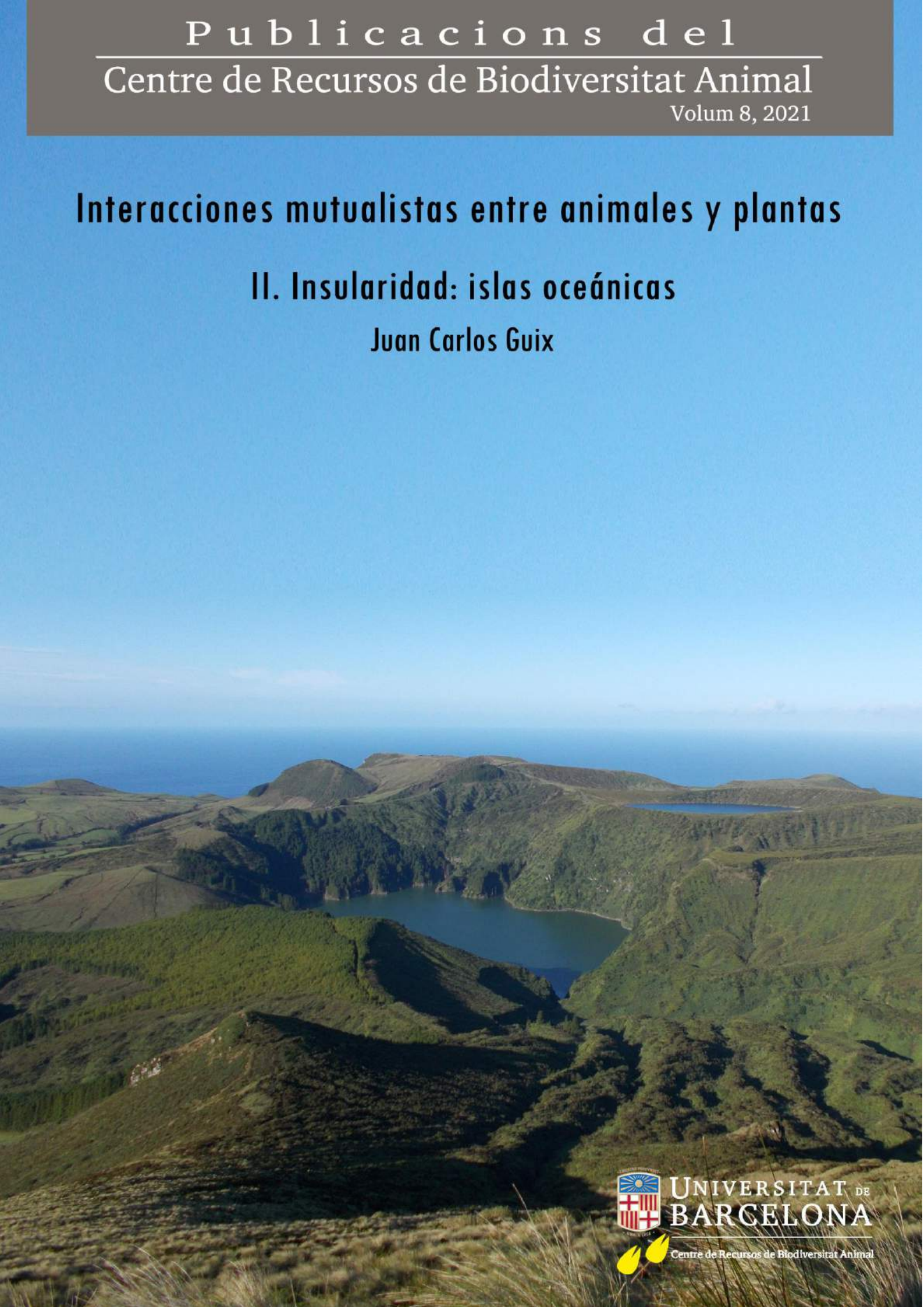


# **Interacciones mutualistas entre animales y plantas**

## **II. Insularidad: islas oceánicas**

**Juan Carlos Guix**



**UNIVERSITAT DE  
BARCELONA**

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

**Interacciones mutualistas entre animales y plantas**  
**II. Insularidad: islas oceánicas**

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.

Gener, 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. II. Insularidad: islas oceánicas. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 8, 34 pp.

Portada: Isla de Flores, archipiélago de las Azores (Portugal). Foto: Juan Carlos Guix.

## Interacciones mutualistas entre animales y plantas

### II. Insularidad: islas oceánicas

Juan Carlos Guix

*Las islas oceánicas son como laboratorios ecológicos y evolutivos donde especies de plantas y animales forman comunidades únicas en áreas con superficies relativamente pequeñas. A pesar de las largas distancias que las separan de los continentes, estas porciones de tierra emergidas no se encuentran completamente aisladas de los grandes ecosistemas terrestres. Numerosas especies de plantas lograron colonizar estos ambientes gracias a la dispersión de sus semillas por aves, viento y agua del mar. La colonización humana de estas islas estableció nuevos “puentes” de comunicación con los continentes, lo que ha puesto en peligro a diversos ambientes y especies insulares.*

#### Dispersión de semillas en el archipiélago de las Azores

La ecología de las interacciones mutualistas entre plantas y animales en las islas oceánicas de origen volcánico plantea una serie de cuestiones muy interesantes. Cuando las cumbres de los volcanes emergen del mar y la lava y las cenizas se enfrían, muy pronto empiezan a desarrollarse los procesos de colonización de animales y plantas procedentes de los continentes y de otras islas. Gran parte de las plantas que producen frutos carnosos dependen de animales capaces de polinizar sus flores. Si los polinizadores llegaran a las islas recién emergidas bastante antes que este tipo de plantas, probablemente morirían de hambre. Por otro lado, si estas plantas alcanzaran estas islas mucho antes que los polinizadores animales, sus flores no serían fecundadas por el polen de otras plantas de la misma especie y no formarían frutos viables para que los animales frugívoros, que eventualmente llegasen también, pudieran comérselos y así dispersar las semillas.

Pero esta paradoja, aquí simplificada al extremo, ha encontrado soluciones viables a lo largo de la formación de nuevos ecosistemas. Así pues, es probable que la llegada de muchos de estos primeros componentes formadores de las interacciones mutualistas insulares se produjera en varias tandas sucesivas, y casi simultáneas, procedentes de

otras tierras. A veces las semillas de especies que producen frutos carnosos son transportadas a largas distancias a través del océano en el interior del tracto digestivo de aves que no suelen ser clasificadas como “frugívoras”, como es el caso de determinadas especies de rapaces (Viana et al., 2016). Otras pueden también arribar flotando en el interior de los frutos. Aunque un gran número de ellas pierde la viabilidad después de largos períodos de inmersión en el agua salada, algunas consiguen sobrevivir y germinar (Esteves et al., 2015). De este modo, y frecuentemente de forma fortuita, diversas diásporas de plantas lograron alcanzar las nuevas tierras emergidas y otras tantas consiguieron colonizarlas con éxito.

Por lo general, en las islas oceánicas se observan ecosistemas que son menos complejos en lo que se refiere a las redes de interacciones ecológicas. Debido a sus peculiares características (edades geológicas relativamente tempranas, superficies relativamente reducidas, grado de aislamiento en relación con las masas continentales más cercanas, etc.), el número de especies que han logrado colonizar naturalmente (en este caso sin la intervención humana) cada ínsula suele ser reducido (MacArthur & Wilson, 1967; Hansen, 2006).

Por otro lado, esta relativa simplicidad de sus ecosistemas nos permite estudiar los procesos mutualistas desde perspectivas distintas y plantear algunas cuestiones. Cuando un volcán forma una nueva isla, esta es colonizada rápidamente por plantas, animales y hongos, y, con ellos, se establecen también las primeras interacciones mutualistas (ej.: polinización por insectos, dispersión de semillas por animales). Este aspecto es de suma importancia para comprender las dinámicas de colonización y sucesión ecológicas desde sus comienzos hasta etapas más avanzadas. También nos permite entender mejor cómo se forman las redes de interacciones mutualistas plantas-animales más simples y cómo evolucionan hacia estadios más ricos y complejos. Aparte de la relevancia teórica, el estudio de estas dinámicas tiene aplicaciones prácticas en la restauración ambiental de ambientes empobrecidos y degradados por la acción humana (Kaiser-Bunbury et al., 2010).

## Las islas Azores en el contexto de la Macaronesia

La Macaronesia es una región formada por diversas agrupaciones de islas integradas por las Azores, Selvagens, Madeira, Canarias y Cabo Verde. Aunque este gran conjunto insular fue frecuentemente referido en diversos estudios como una región fitogeográfica propia, en los últimos años, diversos autores han rechazado esta clasificación (véase Schäfer 2002; Vanderpoorten et al., 2007; Trota & Pereira, 2018), sugiriendo que los diferentes archipiélagos deberían integrarse en otras regiones biogeográficas. De este modo, se utiliza aquí la palabra “Macaronesia” tan solo con finalidades geográficas.

Lo que solemos llamar “archipiélago de las Azores” (*Açores*, en portugués) en realidad está formado por tres agrupaciones de ínsulas, repartidas a lo largo de una línea de aproximadamente 600 km de longitud en pleno océano Atlántico. De este modo, dependiendo de la escala que utilicemos, pueden ser considerados como tres archipiélagos distintos. El grupo más oriental está formado por las islas de Santa Maria y São Miguel, el grupo central, por Graciosa, Terceira, São Jorge, Pico y Faial, mientras que el grupo occidental está compuesto por Flores y Corvo. Cada grupo tiene también sus respectivos islotes, con características y dimensiones muy variadas.

Las Azores se sitúan junto a una sección de la dorsal oceánica donde confluyen tres grandes placas continentales: la euroasiática, la norteamericana y la africana. El grupo oriental dista 1.356 km de la costa de Portugal, mientras que el grupo occidental se encuentra aproximadamente a 1.900 km de América del Norte (Schäfer, 2005; Heleno & Vargas, 2015). Las altitudes máximas entre las islas varían desde algunos centenares de metros a los 2.351 m de la cumbre de la Montanha do Pico.

Aunque el clima es clasificado como templado y templado oceánico, las notables diferencias de latitud y de altitud entre las islas confieren características propias a cada grupo y, en algunos casos, a cada isla. Por lo general, en las islas del grupo occidental las precipitaciones pluviométricas son más cuantiosas que las del grupo oriental. Así pues, a nivel del mar, suelen variar entre los 1.000 y los 1.600 mm anuales (Schäfer, 2005). Sin embargo, si tenemos en cuenta las “lluvias invisibles”, originadas a partir de la condensación de la humedad oceánica sobre la vegetación densa en las zonas más elevadas, estas precipitaciones pueden alcanzar fácilmente cifras próximas a las



encontradas en regiones continentales donde crecen bosques lluviosos (superiores a 2.000 mm). Considerando estas elevadas precipitaciones y el hecho que las temperaturas medias anuales se sitúan alrededor de los 17,5° C (alcanzando máximos de poco más de 30° C a nivel del mar), no es raro que muchas de estas islas estuvieran originalmente cubiertas por bosques densos y exuberantes (figura 1), más bien de tipo subtropical, cuando los europeos alcanzaron el archipiélago al final del Medievo.





Figura 1. La ausencia de inviernos muy fríos y la abundancia de lluvias finas son algunas de las características climáticas de las islas de las Azores que han propiciado la formación de una vegetación densa y exuberante. En las fotos se contemplan dos paisajes de la isla de Flores (Fotos: Juan Carlos Guix).

Sin embargo, debido precisamente a estas diferencias climáticas, las formaciones vegetales pueden ser muy variadas: desde formaciones arbustivas bajas junto a la costa, hasta laurisilvas en las vertientes montañosas y bosques azorianos lluviosos templados, entre 600 y 900 m de altitud, dominados por el cedro-do-mato o zimbro (*Juniperus brevifolia*; Cupressaceae) (Schäfer, 2005).

De este modo, si tenemos en cuenta factores tan diversos como las marcadas diferencias de relieve entre estas islas Azores, las distancias entre ellas y los continentes, así como sus particulares condiciones climáticas, podemos intuir que el efecto superficie (área) de estas ínsulas (cf. MacArthur & Wilson, 1967) no es la única variable determinante en sus respectivas riquezas y diversidades de especies (Jöks & Pärtel, 2019).



La diversidad y el número de endemismos de las islas oceánicas de origen volcánico dependen de un gran número de factores, tales como el grado de aislamiento (ej.: distancia del continente más próximo), sus posiciones en relación con las corrientes marinas y vientos oceánicos, la edad geológica de cada isla, sus dimensiones (área), sus relieves, etc. Así, por ejemplo, el número de taxones (especies y subespecies) nativos y endémicos de plantas terrestres de la isla de Gran Canaria (archipiélago de las Canarias) es considerablemente mayor que en cualquiera de las islas de las Azores. En su conjunto, la diversidad de plantas del archipiélago de las Canarias es abrumadora: la flora vascular comprende alrededor 680 taxones, lo que corresponde a más del 50% de las plantas nativas (Reyes-Betancort et al., 2008). Sin embargo, por lo general el archipiélago de las Canarias es geológicamente más antiguo que las Azores y sus islas se sitúan a unas distancias bastante menores del continente más próximo (ej.: la distancia entre la isla de Gran Canaria y la costa africana es de aproximadamente 210 km y la distancia entre el extremo oriental del archipiélago y África continental es de tan solo 95 km).

La flora de las Azores es el resultado de aportaciones diversas llegadas mayoritariamente de las regiones eurosiberiana atlántica, mediterránea y africana (Trota & Pereira, 2018). Las diásporas de estas plantas habrían llegado a estas islas a través del viento, de las corrientes marinas y, sobretodo, transportadas por las aves en sus tractos digestivos o adheridas a las plumas y las patas.

Cerca del 30% de los 66 taxones de plantas autóctonas del archipiélago de las Azores son endémicos. Se estima que de estos 66 endemismos, más del 50% están relacionados con taxones de Europa, cerca del 30% están relacionados con taxones del archipiélago de la Madeira y tan solo dos de ellos son de origen neotropical (Schäfer, 2002).

Una cosa es llegar a una isla y otra muy diferente es dispersarse en ella y colonizar el máximo de ambientes posibles. Así pues, la thalassocoria (diseminación a través del mar), como único síndrome de dispersión posible para un tipo determinado de semillas solo sería una ventaja para aquellas especies que crecen junto a la costa, como es el caso de los cocoteros (*Cocos nucifera*). Considerando que muchas de las islas oceánicas de origen volcánico tienen un relieve montañoso con considerables amplitudes de altitud, las diásporas vegetales necesitan contar con un sistema de transporte eficaz que las desplace hasta las laderas y cumbres montañosas.

Se conoce también que algunos animales, tales como insectos e incluso algunas aves paseriformes, en ocasiones pueden quedarse atrapados en el interior de fuertes tormentas, siendo arrastrados por el viento por decenas o incluso cientos de kilómetros. Esto explicaría cómo habrían llegado a estas islas algunas abejas polinizadoras, como el abejorro (*Bombus ruderatus*), y pájaros dispersores de semillas, como el petirrojo (*Erithacus rubecula*), procedentes de otras islas y de los continentes más próximos.

La proximidad de las islas oceánicas a uno o más continentes no solo influye en la diversidad de plantas que contienen. Algunas tipologías de plantas también pueden verse más favorecidas que otras a la hora de colonizar nuevos ambientes. Por lo general, es más fácil que las semillas de pequeñas y medias dimensiones sean transportadas por aves a largas distancias que las semillas grandes. Especialmente si estas son transportadas en el tracto digestivo. Esto suele ocurrir porque las semillas relativamente grandes con frecuencia son regurgitadas por los pájaros poco después de haber sido ingeridas enteras. Esto ocurre a menudo, por ejemplo, cuando los mirlos, los tordos (*Turdus* spp.) y los estorninos (*Sturnus* spp.) ingieren olivas (*Olea europaea*) o frutos del laurel (*Laurus nobilis*). Por otra parte, las semillas diminutas o pequeñas muchas veces recorren todo el tracto digestivo antes de ser expulsadas, lo que, con frecuencia, implica tiempos de retención más dilatados en el interior del ave.

De este modo, cuanto mayor sea la distancia que separa una isla de origen volcánico del continente más próximo, más difícil será que a ella arriben semillas zoocóricas relativamente grandes. Dos ejemplos que parecen ilustrar esta tendencia en la Macaronesia son el til (*Ocotea foetens*) y el viñátigo (*Persea indica*). Ambas especies de lauráceas son nativas de Madeira y de las Canarias, pero aparentemente no existían en las Azores antes de su introducción deliberada por los humanos en algunas islas. Teniendo en cuenta esta premisa, es de esperar que las islas volcánicas más distantes de los continentes estén colonizadas por un mayor número de especies de plantas zoocóricas que producen semillas pequeñas.

## Los potenciales diseminadores de semillas

Las comunidades de dispersores de semillas en las islas Azores se encuentran entre las más simples del mundo. En estas islas no existen mamíferos terrestres autóctonos que se alimenten de frutos y que puedan dispersar semillas en sus heces (endozoocoria) o incluso enganchadas en su pelaje (epizoocoria). Sin embargo, en algunas islas se han introducido el hurón (*Mustela putorius furo*) y la comadreja (*Mustela nivalis*), que son potenciales dispersores de semillas por epizoocoria. Los perros y los gatos domésticos introducidos en el archipiélago son capaces de dispersar algunas semillas por epizoocoria en los ambientes rurales y en la periferia de los bosques, pero no en el interior de la laurisilva. Tampoco hay ardillas, lirones u otros roedores silvestres nativos, o córvidos, como el arrendajo. Las cuatro especies de murciélagos que habitan el archipiélago no se alimentan de frutos.

Las comunidades de aves están formadas por un número muy escaso de especies potencialmente diseminadoras, notablemente el mirlo común de las Azores (*Turdus merula azorensis*), el estornino pinto (*Sturnus vulgaris granti*), la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla gularis*) y el petirrojo (*Erithacus rubecula*), aunque esta última no habita en algunas islas, como Flores y Corvo. Cabe destacar también que diversas de estas especies están representadas por formas (en este caso subespecies) que son endémicas de las islas y que, por tanto, presentan características distintas a sus representantes coespecíficos del continente euroasiático. Así pues, teniendo en cuenta estas diferencias, no se descarta que otras subespecies de estas islas, como podría ser el caso de la paloma torcaz (*Columba palumbus azorica*) o del pinzón (*Fringilla coelebs moreletti*), pudieran dispersar algunos tipos de semillas más duras que no fueran destruidas en el tracto digestivo (Heleno et al., 2012; véase también Pereira & Mourato, 2012 en relación con las semillas de *Vaccinium cylindraceum*, Ericaceae). El priolo (*Pyrrhula murina*) de São Miguel también puede ser un potencial dispersor de algunas plantas (Heleno et al., 2012), aunque su importancia en las interacciones planta-dispersor sería más bien escasa, dada su baja abundancia y restringida distribución geográfica. Por otra parte, determinadas aves, como el estornino pinto, frecuentan predominantemente ambientes semiabiertos rurales y urbanos en estas islas y raramente los bosques densos.

De este modo, gran parte la dispersión de las semillas de plantas de la laurisilva que producen frutos carnosos suele recaer mayoritariamente en tan solo dos (*T. merula*, *S. atricapilla*) o tres especies de aves (*E. rubecula* también en las islas orientales y centrales). Sin embargo, no se puede obviar que algunas de las aves frugívoras clasificadas como visitantes “ocasionales” (como *Sylvia borin*, *S. cantillans*, *S. communis*, *S. nisoria*, *Turdus iliacus*, *T. migratorius*, *T. naumanni*, *T. pilaris*, *T. philomelos*, *T. torquatus* y *T. viscivorus*) puedan tener un papel significativo en la dispersión de semillas procedentes de otras islas y continentes.

Por último, también es importante tener en cuenta que determinadas aves rapaces al alimentarse de presas frugívoras pueden ingerir y transportar semillas viables que estas presas pudieran contener en el interior de sus tractos digestivos (diplocoria). Este fenómeno de dispersión secundaria de semillas fue registrado en la isla de Lanzarote (archipiélago de las Canarias) a partir del análisis de las regurgitaciones de cernícalos vulgares (*Falco tinnunculus*) y alcaudones reales (*Lanius meridionalis*) que se habían alimentado de lagartos frugívoros (*Gallotia atlantica*) (Nogales et al., 2007). De este modo, es posible que determinados tipos de semillas pudieran haber llegado a las Azores gracias a la dispersión secundaria practicada por aves depredadoras migratorias o de ocurrencia ocasional en este archipiélago.

## La laurisilva

A pesar de esta simplicidad en cuanto a las comunidades de dispersores de semillas, los bosques autóctonos azorianos, comúnmente conocidos como laurisilvas, son estructuralmente bastante complejos y diversos, abrigando un gran número de especies de plantas zoocóricas (Schäfer, 2002). Así pues, el número de especies de plantas zoocóricas de la laurisilva puede llegar a ser incluso mayor (teniendo en cuenta una misma superficie de terreno) que los que se encuentran en determinadas regiones del norte de Europa. En este sentido, la propia laurisilva confiere diversidad estructural y diversidad de biotopos adecuados a la coexistencia de las especies que habitan cada isla o agrupamiento de islas.



Lo que se suele llamar genéricamente de “laurisilva” de la Macaronesia (*sensu lato*) comprende una gran variedad de formaciones vegetales arbóreas. En un *sensu stricto* a la laurisilva del archipiélago de las Azores le corresponde el término técnico “florestas de laurifolia” (Dias, 1996; Trota & Pereira, 2018). Estos bosques son considerados como relictos de las florestas densas e húmedas que se distribuían por el sur de Europa y el norte de África al final del Terciario (Barrón et al., 2010; Fernández-Palacios et al., 2011) (figura 2). Entre las especies de las florestas de laurifolia que producen frutos carnosos cabe destacar algunas tan singulares como *Laurus azorica* (Lauraceae); *Ilex perado* subsp. *azorica* (Aquifoliaceae), *Frangula azorica* (Rhamnaceae), *Picconia azorica* (Oleaceae), *Viburnum theleasei* (Adoxaceae), *Hedera azorica* (Araliaceae) y *Smilax azorica* (Smilacaceae). Se estima que antes de la colonización de estas ínsulas, otras especies debían ser también relativamente frecuentes o incluso abundantes, como el tejo negro (*Taxus baccata*) y la ginja (*Prunus lusitanica* subsp. *azorica*) (Schäfer, 2002).

Aplicándose este *sensu stricto*, otros tipos de formaciones vegetales también son fácilmente reconocibles en este archipiélago, tales como los bosques de *Ilex* (en este caso, *Ilex perado* subsp. *azorica*), los bosques de *Juniperus* (*Juniperus brevifolia*; figura 2), los bosques de *Erica* (*E. azorica*), los bosques de *Morella faya*, etc. (Dias, 1996; Trota & Pereira, 2018).



Figura 2. Floresta de laurifolia mixta (arriba) y bosque bajo de *Juniperus brevifolia* (Cupressaceae) (abajo) en la isla de Flores (Fotos: Juan Carlos Guix).

## Los bosques litorales de dragos

Los “dragos” constituyen un grupo de plantas arborescentes del género *Dracaena*, consideradas como relictos del Terciario y que se distribuyen por parte de Asia, África, la península arábiga y la Macaronesia (Maděra et al., 2020). El nombre popular de estas plantas se debe al hecho de contener un tipo de savia que al oxidarse en contacto con el aire produce una resina de color rojizo (“sangre de drago”) y que ha sido utilizada como esencia medicinal desde épocas anteriores a la Edad Media (Maděra et al., 2020).

El drago, o *dragoeiro* en portugués (en este caso *Dracaena draco*; Asparagaceae), es nativo de la Macaronesia y Marruecos y suele crecer de forma natural junto a las líneas de costa (Schäfer, 2005). Se trata de una especie más bien escasa en estado natural en la Macaronesia. De hecho, se suele encontrar más fácilmente como un elemento ornamental en los jardines y parques repartidos por diversas de sus islas. Por este motivo ha sido considerada como una “especie fantasma” en estado silvestre en el archipiélago de las Canarias (González-Castro et al., 2019).

Hasta épocas muy recientes esta era también su situación en las islas Azores. Por este motivo, con frecuencia se plantean dudas sobre el origen de esta especie en estas islas (Almeida Pérez, 2004; Schäfer, 2005; Marrero & Almeida Pérez, 2012; Maděra et al., 2020). Sin embargo, el drago habría sido relativamente abundante en algunas islas de este archipiélago en el pasado, puesto que el médico alemán H. Müntzer en 1494 reporta la existencia de bosques litorales de *Morella faya* y *Dracaena draco* en la isla de Faial (Schäfer, 2002, 2005). La deforestación en las zonas costeras y posiblemente también la excesiva extracción de la savia de esta planta arborescente habrían mermado sus poblaciones hasta el punto de extinguirla en algunos lugares o de convertirla en mero testimonio en otros.

En octubre de 2019 se estudió una población de esta especie en unos barrancos costeros de la isla de Flores, situados junto al Miradouro das Pedras Brancas (localidad de Lajes das Flores). Este núcleo poblacional está formado por más de 180 especímenes adultos (por tanto, en condiciones de reproducirse) y un número indeterminado de especímenes jóvenes. Los barrancos que constituyen su ambiente natural están orientados al este y sudeste y son de difícil acceso por tratarse de terrenos muy escarpados (figura 3). Así



pues, el número mínimo de 180 ejemplares adultos se ha obtenido mediante estimación con uso de prismáticos desde el puerto de Lajes das Flores y la Praia da Calheta. Debido a que gran parte de estos barrancos se encuentran actualmente colonizados por cañas asiáticas de la especie *Arundo donax* (Poaceae), no se ha podido efectuar una estimación más fiable del número de ejemplares adultos y jóvenes.







Figura 3. Aspecto de los barrancos del Miradouro das Pedras Brancas (Lajes das Flores) donde se estudió la población de dragos (*Dracaena draco*) en octubre de 2019 (Fotos: Juan Carlos Guix).

Los suelos de estos barrancos son pedregosos, con presencia de diversos afloramientos de rocas de dimensiones muy variadas. Los dragos crecen en estos cortados, en áreas de suelos muy erosionados y bien drenados, ya sea en pequeñas terrazas, en drenajes e incluso grietas y fisuras en las rocas. En estos ambientes se han encontrado especímenes adultos fructificando, de entre 1,65 a 4,30 m de altura.

Sus frutos redondeados son de color naranja o amarillo y cada fruto contiene una sola semilla. Mientras que las dimensiones de los frutos de los dragos cultivados en Flores miden entre 17,0-11,0 x 16,5-10,1 mm, sus semillas varían entre 10,0-0,7 x 0,9-0,8 mm (figura 4). La disponibilidad de frutos maduros se produce durante un período bastante dilatado que se sitúa aproximadamente entre octubre y marzo.

Tan solo se ha podido observar al mirlo común de las Azores (*Turdus merula azorensis*) ingiriendo frutos enteros de esta especie. Sin embargo, no se descarta que el estornino pinto (*Sturnus vulgaris granti*) también pueda dispersar sus semillas. González-Castro et

al., (2019) consideran que la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) podría ser también dispersora legítima de estas semillas al transportar los frutos con el pico hasta determinados posaderos y despulparlos selectivamente. Estos autores tampoco descartan que en Canarias la paloma rabiche (*Columba junoniae*) pueda dispersar sus semillas, basándose en el hallazgo de semillas de drago regurgitadas en cautiverio por esta especie.



Figura 4. Aspecto de los frutos de un drago (*Dracaena draco*) plantado en Lajes das Flores (isla de Flores). Octubre de 2019 (Fotos: Juan Carlos Guix).

Posiblemente el núcleo del Miradouro das Pedras Brancas de Lajes das Flores constituye la mayor población (silvestre o asilvestrada) de dragos de todo el archipiélago de las Azores. Se plantean aquí dos hipótesis para explicar la presencia de este núcleo de dragos: 1. Que se trata de una población silvestre residual en la isla; 2. Que se trata de una población subespontánea originada a partir de semillas de especímenes plantados en la isla que fueron dispersadas por aves.

Considerando que no se han encontrado núcleos subespontáneos (ni tan solo pequeños) en otros ambientes similares en esta isla (lo que, en este caso, podría indicar que se trata de individuos escapados de jardines) y considerándose también que los barrancos de Lajes das Flores son de difícil acceso para los humanos, la primera hipótesis parece ser la más plausible. Otro indicio en este sentido es que en estos barrancos existen dragos bastante más viejos que los individuos de esta especie plantados en los jardines próximos. El hecho de que los dragos de los barrancos hayan arraigado en terrenos pedregosos y relativamente pobres y secos (comparados con los terrenos más fértiles y profundos de los jardines, frecuentemente irrigados) hace que su desarrollo sea más lento.

De todos modos, este núcleo pone de manifiesto que en el pasado los dragos probablemente formaban agrupaciones litorales más o menos densas que, junto con otras especies autóctonas, tendrían aspecto de verdaderos bosques. Igualmente, dicha población reabre la posibilidad de que los dragos sean autóctonos en la isla de Flores y en otras islas del archipiélago de las Azores (cf. Schäfer, 2005).

Cabe destacar también que en 1998 se describió una especie nueva de drago de la isla de Gran Canaria (en este caso *Dracaena tamaranae*; Marrero et al., 1998) y que en 2012 se describió una subespecie nueva de Cabo Verde (*Dracaena draco* subsp. *caboverdeana*; Marrero & Almeida Pérez, 2012). Por tanto, sería oportuno revisar la identidad taxonómica de los individuos encontrados en los barrancos de Lajes das Flores.

De acuerdo con la información consultada, dichos barrancos no cuentan con ninguna figura de protección especial en cuanto a la conservación del patrimonio natural. Sería necesario realizar un censo detallado de dicha población, así como también estudios genéticos y ecológicos (entre otros), y dotar a este entorno de un estatus de protección



adecuado que posibilite la supervivencia de esta población a largo plazo. En este sentido, cabría también establecer una estrategia de conservación para los dragos en el archipiélago de las Azores basada en los datos recogidos para esta y otras especies del grupo (véase Maděra et al., 2020). Especialmente interesante y útil sería caracterizar genéticamente esta población de dragos y posiblemente las de otros barrancos y comparar los datos obtenidos con la variabilidad genética de los ejemplares más antiguos plantados en las islas de las Azores y Canarias. De este modo se podría evaluar qué relevancia ecológica y evolutiva tendrían estas poblaciones para la conservación de esta especie en el contexto de las Azores (Robertson et al., 2014).

### **Algunos pocos generalistas**

Por lo general, la dispersión de semillas por animales (zoocoria) es un proceso amplio, o poco específico, en que raramente una especie de planta depende de una única especie de diseminador y viceversa. Lo más frecuente es que las plantas que producen semillas y los potenciales dispersores de este tipo de diásporas formen redes de interacciones, que pueden ser más o menos complejas. Es por ello, por ejemplo, que cuando se introducen plantas foráneas que producen frutos carnosos en un lugar, estas pueden llegar a suministrar alimento a varias especies de animales locales, y algunas o varias de estas acabar dispersando sus semillas.

Por otro lado, la interdependencia es un concepto más complejo cuando se aplica a las interacciones mutualistas planta-dispersor y desde hace varias décadas se ha convertido en un interesante tema de discusión (Armbruster, 2017). Algunos defensores de la escasa o nula interdependencia en este tipo de relación abogan por que las estrategias de las plantas en contar con el mayor número posible de dispersores las convierten automáticamente en poco dependientes (véase el capítulo I de esta serie). De forma similar, por lo general, los animales dispersores si, por la razón que fuera, en un año cualquiera no pudieran contar con un tipo de fruto o semilla determinado, siempre pueden comer otros tipos de alimento. No obstante, en ecosistemas complejos, como es el caso de muchos bosques tropicales, o incluso en ecosistemas muy simples, se han observado algunos tipos de especializaciones e interdependencias.



Por lo general, las redes de interacciones polínicas de las islas oceánicas son más simples y menos diversas que las encontradas en las islas continentales (Traveset et al., 2015). Se ha constatado también que, en las islas más jóvenes del archipiélago de las Canarias, tanto las plantas como los polinizadores animales suelen ser colonizadores generalistas que mantienen interacciones mutualistas amplias y generalizadas, mientras que en las islas geológicamente más antiguas de este archipiélago existe un mayor grado de especialización en las interacciones de polinización (Trøjelsgaard et al., 2013).

El caso de la polinización es bastante similar al de la zoocoria, es decir, se han documentado múltiples ejemplos de interacciones amplias y poco específicas entre polinizadores y plantas, así como también diversos casos de interacciones restrictas e interdependientes. A veces, en algunas islas puede suceder incluso que una misma especie animal desempeñe el papel de polinizador y de dispersor de una misma planta (Olesen & Valido, 2003; Fuster & Traveset, 2019). Pero esto no significa necesariamente que el polinizador-dispersor sea exclusivo y que este hecho, por sí solo, represente un tipo de especialización ecológica (cf. Armbruster et al., 2017). Cuando se documentan casos de interacciones entre polinizadores y plantas, esto no implica que en el futuro no se encuentren más especies que participen también en estas interacciones.

En los ambientes insulares jóvenes, como puede ser el caso de un cono volcánico “recién” emergido en medio del océano, la interdependencia no parece ser un hecho muy probable ni una estrategia exitosa. Al contrario, las plantas y los animales que con frecuencia colonizan estos tipos de ambientes suelen tener estrategias más bien generalistas, incluso cuando se trata de endemismos vegetales (Weissmann & Schaefer, 2017). Así pues, es posible que una especie de planta “recién llegada” a una isla volcánica joven se valga de mecanismos de autofecundación o incluso de partenogénesis, o que al principio se valga de la acción del viento para polinizar sus flores, y luego, más tarde, aparezca un animal que polinice de forma más eficaz estas mismas flores. Al principio puede contar también con un diseminador de semillas poco eficaz y luego se van incorporando nuevos potenciales dispersores. Estos casos explicarían cómo estas plantas colonizan con éxito algunos tipos de ambientes “jóvenes” y, después, a medida que las

interacciones animal-planta se van haciendo más complejas, estas plantas logran colonizar también otros ambientes donde antes no estaban.

De este modo, en las islas geológicamente jóvenes, el hecho de que una planta cuente con pocos o con tan solo una especie diseminadora de sus semillas no debe ser visto como un indicador de especificidad o especialización, sino más bien de simplicidad en las interacciones plantas-frugívoros. Sin embargo, aquí surge una paradoja: ¿qué pasaría si el único o los escasos dispersores de semillas de una especie de planta que empieza a colonizar una isla joven desaparecieran? ¿Esta especie de planta tendría posibilidades de sobrevivir a medio y largo plazo? Lo más probable es que, más tarde o más temprano, nuevos individuos de dicha/s especie/s de dispersores de semillas volvieran a esta isla o incluso aparecieran otras especies. La cuestión es si aún habría plantas cuando estos animales aparecieran o reaparecieran. Así pues, la insularidad puede conllevar también cierto grado de vulnerabilidad en el ámbito de sus ecosistemas e incluso de algunas de las especies que los componen, sobre todo cuando se trata de ambientes únicos y escasos y especies endémicas. No es casualidad, pues, que en las islas oceánicas exista actualmente un gran número de especies en peligro de extinción.

Esta vulnerabilidad no solo afecta a los hábitats y especies, sino incluso al propio genoma de los organismos que los integran. Con frecuencia las poblaciones de animales, plantas y hongos de estas islas presentan una bajísima variabilidad genética derivada del hecho de haber sido iniciadas por pocos (o a veces incluso un único) individuos fundadores (Hamabata et al., 2019). A este factor histórico debemos añadir que estas poblaciones suelen ser más bien pequeñas, habitan ambientes reducidos en superficie y además están sujetas a un número creciente de amenazas antrópicas. Así pues, su vulnerabilidad suele ser aún mayor.

### **Competencia entre plantas por los mutualistas**

Se estima que actualmente cerca de tres cuartas partes de las plantas vasculares que podemos encontrar en el archipiélago pertenecen a especies foráneas introducidas por el ser humano (datos del Jardim Botânico do Faial, 2019). Entre estas plantas, varias están catalogadas a nivel internacional como invasoras o potencialmente invasoras. Pero

incluso aquellas que no son consideradas invasoras pueden producir un impacto sobre el medio ambiente.

Las plantas pueden competir entre sí por sus potenciales mutualistas animales (polinizadores de las flores y dispersores de sus semillas) (Weihe & Neely, 1997; Mack & D'Antonio, 1998; Moragues et al., 2004). Cada vez que un insecto autóctono potencialmente polinizador visita una flor de una planta no nativa, en aquel preciso momento deja de visitar la flor de una planta autóctona. Lo mismo ocurre con los animales frugívoros que se alimentan de frutos de plantas alóctonas. De este modo, la introducción de plantas foráneas frecuentemente interfiere en las interacciones entre los animales y las plantas autóctonos.

Estas interferencias pueden llegar a ser especialmente amplias en las Azores. En la isla de São Miguel, el 59% de las semillas encontradas en 1.121 deposiciones fecales de aves recolectadas en un período de tres años pertenecían a especies foráneas (Heleno et al., 2012).

### **Competencia entre mutualistas**

En el archipiélago de las Azores se han documentado 18 especies de abejas salvajes, un número que es bastante próximo al total de especies de los archipiélagos de Madeira (19 spp.) y Cabo Verde (20 spp.) (Weissmann et al., 2017). Aunque no parece ser un número muy elevado, especialmente si se considera que algunas de estas especies no se encuentran en una o más islas de las Azores (Weissmann et al., 2017), es necesario tener en cuenta que diversas especies de plantas pueden contar también con otros potenciales polinizadores animales (mariposas, coleópteros, dípteros, otras especies de himenópteros, etc.).

Sin embargo, la introducción de la abeja euroasiática (*Apis mellifera*) es un hecho preocupante. Esta especie de abeja se encuentra ya en todas las islas del archipiélago de las Azores (Weissmann et al., 2017), aunque esencialmente como doméstica, es decir, en colmenas gestionadas por humanos. Por su comportamiento, se trata de una especie que puede competir con otras abejas por los recursos florales (véase, por ejemplo, Shavit et

al., 2009 y Henry & Rodet, 2018). En la región mediterránea de Europa, *A. mellifera* ha ido desplazando poco a poco a las abejas salvajes autóctonas en la visita de las flores (Herrera, 2020). Así pues, podría esperarse también que a largo plazo se registrasen impactos en las poblaciones de abejas salvajes autóctonas en estas islas.

Otra cuestión que es necesario considerar es el posible impacto de un cambio o predominio de una nueva especie potencialmente polinizadora sobre el éxito reproductor de las especies de plantas autóctonas. Aunque la gran mayoría de las colonias de abejas euroasiáticas manejadas por el hombre se encuentran en ambientes agrícolas, la proximidad de algunos de estos ambientes a áreas naturales protegidas puede influir en las interacciones planta-polinizador.

### **Especies de plantas foráneas invasoras**

Aunque las Azores aparecen ya representadas en registros cartográficos del siglo XIV (Schäfer, 2005), la ocupación humana de estas islas no tendría lugar hasta el siglo XV, cuando las primeras comunidades de portugueses empezaron a asentarse junto al mar (sin embargo, véase Rull et al., 2017). Desde entonces, numerosas especies vegetales y animales han sido introducidas en estas ínsulas, siendo que diversas de ellas son capaces de colonizar espontáneamente ambientes seminaturales y naturales.

Se han identificado ya más de 1.100 especies de plantas superiores en el archipiélago. El 70% de estas especies fueron clasificadas preliminarmente como naturalizadas y el 24% como indígenas (Schäfer, 2002). Estos números, por sí solos, ya ofrecen una idea aproximada del efecto que ha tenido la colonización europea en estos ecosistemas insulares en los últimos seis siglos. Varias de estas especies foráneas son invasoras de los ambientes insulares, que a su vez se sitúan en un gradiente de conservación que va desde el muy alterado al escasamente alterado por las acciones antropogénicas.

Entre las especies foráneas invasoras que producen un mayor impacto sobre el medio se encuentran el incenso (*Pittosporum undulatum*; Pittosporaceae) y la conteira o cana-roca (*Hedychium gardnerianum*; Zingiberaceae). El incenso es una especie procedente de Australia que fue introducida en el archipiélago para ser empleada como pantalla corta-

vientos, especialmente en las plantaciones de naranjos (Sjögren, 2001; Schäfer, 2005). Existe otra especie de pitósporo, conocida en las Azores como faia-do-norte (*Pittosporum tobira*), procedente de Asia, que fue introducida en estas islas como ornamental. En el archipiélago la faia-do-norte presenta una capacidad de colonización espontánea mucho menor que el incenso, pero va, poco a poco, ganando terreno en ambientes seminaturales y naturales. Por otra parte, la cana-roca procede de la región del Himalaya y el Nepal y fue introducida en las ínsulas como planta ornamental.

Mientras que *P. undulatum* forma extensos bosques en las islas que dominan el dosel arbóreo, *H. gardnerianum* (figura 5) forma núcleos muy densos con un entramado de rizomas que frecuentemente dificulta o incluso impide que otras especies de plantas puedan prosperar. Ambas especies han logrado colonizar desde áreas litorales hasta laderas y cumbres montañosas situadas en cuotas de altitudes relativamente elevadas (en el caso de *H. gardnerianum* incluso en medio de las formaciones de *Juniperus brevifolia*).

Aunque estas especies se vieron beneficiadas por la deforestación, colonizando sobre todo terrenos de antiguos cultivos que fueron progresivamente abandonados en las islas debido al éxodo rural, poco a poco han invadido también antiguas zonas de laurisilva situadas en laderas montañosas (figura 6). En el pasado estas laurisilvas fueron también deforestadas, en algunos casos sucesivas veces, para cubrir la necesidad de leña en las islas. Las semillas del incenso y de la cana-roca son dispersadas por aves frugívoras (ej.: *Turdus merula azorensis*; *Sylvia atricapilla gularis*) por todas las islas, incluso en lugares de difícil acceso para los humanos, lo que dificulta bastante cualquier práctica de control poblacional de estas plantas invasoras. Una única deposición de *T. merula azorensis* puede contener hasta 41 semillas de incenso.



Figura 5. Concentración de cana-roca (*Hedychium gardnerianum*) en los bordes de un cráter de la isla de Flores (arriba) y en un claro de bosque en la isla do Pico (abajo) (Fotos: Juan Carlos Guix).





Figura 6. Aspecto de los bosques de incenso (*Pittosporum undulatum*) en las laderas montañosas de la Ilha do Pico (Fotos: Juan Carlos Guix).

En las antiguas parcelas de cultivos y pastos abandonados donde actualmente prosperan los bosques de incensos, se pueden encontrar también plantas pertenecientes a especies nativas, tales como *Laurus azorica*, *Picconia azorica*, *Ilex perado* subsp. *azorica* y *Morella faya*. Esto significa que estas y otras especies de plantas autóctonas están siendo dispersadas por las aves y son capaces de colonizar también ambientes fuertemente alterados por los humanos, a pesar de la competencia ejercida por el incenso. Lamentablemente, en estos bosques prosperan también la cana-roca y otras especies foráneas, tales como *Psidium cattleianum* (esta última originaria de Brasil). Dado que en los jardines de muchas casas con frecuencia se plantan también hiedras comunes (*Hedera helix*), una especie procedente del continente próximo, no se descarta que diversas hiedras que colonizan espontáneamente estos bosques pertenezcan también a esta especie introducida.

Otras especies foráneas dispersadas por aves, como *Solanum mauritianum*, *S. asperolanatum*, *S. jasminoides*, *S. dulcamara*, *S. villosum*, *S. chenopodioides*, *S. linnaeanum*, *S. chrysotrichum*, *S. laxum*, *S. marginatum*, *S. lycopersicum*, *S. pseudocapsicum* y *S. americanum*, también colonizan determinados ambientes de diversas ínsulas del archipiélago (Schäfer, 2005; Trota & Pereira, 2018). Desde luego, es sorprendente la cantidad de especies foráneas pertenecientes al género *Solanum* que son capaces de colonizar espontáneamente las Azores. Algunas de estas especies, como *S. mauritianum*, se han convertido en invasoras en diversas regiones continentales e insulares.

Una de las explicaciones o argumentos que frecuentemente se postulan para explicar el gran número de plantas foráneas colonizadoras o invasoras de los ambientes insulares repartidos por todo el mundo es que muchas de las islas volcánicas relativamente pequeñas, como es el caso de las Azores, presentan una flora autóctona relativamente pobre en especies. Así pues, esto crearía mayores oportunidades ecológicas para que las especies recién llegadas colonizaran estos ambientes. Este argumento se basa también en la “hipótesis de la naturalización” postulada por Charles Darwin, según la cual los organismos foráneos recién llegados tendrían mayores probabilidades de convertirse en invasores en un ambiente dado cuando otras especies estrechamente relacionadas o evolutivamente próximas estuvieran ausentes (Schaefer et al., 2011; Borges et al., 2019).

## Especies de animales foráneos invasores

A lo largo de la historia de la ocupación humana de las Azores, estas islas han recibido también especies de animales que frecuentemente interactúan de forma antagonista con plantas autóctonas. Entre estos animales cabe destacar especies de roedores, como *Mus musculus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus*, el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) y aves, como *Carduelis chloris*, *Estrilda astrild* y *Psittacula krameri*. Todas estas especies son predadores potenciales de semillas de especies de plantas autóctonas y alóctonas. Algunas, como el conejo, son capaces incluso de depredar semillas de plantas autóctonas (como las de *Juniperus brevifolia*; Rumeu et al., 2011) y dispersar semillas de plantas alóctonas (como las de *Carpobrotus edulis*; Aizoaceae).

Otra especie que interactúa de forma antagonista con plantas nativas es el gamo europeo (*Dama dama*) introducido en el Monte Brasil (isla Terceira) y que pastorea sobre especies de plantas autóctonas, tanto del sotobosque de la laurisilva como en los márgenes y áreas de vegetación abierta. Cabe destacar que el hecho de que no existiese ninguna especie de mamífero herbívoro en las Azores antes de la llegada de los europeos a este archipiélago vuelve más vulnerables a las plantas autóctonas, ya que estas presentan escasas adaptaciones para hacer frente a la herbivoría. De este modo, una gran incidencia de la herbivoría sobre especies de plantas nativas de un lugar podría favorecer aún más a determinadas plantas foráneas invasoras.

Sin embargo, se sabe que algunas especies de mamíferos introducidas en otros archipiélagos son capaces de integrarse rápidamente en las redes de interacciones mutualistas y empezar a dispersar semillas de plantas autóctonas. Este es el caso de la marta (*Martes martes*) y la garduña (*Martes foina*) en la isla de Mallorca e Ibiza, respectivamente (archipiélago de las Islas Baleares). Aunque se trata de mamíferos carnívoros, estos mustélidos se alimentan también de una gran variedad de frutos carnosos presentes en sus hábitats naturales y son también importantes dispersores de semillas (Virgós et al., 2010; Escribano-Avila et al., 2012).

No existen martas ni garduñas en las Azores, pero sí comadrejas (*Mustela nivalis*). Las comadrejas pueden llegar a dispersar también, en menor medida, algunos tipos de



semillas en las heces, incluso de especies de plantas foráneas como cactus del género *Opuntia* (Padrón et al., 2011).

Por último no debemos olvidar que algunos animales domésticos, como vacas, caballos, ovejas, cabras y perros, ingieren en ocasiones semillas de plantas y son capaces de transportarlas en el tracto digestivo (endozoocoria) y dispersarlas en las heces o, en el caso de otras especies de plantas, adheridas en el pelaje (epizoocoria). Incluso los humanos somos capaces también de dispersar semillas de determinadas plantas por medio de la endozoocoria (ej.: *Psidium cattleianum* y *Rubus ulmifolius*), o adheridas en la ropa (ej.: *Bidens pilosa*, *Xanthium* spp.). De hecho, muchas de las especies foráneas de plantas epizoocóricas habrían llegado a estas islas a través de animales domésticos o junto con otras semillas utilizadas para sembrar pastizales.



## **Agradecimientos**

Agradezco a todas las personas que han prestado su apoyo logístico en los trabajos de campo y ayuda en la fase final de edición de este capítulo. En especial a Isabel Alves, Francisco Pimentel, Joachim Holl, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López Mercader. Al personal del Jardim Botânico do Faial. A Diana Mota y Noemí Cortés por la revisión del castellano de este texto.

## Referencias bibliográficas

Almeida Pérez, R.S. 2004. *Dracaena draco* (L.) L. Pp.: 680-681. In: *Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España* (Bañares, Á.; Blanca, G.; Güemes, J.; Moreno, J.C. & Ortiz, S., eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid. 1069 p.

Armbruster, W.S. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional Ecology* 31: 88-100. DOI: 10.1111/1365-2435.12783

Barrón, E.; Rivas-Carballo, R.; Postigo-Mijarra, J.M.; Alcalde-Olivares, C.; Vieira, M.; Castro, L.; Pais, J. & Valle-Hernández, M. 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: a synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 382-402.

Borges, P.A.V.; Santos, A.M.C.; Elias, R.B. & Gabriel, R. 2019. The Azores Archipelago: Biodiversity erosion and conservation biogeography. *Encyclopedia of the World's Biomes*. Pp. 101-113. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11949-9>

Dias, E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo.

Escribano-Avila, G.; Sanz-Pérez, V.; Pías, B.; Virgós, E.; Escudero, A. & Valladares, F. 2012. Colonization of abandoned land by *Juniperus thurifera* is mediated by the interaction of a diverse dispersal assemblage and environmental heterogeneity. *PLoS ONE* 7(10): e46993. DOI: 10.1371/journal.pone.0046993

Esteves, C.F.; Costa, J.M.; Vargas, P.; Freitas, H. & Heleno, R.H. 2015. On the limited potential of Azorean fleshy fruits for oceanic dispersal. *PLoS ONE* 10(10): e0138882. DOI: 10.1371/journal.pone.0138882

Fernández-Palacios, J.M.; Nascimento, L.; Otto, R.; Delgado, J.D.; Garcia-Del-Rey, E.; Arevalo, J.R. & Whittaker, R.J. 2011. A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. *Journal of Biogeography* 38: 226-246.

Fuster, F. & Traveset, A. 2019. Evidence for a double mutualistic interaction between a lizard and a Mediterranean gymnosperm, *Ephedra fragilis*. *AoB PLANTS* 11: plz001; DOI: 10.1093/aobpla/plz001

González-Castro, A.; Pérez-Pérez, D.; Romero, J. & Nogales, M. 2019. Unraveling the seed dispersal system of an insular "ghost" dragon tree (*Dracaena draco*) in the wild. *Front. Ecol. Evol.* 7: 39. DOI: 10.3389/fevo.2019.00039

Hamabata, T.; Kinoshita, G.; Kurita, K.; Cao, P.-L.; Ito, M.; Murata, J.; Komaki, Y.; Isagi, Y. & Makino, T. 2019. Endangered island endemic plants have vulnerable genomes. *Commun. Biol.* 2: 244. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0490-7>

Hansen, D.M. 2006. *Ecology, evolution and conservation of plant-animal interactions in islands*. PhD Thesis. University of Zurich. 192 p. <https://doi.org/10.5167/uzh-163565>

Heleno, R.H.; Ramos, J.A. & Memmott, J. 2012. Integration of exotic seeds into an Azorean seed dispersal network. *Biol. Invasions*. DOI: 10.1007/s10530-012-0357-z

- Heleno, R. & Vargas, P. 2015. How do islands become green? *Global Ecol. Biogeogr.* 24: 518-526.
- Henry, M. & Rodet, G. 2018. Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific Reports* 8: 9308. DOI: 10.1038/s41598-018-27591-y
- Herrera, C.M. 2020. Gradual replacement of wild bees by honeybees in flowers of the Mediterranean Basin over the last 50 years. *Proc. R. Soc. B.* 287: 20192657. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2657>
- Jöks, M. & Pärtel, M. 2019. Plant diversity in Oceanic archipelagos: realistic patterns emulated by an agent-based computer simulation. *Ecography* 42: 740-754. DOI: 10.1111/ecog.03985
- Kaiser-Bunbury, C.N.; Traveset, A. & Hansen, D.M. 2010. Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 131-143. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.10.002>
- Mack, R.N. & D'Antonio, C.M. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 195-198.
- MacArthur, R.M. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Maděra, P.; Forrest, A.; Hanáček, P.; Vahalík, P.; Gebauer, R.; Plichta, R.; Jupa, R.; Van Rensburg, J.J.; Morris, M.; Nadezhdina, N.; Vaničková, L.; Jura-Morawiec, J.; Wiland-Szymańska, J.; Kalivodová, H.; Lengálová, K.; Rejžek, M. & Habrová, H. 2020. What we know and what we do not know about dragon trees? *Forest* 11, 236; DOI: 10.3390/f11020236
- Marrero, A. & Almeida Pérez, R.S. 2012. A new subspecies, *Dracaena draco* (L.) L. subsp. *caboverdeana* Marrero Rodr. & R. Almeida (Dracaenaceae) from Cape Verde Islands. *International Journal of Geobotanical Research* 2: 35-40.
- Marrero, A.; Almeida, R.S. & González-Martín, M. 1998. A new species of wild dragon tree, *Dracaena* (Dracaenaceae) from Gran Canaria and its taxonomic and biogeographic implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 128: 291-314.
- Moragues, E.; Traveset, A.; Suehs, C. Affre, L. & Médail, F. 2004. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native species. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition (Pp. 1-8). In: *Proceedings 10<sup>th</sup> MEDECOS Conference, April 25 – May 1, Rhodes, Greece*. Millpress, Rotterdam.
- Nogales, M.; Padilla, D.P.; Nieves, C.; Illera, J.C. & Traveset, A. 2007. Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic Badlands. *Journal of Ecology* 95: 1394-1403.
- Olesen, J.M. & Valido, A. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18: 177-181.
- Padrón, B.; Nogales, M.; Traveset, A.; Vila, M.; Martínez-Abrain, A.; Padilla, D.P. & Marrero, P. 2011. Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands. *Biological Invasions* 13: 831-844.

Pereira, M.J. & Mourato, C. 2012. Effects of bird ingestion on seed germination of *Vaccinium cylindraceum* (Ericaceae), an endemic species of the Azores archipelago. *Botany* 90 (5), p. 373+. Accessed 10 July 2020.

Reyes-Betancort, J.A.; Santos Guerra, A.; Rosana Guma, I.; Humphries, C.J. & Carine, M.A. 2008. Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Islands endemic flora. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65: 25-45.

Robertson, J.M.; Langin, K.M.; Sillett, T.S.; Morrison, S.A.; Ghalambor, C.K. & Funk, W.C. 2014. Identifying evolutionarily significant units and prioritizing populations for management on islands. *Monographs of the Western North American Naturalist* 7: 397-411.

Rull, V.; Lara, A.; Rubio-Inglés, M.J.; Giralt, S.; Gonçalves, V.; Raposeiro, P.; Hernández, A.; Sánchez-López, G.; Vázquez-Loureiro, D.; Bao, R.; Masqué, P. & Sáez, A. 2017. Vegetation and landscape dynamics under natural and anthropogenic forcing on the Azores Islands: A 700-year pollen record from the São Miguel Island. *Quaternary Science Reviews* 159: 155-168. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.01.021>

Rumeu, B.; Elias, R.B.; Padilla, D.P.; Mello, C. & Nogales, M. 2011. Differential seed dispersal systems of endemic junipers in two oceanic Macaronesian archipelagos: the influence of biogeographic and biological characteristics. *Plant Ecol.* 212: 911-921. DOI: 10.1007/s11258-010-9875-x

Schaefer, H.; Hardly, O.J.; Silva, L.; Barraclough, T.G. & Savolainen, V. 2011. Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores. *Ecology Letters* 14: 389-396.

Schäfer, H. 2002. *Chorologie und diversität der flora der Azoren / Chorology and diversity of the Azorean flora*. PhD Thesis. Universität Regensburg. 130 p.

Schäfer, H. 2005. *Flora of the Azores. A Field Guide*. Margraf Publishers & Backhuys Publishers. 346 p.

Shavit, O. ; Dafni, A. & Ne'eman, G. 2009. Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel – Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences* 57: 171-183. DOI : 10.1560/IJPS.57.3.171

Sjögren, E. 2001. *Plants and flowers of the Azores / Pflanzen und blumen der Azoren / Plantas e flores dos Açores* (Sjögren, J., ed.). Os Montanheiros. Angra do Heroísmo. 191 p.

Traveset, A.; Tur, C.; Trøjelsgaard, K.; Heleno, R.; Castro-Urgal, R. & Olesen, J.M. 2015. Global patterns of mainland and insular pollination networks. *Global Ecol. Biogeogr.* 25 (7). DOI: 10.1111/geb.12362

Trøjelsgaard, K.; Báez, M.; Espadaler, X.; Nogales, M.; Oromí, P.; La Roche, F. & Olesen, J.M. 2013. Island biogeography of mutualistic interaction networks. *J. Biogeogr.* 40: 2020-2031.

Trota, A.N. & Pereira, M.J. 2018. *Natural history of the Azores*. Geotrota. Ponta Delgada. 170p.

Vanderpoorten, A.; Rumsey, F. & Carine, M. 2007. Does Macaronesia exist? Conflicting signal in the bryophyte and pteridophyte floras. *American Journal of Botany* 94: 625-639. DOI: 10.3732/ajb.94.4.625



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>

Virgós, E.; Cabezas-Díaz, S.; Mangas, J.G.; & Lozano, J. 2010. Spatial distribution models in a frugivorous carnivore, the stone marten (*Martes foina*): is the fleshy-fruit availability a useful predictor? *Animal Biology* 60: 423-436.

Weihe, P.E. & Neely, R.K. 1997. The effects of shading on the competition between purple loosestrife and broadleaved cattail. *Aquatic Botany* 59: 127-138.

Weissmann, J.A. & Schaefer, H. 2017. The importance of generalist pollinator complexes for endangered island endemic plants. *Arquipelago. Life and Marine Sciences* 35: 23-40.

Weissmann, J.A.; Picanço, A.; Borges, P.A.V. & Schaefer, H. 2017. Bees of the Azores: an annotated checklist (Apidae, Hymenoptera). *ZooKeys* 642: 63-95.