humanos-plantas podrían incluso ir más allá de lo expuesto. Recientemente se ha relacionado la ingesta continuada de grandes cantidades de frutos por los humanos con una mayor longevidad (Aune et al., 2017). Así pues, siguiendo esta línea argumental, las personas que consumen más frutos, podrían ser capaces de dispersar mayores cantidades y variedades de semillas durante más tiempo que las personas que ingieren escasas cantidades de este tipo de alimento.

Aunque, para efectos de este abordaje, tan solo se incluirá la especie *Homo sapiens* (como única representante viviente del género *Homo*) en los procesos de dispersión de diásporas vegetales, es necesario tener en cuenta que en el pasado otras especies de *Homo* (así como también de Australopithecines) probablemente jugaron un papel importante en las redes de interacciones mutualistas plantas-animales; tanto dispersando pasivamente diversas de estas diásporas como también recolectando activamente frutos y transportándolos hasta otros lugares donde algunas de las semillas habrían tenido la oportunidad de germinar. En este sentido, los diferentes tipos y patrones de dispersión de diásporas vegetales en que interviene *H. sapiens* serán desglosados en este y otros capítulos, con especial énfasis en la exozoocoria (es decir, el transporte de diásporas vegetales fuera del tracto digestivo).

Diseminación de semillas pequeñas

Humanos y endozoocoria

Muchas semillas son transportadas en el tracto digestivo de los animales y luego son eliminadas en condiciones de germinar (endozoocoria). Los humanos consumimos un gran número de frutos carnosos y también podemos ingerir semillas enteras relativamente pequeñas. De hecho, en lugares donde frecuentemente se vierten aguas residuales domésticas (en las que se incluyen aguas fecales) es frecuente encontrar diversos tipos de plantas creciendo espontáneamente, como las de tomate (*Solanum lycopersicum*; Solanaceae), sandías (*Citrullus lanatus*; Cucurbitaceae) y melones (*Cucumis melo*; Cucurbitaceae).

En Brasil, los humanos (y muy especialmente los niños) son importantes diseminadores de semillas de *Psidium* spp. (Myrtaceae) y de *Passiflora* spp. (Passifloraceae) (Guix, 1996). Incluso, semillas algo más grandes, como las de *Annona* spp. (Annonaceae) o de *Coffea* spp. (Rubiaceae), pueden ser dispersadas en el interior del tracto digestivo de las personas. No obstante, a pesar de contar con masas corporales relativamente grandes, los humanos no somos capaces de ingerir (al menos sin el riesgo de padecer problemas graves) semillas enteras de dimensiones más grandes, como lo hacen, por ejemplo, muchas especies de aves relativamente pequeñas, como zorzales y tordos (familia Turdidae) y cotíngidos (familia Cotingidae).

Otros ejemplos de dispersión endozoocórica por humanos incluyen *Solanum quitoense* (Solanaceae) en Ecuador, *Acca sellowiana* (Myrtaceae), *Cordia sessilis* (Rubiaceae), *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) en Brasil, así como diversas especies pertenecientes a los géneros *Campomanesia* (Myrtaceae), *Cereus* (Cactaceae) y *Carica*, incluyendo *C. papaya* (Caricaceae) en gran parte de Nuevo Mundo.

Cabe remarcar que, en el caso de las semillas pequeñas, pueden producirse patrones de dispersión combinados en que intervengan los humanos. Por ejemplo, la recolecta activa de frutos y su transporte hasta otros lugares (incidiendo así la exozoocoria), y luego la ingestión de frutos y la dispersión de sus semillas en el interior del tracto digestivo (endozoocoria).

Humanos y epizoocoria

Un gran número de diásporas vegetales suelen ser también diseminadas adheridas en la superficie de los animales, sea en las patas, en el pelo o en las plumas, según el caso (epizoocoria). En general, los humanos poseemos poco pelo en la superficie del cuerpo, excepto en la cabeza. Así pues, es precisamente en esta zona del cuerpo donde a veces se adhieren algunas semillas de forma natural. Sin embargo, los humanos frecuentemente utilizamos ropa que, de forma similar a los pelajes densos, funciona como “atrapa-semillas”, no solo de aquellas que han desarrollado estructuras especializadas para la adhesión, sino también de semillas diminutas que no cuentan con estos tipos de estructuras. De este modo, las semillas más pequeñas de algunos frutos carnosos (ej.: *Ficus* spp., *Morus* spp., Moraceae; *Arbutus unedo*, Ericaceae) también pueden quedarse pegadas a la suela del calzado, mientras que las semillas con estructuras adhesivas se enganchan en los cordones y en las superficies rugosas e incluso en otros tipos de utensilios, como mochilas, sacos de dormir, etc. No obstante, cuando la hierba está húmeda por el rocío o mojada por la lluvia, muchas de las semillas de gramíneas y plantas compuestas se adhieren con más facilidad a superficies lisas o poco rugosas.

Así pues, la sustitución de áreas cubiertas de denso pelaje por la ropa ha resultado ser bastante beneficiosa para las plantas epizoócoras, especialmente por el hecho de que los humanos en la actualidad podemos desplazarnos a largas distancias en intervalos de tiempo relativamente cortos gracias a los vehículos que utilizamos. De este modo, en menos de 24 horas, una semilla viable (es decir, en condiciones de germinar) puede ser transportada hasta las antípodas del lugar donde se quedó adherida (anexo I)

Cabe señalar que las simientes de muchas especies de plantas que habitualmente son clasificadas como anemócoras (es decir, que producen diásporas que suelen ser dispersadas por el viento) de manera frecuente son encontradas también adheridas en animales diversos, incluyendo los humanos.

Por otra parte, determinadas semillas recubiertas por fluidos viscosos o pulpas carnosas pastosas con frecuencia se adhieren a superficies lisas, como puede ser el pico de un ave (véase el capítulo I) o la superficie de un calzado. Incluso semillas que no parecen estar recubiertas por ningún tipo de material adherente pueden engancharse a las suelas del

calzado cuando pisamos heces de animales y ser así trasladadas a distancias relativamente largas (dispersión secundaria). De forma similar, numerosas semillas pueden introducirse junto con el barro en las ranuras de los neumáticos y ser transportadas a largas distancias (Wisal et al., 2019).

Animales domésticos y endozoocoria

A menudo los humanos actuamos también como “promotores” indirectos en la dispersión de semillas de numerosas especies. Uno de los ejemplos de este tipo de interacción se produce por medio del transporte de animales domésticos, ya sea a través de métodos tradicionales de pastoreo y trashumancia o de su transporte en vehículos.

Uno de las formas eficaces de transporte de semillas por los animales domésticos es en el interior de sus tractos digestivos. En este sentido, los herbívoros rumiantes, como las vacas, las ovejas y las cabras, o no rumiantes, como los caballos, se encuentran entre los principales dispersores de semillas endozoócoras en ambientes abiertos y semiabiertos (Cosyns et al., 2005; Tjelele et al., 2012; Grande et al., 2013; Tjellele et al., 2015; Milotic & Hoffmann, 2016).

Consecuentemente, es relativamente común encontrar semillas enteras y viables de plantas herbáceas y arbustivas diversas en las deposiciones fecales de estos herbívoros, como, por ejemplo, en las heces frescas de *Bos primigenius taurus*, en dehesas y pastos mediterráneos de la península ibérica (Malo & Suárez, 1995a, 1995b).

Otra forma de dispersión endozoócora muy frecuente entre los mamíferos rumiantes pertenecientes a las familias Bovidae, Cervidae y Tragulidae se produce a través de la regurgitación de semillas medianas y grandes (Guix & Ruiz, 2000; Delibes et al., 2019).

Animales domésticos y epizoocoria

Numerosas especies de animales actúan como dispersores pasivos de semillas que se adhieren en sus cuerpos. Este tipo de dispersión suele ser más común en formaciones vegetales de tipo abierto (ej.: campos, prados, estepas, sabanas) así como en ambientes acuáticos y palustres (Couvreur, 2005; Coughlan et al., 2017; van Leeuwen, 2018), pero también puede darse en ambientes forestales (Mori & Brown, 1998; Lasso & Barrientos, 2015).

Los grandes mamíferos herbívoros son capaces de dispersar un gran número de diásporas vegetales a largas distancias adheridas al pelaje (Couvreur et al., 2004; Mouissie et al., 2005; Manzano & Malo, 2006). Algunos mamíferos domésticos como las ovejas son capaces de dispersar semillas de morfologías muy variadas adheridas en el pelaje, incluso aquellas que inicialmente no habían sido clasificadas como epizoocóricas (Guix, 2008; Mouissie et al., 2005).

En los últimos años se ha descubierto que la importancia de los rebaños de ungulados domésticos en la conservación de la diversidad en los ambientes de vegetación abierta es muy elevada; por ejemplo, se ha detectado que ovejas y cabras llegaron a diseminar el 44% de todas las especies de plantas de un área de estudio situada en el norte de Alemania, incluyendo 31 especies localmente amenazadas (Benthien et al., 2016).

En los Andes, la domesticación de los camélidos (llama, alpaca) y la utilización de la llama como animal de carga en las rutas precolombinas (Capriles et al., 2021) probablemente también tuvo un papel importante en la dispersión de semillas epizoócoras.

No menos importante como vector de diásporas epizoócoras fue la introducción temprana del perro doméstico en el Nuevo Mundo (véase Van Asch et al., 2013). A diferencia de otras especies de cánidos, los perros suelen ser transportados por los indígenas a largas distancias en canoas. La asociación perros-humanos en las sabanas y otros ecosistemas abiertos y semiabiertos de Sudamérica, junto con los incendios de origen antrópico, también habría contribuido considerablemente a promover la expansión de numerosas especies de plantas. Esta expansión se vería aún más incrementada con el gran ciclo de colonización europea del Nuevo Mundo, iniciado en el

siglo XV. En este sentido también, el uso generalizado de ropa por los indígenas en diversas regiones de Sudamérica ya en época moderna y contemporánea habría facilitado aún más la propagación de las especies epizoócoras.

Península ibérica

De una forma general los datos referentes al paleopolen del Holoceno indican que gran parte de las formaciones vegetales abiertas actuales en la península ibérica, tales como campos de hierbas, formaciones esteparias (*sensu lato*) y matorrales, se han originado a partir de diversos procesos de degradación de áreas forestales en los últimos 4.000 años (Birks, 1986; Burjachs, 1994; Burjachs et al., 1997; Adams & Faure, 1998; Yll et al., 2003). A lo largo de estos procesos de degradación forestal, las formaciones abiertas que las sustituyeron en varias áreas incorporaron especies de plantas procedentes de Europa Oriental y, en este contexto, los rebaños de ovejas probablemente jugaron un papel importante como transportadores de semillas a largas distancias.

Este papel continúa aún muy activo en diversas regiones de Europa (Fischer et al., 1996; Manzano et al., 2005; Mouissie et al., 2005; Manzano & Malo, 2006; Benthien et al., 2016). De hecho, actualmente las semillas que suelen quedarse enganchadas en la lana de ovejas de rebaños trashumantes en España pueden ser transportadas por centenares de kilómetros de esta forma (Manzano & Malo, 2006).

La variedad de semillas que los rebaños de ovinos pueden transportar de este modo es muy diversa. En tres rebaños mixtos de ovejas (*Ovis orientalis aries*) y cabras (*Capra aegagrus hircus*) acompañados de perros (*Canis lupus familiaris*) estudiados en el municipio de Abrera, noreste de la península ibérica (período 2001-2006), se encontraron 3.267 semillas y otros tipos de diásporas de plantas herbáceas pertenecientes a 37 especies adheridas en el pelaje de las ovejas y los perros, así como también en la ropa de los pastores. La mayoría de las semillas fueron detectadas en la lana de las ovejas (Guix, 2008) (figura 3).

Las especies más frecuentemente encontradas fueron: *Xanthium echinatum* subsp. *italicum* (= *Xanthium strumarium*), *Xanthium spinosum*, *Crupina vulgaris*, *Centaurea* cf. *aspera* (Asteraceae), *Galium* spp. (incluyendo *G. aparine* y *G. parisiense*, Rubiaceae), *Trifolium* cf. *angustifolium* (Fabaceae), *Agrimonia eupatoria* (Rosaceae), *Oenothera biennis* (Onagraceae), *Cerastium* cf. *gracile* (Caryophyllaceae), *Daucus carota* (Apiaceae), *Hordeum murinum*, *Hyparrhenia hirta*, *Aegilops geniculata*, *Holcus lanatus*, *Stipa pennata*, *Stipa* sp. (Poaceae), *Erica* spp. (*E. arborea/multiflora/scoparia*, Ericaceae) y *Plantago lagopus* (Plantaginaceae) (figuras 4 y 5). Actualmente, varias de estas especies de plantas se encuentran ampliamente distribuidas por gran parte de los ambientes abiertos de Eurasia.



Figura 3. Rebaño de ovejas (recién esquiladas) y cabras en régimen tradicional de pastoreo extensivo en el valle del río Llobregat, Catalunya (Foto: Proyecto Neopangea).



Figura 4. Diásporas de *Xanthium spinosum* (Asteraceae), una especie nativa del Nuevo Mundo, encontradas en el pelaje de ovejas en la comarca del Baix Llobregat, Catalunya. Cada recuadro en la escala equivale a 20 mm (Foto: Proyecto Neopangea).

Semillas enteras de *Salvia verbenaca*, *Lycopus europaeus* (Lamiaceae), *Urtica dioica* (Urticaceae), *Ceratonia siliqua* (Fabaceae), *Abutilon theophrasti* (Malvaceae) y *Poa* spp. (Poaceae) también fueron halladas en las heces de las ovejas, mientras que otras, como las de *Rubus ulmifolius* (Rosaceae) y *Ficus carica* (Moraceae), fueron detectadas en las heces de cabras.

Probablemente los rebaños de ovejas y cabras domésticas entraron en la península ibérica procedentes del este en sucesivas oleadas, especialmente durante los últimos 3.000 años, tanto a través de los valles pirenaicos como en embarcaciones desde diversas regiones del Mediterráneo (véase también Pereira et al. 2006). De esta forma, introducciones múltiples de especies de plantas foráneas asociadas a estos rebaños habrían ocurrido en las áreas abiertas ibéricas.

De hecho, es posible también que *Crupina vulgaris* (Asteraceae) hubiera sido introducida en los campos y otros tipos de hábitats abiertos en el oeste de Norteamérica a través de ovejas procedentes de la península ibérica (Garnatje et al., 2002). En sentido contrario, especies de plantas originarias de formaciones vegetales abiertas del Nuevo Mundo podrían haber alcanzado Europa de la misma forma (figura 5).



Figura 5. A la derecha, *Xanthium echinatum* subsp. *italicum* (= *Xanthium strumarium*) y, a la izquierda, *Xanthium spinosum* (Asteraceae), ambas especies nativas del Nuevo Mundo, suelen ser dispersadas por ovejas, perros y personas (Foto: Proyecto Neopangea).

La dispersión de diásporas de plantas asociadas a los rebaños de ovejas contribuyó a la expansión de las áreas de distribución de varias de ellas en Europa, en el sentido Oriente-Occidente. Considerando que la lana era ya un importante producto de comercio en el primer milenio antes de Cristo, es probable que los fenicios y los romanos transportasen fardos de lana y ovejas entre el norte de África y el sur de Europa por barco (Pellón, 2006; Pereira et al. 2006). De este modo, es probable también que se hubiera establecido un flujo de semillas en ambos sentidos.

En la península ibérica, la expansión de estas especies habría sido facilitada por los cambios medioambientales generados por la deforestación a gran escala y los sucesivos incendios forestales antrópicos producidos entre 2.500 y 50 años atrás (especialmente en el período situado entre 2.400 y 1.500 años AP) con el fin de crear nuevas áreas de pastoreo (véase también Le Houérou, 1993).

Los sistemas de pastoreo trashumantes y los sistemas agropastoriles sedentarios (estos últimos incluían los movimientos de rebaños a pequeña escala) probablemente coexistieron en la península ibérica durante, como mínimo, 2.500 años (Wainwright & Thornes, 2004).

Más recientemente, gracias al abandono de la agricultura en muchas regiones de España y Portugal a partir de la década de 1950, las nuevas formaciones vegetales con fisionomías esteparias (pseudostepas) que surgieron incorporaron también varias especies de plantas oriundas del este de Europa, Oriente Próximo y Asia Central que ya se encontraban en la península ibérica.

Este hecho, unido a la acción del pastoreo frecuente o continuado en determinadas áreas, contribuyó a configurar gran parte de los paisajes de pseudostepas que existen actualmente no solo en el centro y sur de la península ibérica, sino también en diversas regiones mediterráneas de Europa y el norte de África. Así pues, los rebaños tradicionales de ungulados domésticos pueden ser considerados como unidades ecológicas en las que cada especie asociada (humanos, vacas, ovejas, cabras, perros) ha jugado un papel importante en la dispersión de diásporas vegetales (autóctonas y foráneas) y en la transformación de paisajes a escala global.

Otras formas de dispersión de diásporas vegetales en las que indirectamente intervienen los humanos

Frecuentemente en los sistemas de “dispersión mediada por humanos” (DMH) se incluye cualquier forma de transporte directo (ej.: recolecta, en el interior del tracto digestivo, en los cabellos, ropas, calzado, mochilas) e indirecto (ej.: por medio del ganado doméstico,

mascotas, vehículos diversos) de diásporas de plantas y de hongos (véase Wichmann et al., 2009).

Como se ha comentado ya, los vehículos son un medio eficaz de dispersión de diásporas vegetales pequeñas y esporas de hongos. También son un medio de dispersión de animales, como reptiles (especialmente serpientes y lagartijas), pequeños mamíferos e incluso, a veces, de animales grandes, como coyotes (New Scientist, 2016). En este sentido, la navegación fluvial y marítima supuso una revolución en lo que se refiere a la dispersión de organismos vivos. En la Amazonía, los indígenas y más tarde también los neobrasileños han dispersado numerosas especies de plantas y animales entre distintas cuencas fluviales por medio de embarcaciones pequeñas (Guix, 2009, 2020).

El transporte marítimo, practicado ya por comunidades neolíticas, fenicias, griegas, romanas, nórdicas (como los “vikings”), árabes, bereberes, conectó diversas regiones a las orillas del mar Mediterráneo, así como también, en algunos casos, las islas británicas. En la Polinesia, numerosos grupos humanos interconectaron diversas de sus islas de esta forma. Más tarde, la navegación transoceánica practicada por portugueses, españoles, holandeses, franceses, británicos, chinos, “aproximó” aún más los continentes. Así pues, la navegación, a diferentes escalas, propició un intercambio de plantas y animales sin precedentes en la historia natural de nuestro planeta. En este sentido, la construcción de los canales de Suez y de Panamá representó un punto de inflexión en la navegación transoceánica. Actualmente se sabe que los tanques de lastre de agua de los grandes buques son capaces de recoger y transportar plancton, algas y larvas de animales diversos entre regiones situadas a centenares o miles de kilómetros de distancia. Por otro lado, el desarrollo del transporte aéreo aumentó aún más el intercambio de productos y especies animales, vegetales y fúngicas. De este modo, los medios de transporte, cada vez más rápidos y eficientes, funcionan hoy día como puentes que han suprimido barreras (como la de los grandes océanos) y han aproximado los continentes y los mares, para constituir así una especie de Neopangea funcional (Guix, 2017a; b).

Los humanos hemos dispersado también numerosas especies de parásitos de plantas y animales que, dependiendo de las condiciones, pueden actuar como antagonistas de determinadas especies autóctonas en cada región o lugar. Ejemplos de ello son los gorgojos y otros insectos que se alimentan de semillas, incluyendo los embriones que contienen. Diversas especies de hongos parásitos y patógenos han sido introducidas a través del comercio y el tráfico de especies exóticas en distintas regiones del mundo. Entre ellas cabe destacar la invasión de hongos quitridios (*Batrachochytrium dendrobatidis* y *B. salamandrivorans*; Chytridiomycota) que han mermado las poblaciones de diversas especies de anfibios autóctonos por todo el mundo (Bientreau & Lesbarrères, 2020; Greener et al., 2020).

Algunas estructuras construidas por los humanos pueden funcionar también como vectores de diseminación. Entre ellas se encuentran las vías de transporte de vehículos, como carreteras, autopistas, vías férreas, túneles, etc. El flujo de los vehículos en estas vías a menudo crea corredores de viento que atrapan y transportan semillas a distancias relativamente largas.

Así pues, las semillas de diversas especies de plantas que son diseminadas por el viento suelen ser también canalizadas y propulsadas por estos flujos de aire creados por los vehículos. Existe un gran número de especies de plantas foráneas potencialmente invasoras en diversas regiones de Europa que crecen junto a las vías férreas y las carreteras, tales como *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae), *Araujia sericifera* (Apocynaceae) y *Cortaderia selloana* (Poaceae), y más tarde colonizan ambientes naturales y seminaturales.

Otras estructuras creadas por los humanos, en determinadas condiciones también pueden constituirse en vías rápidas de dispersión. Durante las lluvias torrenciales, semillas y algunos tipos de propágulos vegetativos (ej.: fragmentos de plantas) que no suelen ser catalogados como hidrócoros (o hidrocóricos), suelen ser arrastrados por el

agua de escorrentía que fluye por las cunetas de las calles y las carreteras y a veces se quedan atrapados y encuentran condiciones idóneas para desarrollarse o incluso pueden ser transportados fuera del ámbito de estas estructuras, a decenas de kilómetros de distancia.

Redes de interacciones mutualistas

Gran parte de los hongos utilizan esencialmente los mismos medios de dispersión (ej.: anemocoria, hidrocoria, zoocoria) que las plantas para dispersarse y colonizar nuevos ambientes (Golan & Pringle, 2017). Como se ha comentado ya, las esporas de hongos pueden ser dispersadas por animales en la superficie de sus cuerpos, en el interior de sus tractos digestivos e incluso junto con las propias semillas de las plantas (como las de *Quercus* spp.) a largas distancias (Frank et al., 2006; Golan & Pringle, 2017; Correia et al., 2019; Zhang et al., 2019; Chaudhary et al., 2020). De este modo, los patrones de dispersión de semillas y hongos están estrechamente ligados.

Considerando que muchos de estos hongos son micorrícicos, deben ser incluidos en las redes de interacciones mutualistas en las que participan animales y plantas. Del mismo modo, los humanos, como dispersores de hongos, plantas y animales que somos, estamos comprendidos también en muchas de estas redes de interacciones.

Agradecimientos

A Isabel Cruz Alves, Renato Laurindo de Paiva, Carlos Yamashita, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López Mercader. A Diana Mota y Noemí Cortés por la revisión del castellano. A todos los pastores de rebaños de ovejas y cabras que conocí.

Referencias bibliográficas

- Adams, J. M. & Faure, H. 1998. The Global atlas of palaeovegetation. *Quaternary Environments Network*. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge. <http://www.esd.ornl.gov/projects/qen/adams1.html>
- Alfonzo, A.; Francesca, N.; Sannino, C.; Settanni, L. & Moschetti, G. 2013. Filamentous fungi transported by birds during migration across the Mediterranean sea. *Curr. Microbiol.* 66: 236-242. <http://dx.doi.org/10.1007/s00284-012-0262-9>
- Asmussen, B. 2011. Changing perspectives in Australian archaeology, part X. "There is likewise a nut ..." a comparative ethnobotany of Aboriginal processing methods and consumption of Australian *Bowenia*, *Cycas*, *Lepidozamia* and *Macrozamia* species. *Technical Reports of the Australian Museum, Online* 23: 147-163. DOI: 10.3853/j.1835-4211.23.2011.1575.
- Aune, D.; Giovannucci, E.; Boffetta, P.; Fadnes, L.T.; Keum, N.; Norat, T.; Greenwood, D.C.; Riboli, E.; Vatten, L.J. & Tonstad, S. 2017. Fruit and vegetable intake and the risk of cardiovascular disease, total cancer and all-cause mortality - a systematic review and dose-response meta-analysis of prospective studies. *International Journal of Epidemiology* 2017. <http://doi.org/10.1093/ije/dyw319>
- Balteiro, L.D. 2015. Aspectos económicos del recurso micológico. Implicaciones para la gestión forestal. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 39: 345-366.
- Beck, W. 1992. Aboriginal preparation of *Cycas* seeds in Australia. *Economic Botany* 46: 133-147.
- Benthien, O.; Bober, J.; Castens, J. & Stolter, C. 2016. Seed dispersal capacity of sheep and goats in a near-coast dry grassland habitat. *Basic and Applied Ecology* 17: 508-515. DOI: 10.1016/j.baae.2016.03.006
- Bientreau, J.-F. & Lesbarrères, D. 2020. Amphibian disease ecology: are we just scratching the surface? *Herpetologica* 76(2): 153-166. <https://doi.org/10.1655/0018-0831-76.2.153>
- Birks, J.H.B. 1986. Late Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe (Pp. 3-65), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology* (B.E. Berglund, ed.). Chichester, Wiley.
- Burjachs, F. 1994. Palynology of the upper Pleistocene and Holocene of the north-east Iberian Peninsula: Pla de l'Estany (Catalonia). *Historical Biology* 9: 17-33. 1994
- Burjachs, F.; Giralt, S.; Roca, J.R.; Seret, G. & Julià, R. 1997. Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo Occidental (Pp. 379-394). *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación* (Ibáñez, J.J.; Valero, B.L. & Machado, C. eds.). Geoforma. Logroño.

- Capriles, J.M.; Santoro, C.M.; George, R.J.; Bedregal, E.F.; Kennett, D.J.; Kistler, L. & Rothhammer, F. 2021. Pre-Columbian transregional captive rearing of Amazonian parrots in the Atacama Desert. *PNAS* 118 (15): e2020020118. DOI: 10.1073/pnas.2020020118
- Cázares, E. & Trappe, J.M. 1994. Spore dispersal of ectomycorrhizal fungi on a glacier forefront by mammal mycophagy. *Mycologia* 86: 507-510.
- Chaudhary, V.B.; Nolimal, S.; Sosa-Hernández, M.A.; Egan, C. & Kastens, J. 2020. Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. DOI: 10.1111/nph.16667
- Condamine, F.L. ; Nagalingum, N.S. ; Marshall, C.R. & Morlon, H. 2015. Origin and diversification of living cycads : a cautionary tale on the impact of the branching process prior in Bayesian molecular dating. *Evolutionary Biology* 15 : 65. DOI : 10.1186/s12862-015-0347-8
- Correia, M.; Heleno, R.; Silva, L.P. da; Costa, J.M. & Rodríguez-Echeverría, S. 2019. First evidence for the joint dispersal of mycorrhizal fungi and plant diaspores by birds. *New Phytologist* 222: 1054-1060. DOI: 10.1111/nph.15571
- Cosyns, E.; Claerbout, S.; Lamoot, I. & Hoffmann, M. 2005. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecology* 178: 149-162. DOI: 10.1007/s11258-004-2846-3
- Coughlan, M.E.; Kelly, T.C.; Davenport, J. & Jansen, M.A.K. 2017. Up, up and away: bird-mediated ectozoochorous dispersal between aquatic environments. *Freshw. Biol.* 62: 631. DOI: 10.1111/fwb.12894
- Couvreur, M. 2005. *Epizoochorous seed dispersal by large herbivores*. PhD thesis. Ghent University, Ghent. 152 p.
- Couvreur, M.; Christiaen, B.; Verheyen, K. & Hermy, M. 2004. Large herbivores as mobile links between isolated reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science* 7(2): 229-236. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2004.tb00614.x
- Delibes, M.; Castañeda, I. & Fedriani, J.M. 2019. Spitting seeds from the cud: a review of an endozoochory exclusive to ruminants. *Front. Ecol. Evol.* 7: 265. DOI: 10.3389/fevo.2019.00265
- Fidalgo, O. 1965. Conhecimento micológico dos índios brasileiros. *Rickia* 2: 1-10.
- Fidalgo, O. & Pororoça, D.J.M. 1986. Etnomicologia Brasileira. *Bol. Micológico* 3: 9-19.
- Fidalgo, O. & Prance, G.T. 1976. The ethnomycology of the Sanama Indians. *Mycologia* 68: 201-210.
- Fischer, S.F.; Poschlod, P. & Beinlich, B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grassland. *J. Appl. Ecol.* 33: 1206-1222.

- Fort, J. 2015. Demic and cultural diffusion propagated the Neolithic transition across different regions of Europe. *J. R. Soc. Interface* 12: 20150166. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0166>
- Frank, J.L.; Barry, S. & Southworth, D. 2006. Mammal mycophagy and dispersal of mycorrhizal inoculum in Oregon White Oak Woodlands. *Northwest Science* 80: 264-273.
- Garnatje, T.; Vilatersana, R.; Roché, C.T.; García-Jacas, N.; Susanna, A. & Thill, D.C. 2002. Multiple introductions from the Iberian peninsula are responsible for invasion of *Crupina vulgaris* in western North America. *New Phytologist* 154: 419-428. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00382.x>
- Góes-Neto, A. & Bandeira, F.P. 2003. A review of ethnomycology of indigenous people in Brazil and its relevance to the ethnomycological investigation in Latin America. *Revista Mexicana de Micología* 17: 11-16.
- Golan, J.J. & Pringle, A. 2017. Long-distance dispersal of fungi. *Microbiol. Spectrum* 5(4): FUNK-0047-2016. DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0047-2016
- Grande, D.; Mancilla-Leytón, J.M.; Delgado-Pertiñez, M. & Martín-Vicente, A. 2013. Endozoochorous seed dispersal by goats: recovery, germinability and emergence of five Mediterranean shrub species. *Spanish Journal of Agricultural Research* 11: 347-355.
- Greener, M.S. et al. 2020. Presence of low virulence chytrid fungi could protect European amphibians from more deadly strains. *Nat. Commun.* 11: 5393. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19241-7>
- 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. 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. 2009. Amazonian forests need Indians and Caboclos. *Orsis* 24: 33-40.
- Guix, J.C. 2017a. Bienvenidos a Neopangea. *Quercus* 373: 82.
- Guix, J.C. 2017b. Biogeografía, ecología y conservación en la Neopangea: nuevos retos en Brasil. *Orsis* 31: 3-20.
- Guix, J.C. 2020. Dispersión de quelonios por humanos en el Neotrópico: implicaciones genéticas, ecológicas y biogeográficas. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 10: 1-16.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 2000. Plant-disperser-pest evolutionary triads: how widespread are they? *Orsis* 15: 121-126.
- Hill, K.D. 2003. Regional overview: Australia (Pp. 20-24). In: *Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan* (Donaldson, J., ed.). IUCN/SSC Cycad Specialist Group. The World Conservation Union. Gland.

- Hui, N.; Liu, X.; Kotze, D.J.; Jumpponen, A.; Francini, G. & Setälä, H. 2017. Ecomycorrhizal fungal communities in urban parks are similar to those in natural forests but shaped by vegetation and park age. *Appl. Environ. Microbiol.* 83: e01797-17 <https://doi.org/10.1128/AEM.01797-17>
- Lasso, E. & Barrientos, L.S. 2015. Epizoochory in dry forest green iguana: an overlooked seed dispersal mechanism? *Colombia Forestal* 18(1): 151-159.
- Le Houérou, H.N. 1993. Grazing lands of the Mediterranean basin (Pp. 171-196). *Natural grasslands; eastern hemisphere and résumé* (R.T. Coupland, ed.). Ecosystems of the world 8B. Elsevier. Amsterdam.
- Lilleskov, E.A. & Bruns, T.D. 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97: 762-769.
- Malo, J.E. & Suárez, F. 1995a. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 139-148.
- Malo, J.E. & Suárez, F. 1995b. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean *dehesa*. *Oecologia* 104: 246-255.
- Manzano, P.; Malo, J.E. & Peco, B. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Sci. Res.* 15: 21-28.
- Manzano, P. & Malo, J.E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Front. Ecol. Environ.* 4(5): 244-248. 2006.
- Milotic, T. & Hoffmann, M. 2016. How does gut passage impact endozoochorous seed dispersal success? Evidence from a gut environment simulation experiment. *Basic and Applied Ecology* 17: 165-176. DOI: 10.1016/j.baae.2015.09.007
- Mori, S.A. & Brown, J.L. 1998. Epizoochorous dispersal by barbs, hooks, and spines in a lowland moist forest in Central French Guiana. *Brittonia* 50: 165-173.
- Mouissie, A.M.; Lengkeek, W. & van Diggelen, R. 2005. Estimating adhesive seed-dispersal distances: field experiments and correlated random walks. *Functional Ecology* 19: 478-486.
- Nagalingum, N.S.; Marshall, C.R.; Quental, T.B.; Rai, H.S.; Little, D.P. & Mathews, S. 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science* 334: 796-799.
- New Scientist. 2016. New Scientist Vol. 230, nº 3074. P. 43. 21 May 2016.
- Peay, K.G. & Bruns, T.D. 2014. Spore dispersal of basidiomycete fungi at the landscape scale is driven by stochastic and deterministic processes and generates variability in plant-fungal interactions. *New Phytologist* 204: 180-191. DOI: 10.1111/nph.12906
- Pellón, J.R. 2006. *Íberos de la A a la Z; la vida en Iberia durante el primer milenio antes de Cristo*. Espasa Calpe. Madrid.

- Pereira, F.; Davis, S.J.M.; Pereira, L.; McEvoy, B.; Bradley, D.G. & Amorim, A. 2006. Genetic signatures of a Mediterranean influence in Iberian Peninsula sheep husbandry. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1420-1426.
- Prance, G.T. 1984. The use of edible fungi by Amazonian Indians. *Advances in Economic Botany* 1: 127-139.
- Ruán-Soto, F.; Garibay-Orijel, R. & Cifuentes, J. 2006. Process and dynamics of traditional selling wild edible mushrooms in tropical Mexico. *Journal of Ethnobiology and Etnomedicine* 2: 3 DOI: 10.1186/1746-4269-2-3
- Soteras, F.; Ibarra, C.; Geml, J.; Barrios-García, M.N.; Domínguez, L.S. & Nouhra, E.R. 2017. Mycophagy by invasive wild boar (*Sus scrofa*) facilitates dispersal of native and introduced mycorrhizal fungi in Patagonia, Argentina. *Fungal Ecology* 26: 51-58. <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2016.11.008>
- Stephens, R.B. & Rowe, R.J. 2020. The underappreciated role of rodent generalists in fungal spore dispersal networks. *Ecology* 101(4): e02972. DOI: 10.1002/ecy.2972
- Tjelele, J.; Ward, D. & Dziba, L. 2015. The effect of seed ingestion by livestock, dung fertilization, trampling, grass competition and fire on seedling establishment of two woody plant species. *PloS One* 10: e0117788. DOI: 10.1371/journal.pone.0117788
- Tjelele, T.J.; Dziba, L. & Pule, H.T. 2012. Recovery and germination of *Dichrostachys cinerea* seeds fed to goats (*Capra hircus*). *Rangeland Ecol. Manag.* 65: 105-108. DOI: 10.2111/rem-d-09-00161.1
- Van Asch, B.; Zhang, A-b.; Oskarsson, M.C.R.; Klütsch, C.F.C.; Amorin, A. & Savolainen, P. 2013. Pre-Columbian origins of Native American dog breeds, with only limited replacement by European dogs, confirmed by mtDNA analysis. *Proc. R. Soc. B.* 280: 20131142. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1142>
- Van Leeuwen, C.H.A. 2018. Internal and external dispersal of plants by animals: an aquatic perspective on alien interference. *Front. Plant Sci.* 9: 153. DOI: 10.3389/fpls.2018.00153
- Wainwright, J. & Thornes, J.B. 2004: *Environmental issues in the Mediterranean; processes and perspectives from the past to present*. Routledge. London.
- Wichmann, M.C.; Alexander, M.J.; Soons, M.B.; Galsworthy, S.; Dunne, L.; Gould, R.; Fairfax, C.; Niggemann, M.; Hails, R.S. & Bullock, J.M. 2009. Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proc. R. Soc. B.* 276: 523-532.
- Wisal, J.N. Azorji; Nwachukwu, M.O.; Basit, M.F.; Jaleel, M.F.; Igbokwe, C.M. & Ullah, I. 2019. Assessment of seed dispersal mechanisms through vehicular movement in the district of Charsadda, Pakistan. *Asian Plant Research Journal* 3(3-4): 1-7. DOI: 10.9734/APRJ/2019/v3i3-430070
- Yll, R.; Carrión, J.S.; Pantaleón, J.; Dupré, M.; La Roca, N.; Roure, J.M.; Pérez-Obiol, R. 2003. Palinología del Cuaternario reciente en la Laguna de Villena (Alicante, España). *Anales de Biología* 25: 65-72.

Zhang, X.; Dai, Z.; Gao, F.; Du, D. & Liu, Y. 2019. The role of long-distance dispersal and mycorrhizas on plant colonisation within mainland Germany. *Flora* 258: 151443. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151443>

Anexo I. Aspecto de algunas semillas atrapadas en la ropa después de recorrer dos campos de cultivo abandonados durante 20-35 años en Abrera, comarca del Baix Llobregat, Catalunya (Fotos: Proyecto Neopangea).

