

# Interacciones mutualistas entre animales y plantas

## III. Insularidad: islas continentales

Juan Carlos Guix



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

**Interacciones mutualistas entre animales y plantas**  
**III. Insularidad: islas continentales**

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. III. Insularidad: islas continentales. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 9, 43 pp.

Portada: Los pequeños pájaros frugívoros de la familia Thraupidae suelen realizar desplazamientos regionales, dispersando así semillas de numerosas especies de plantas. En la foto se puede apreciar a *Hemithraupis ruficapilla*, una especie forestal que habita en las zonas litorales del este de Brasil. Foto: Renato Paiva.

## **Interacciones mutualistas entre animales y plantas**

### **III. Insularidad: islas continentales**

Juan Carlos Guix

*Las islas continentales son fragmentos de tierra firme separados de la costa más cercana por extensiones de mar poco profundas. Estas prolongaciones de los continentes tienen un pasado geológico y biológico muy cercano a las respectivas líneas de costa a las que están ligadas, con ecosistemas bastante similares a las grandes masas de tierra, pero al mismo tiempo con características distintivas. Por su proximidad a los litorales continentales mantienen con ellos importantes flujos de semillas gracias a la zoocoria, incluyendo la antropocoria.*

## **Dispersión de semillas en islas continentales del sudeste de Brasil**

Las islas continentales con relieve montañoso de la costa sudeste de Brasil iniciaron su proceso de formación a partir del final de la última glaciación, entre el final del Pleistoceno y el inicio del Holoceno. En esta época, el nivel del mar empezó a subir de forma considerable hasta el punto de aislar las montañas y las planicies litorales más elevadas situadas en antiguas penínsulas. Este proceso de elevación del nivel del mar comenzó hace alrededor de 11.900 años y alcanzó su máxima altura en torno a los 4.770 y los 4.490 años antes del presente. Hace aproximadamente 4.600 años, el nivel del mar descendió unos 2,5 metros hasta situarse en los niveles actuales (Castro et al., 2014). De esta forma, gran parte de las islas montañosas localizadas a lo largo de la costa de los estados brasileños de São Paulo y Río de Janeiro, estaban unidas a la cordillera atlántica, la gran cadena montañoso conocida como “Serra do Mar” (Castro et al., 2014; Jesus et al., 2017; Alves Martins et al., 2020). Entre estas ínsulas de mayor tamaño se encuentran la isla del Cardoso y la isla de São Sebastião (Ilha do Cardoso e Ilha de São Sebastião, en portugués), ambas situadas en la costa del estado de São Paulo.

Cuando los primeros colonos europeos llegaron a la costa este de Brasil, esta amplia región se encontraba densamente cubierta por extensos bosques lluviosos de tipo tropical y subtropical, conocidos como pluvisilvas atlánticas o bosques lluviosos costeros de Brasil (cf. Hueck, 1972). Estos bosques, junto con los bosques subtropicales húmedos que se adentran en el interior del sudeste y sur de Brasil hasta el sudeste de Paraguay y el norte de Argentina (conocidos regionalmente como “bosques misioneros”), constituyen el gran bioma de la “Mata Atlântica” (véase Joly et al., 2014, para una clasificación de los distintos tipos de bosques que engloba esta denominación).

La Mata Atlântica es uno de los biomas con mayor diversidad biológica del planeta y presenta algunos de los grandes centros de endemismos de especies del Nuevo Mundo (Murray-Smith et al., 2009; Castuera-Oliveira et al., 2019; Rosa et al., 2020). Dada su gran extensión, la Mata Atlântica *sensu lato* limita con otros grandes biomas sudamericanos, como el Cerrado (sabanas) y el Gran Chaco. Durante algunos de los períodos climáticos favorables a la expansión de los bosques húmedos del Terciario y del Cuaternario, la región norteña de la Mata Atlântica habría estado en contacto con los bosques lluviosos

amazónicos e intercambiado especies vegetales y animales con este bioma florestal, tales como el açai (*Euterpe oleracea*), la surucucu (*Lachesis muta*) y el cricrió (*Lipaugus vociferans*). Por otra parte, en el sur del continente, durante los pulsos de retracción y expansión de los bosques húmedos, el bioma de la Mata Atlântica habría asimilado también otros elementos, como sería el caso de los bosques de araucaria (*Araucaria angustifolia*), de los cuales actualmente aún persisten algunos reductos en el sur y en el sudeste de Brasil y en el extremo nordeste de Argentina (Hueck, 1972; Navarro Rau, 2005).

Actualmente el bioma de la Mata Atlântica se encuentra representado tan solo por fragmentos forestales de características y dimensiones muy variadas, más o menos aislados entre sí por cultivos cerealistas y forestales, así como por pastizales para el ganado vacuno, infraestructuras viarias y zonas urbanas. En Brasil, la suma de estos fragmentos forestales representa hoy día entre el 11,4% y el 16% de la superficie total que antaño abarcaba este bioma en el país (Ribeiro et al., 2009). Así pues, se trata de unos de los biomas más diversos y al mismo tiempo más amenazados del mundo.

Como las islas del Cardoso y de São Sebastião no son más que fragmentos de la cordillera atlántica que durante el Holoceno fueron separados del continente por estrechos canales de mar, se encuentran también mayoritariamente cubiertas por bosques lluviosos costeros. De este modo, considerando que los bosques de las islas continentales del sudeste de Brasil experimentaron ya procesos naturales de fragmentación forestal hace varios miles de años, estas ínsulas nos brindan la oportunidad de entender algunos de los efectos a largo plazo de estos procesos en las interacciones mutualistas entre animales y plantas.

### **Isla del Cardoso**

Isla de 15.100 hectáreas situada en el extremo sur del estado de São Paulo, junto a la frontera con el estado de Paraná. Esta porción de tierra se encuentra separada del continente por el estrecho canal de Ararapira. A pesar de que gran parte de la isla está formada por un relieve montañoso (cuyo punto más elevado alcanza los 840 m de altitud), en ella existen también extensas planicies costeras de suelos arenosos. De este

modo, en esta ínsula domina el bosque lluvioso costero (de vertientes montañosas y de planicie costera) y, en menor medida, existen restingas arbustivas y arbóreas, así como también manglares de *Rhizophora mangle* (Barros et al., 1991).

La isla del Cardoso y las cercanas islas de Cananéia y Comprida, integran una extensa área estuarina conocida como complejo estuarino-lagunar de Cananéia-Iguape o Lagamar. La mayor parte de la superficie de la isla se encuentra incluida en el Parque Estadual da Ilha do Cardoso (13.500 ha).

### **Isla de São Sebastião**

Isla montañosa de 33.593 hectareas situada en la costa norte del estado de São Paulo, cuya altitud máxima alcanza los 1.379 m. El canal que separa esta isla del continente tiene entre 1,7 y 3,5 km de ancho y entre 4,5 y 46 m de profundidad (Ângelo, 1989). Está cubierta mayoritariamente por bosques lluviosos costeros de vertientes montañosas. Junto a la isla de São Sebastião hay diversas islas menores (ej.: Búzios, Vitória, Pescadores, Serraria, Sumítica, Figueira, Lagoa, Cabras) que se encuentran aún parcialmente cubiertas de vegetación nativa (Ângelo, 1989; PEIb, 2015) y que constituyen el archipiélago de Ilhabela. Gran parte de la superficie de esta y otras islas, así como también de diversos islotes que componen el archipiélago, se encuentran incluidas en el Parque Estadual de Ilhabela (en total sumarían una superficie de 27.025 ha).

### **Potenciales dispersores de semillas en la isla de São Sebastião**

La isla de São Sebastião tiene un largo historial de extinciones locales de especies de vertebrados, reintroducciones (por tanto, de especies autóctonas) e introducciones (especies foráneas). Entre estas especies se encuentran diversos potenciales dispersores y depredadores de semillas. Esta peculiar situación ecológica (véase Harrison, 2017) posibilita identificar algunos factores relacionados con el papel de determinadas especies en los patrones de dispersión de semillas de medianas y grandes dimensiones.

### *Especies de vertebrados*

Los primeros datos sobre la presencia de especies de vertebrados en la isla de São Sebastião provienen de un informe de Hernann von Ihering publicado en 1897 por el Museu Paulista (actualmente, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo) (Ihering, 1897). En esta publicación H. von Ihering presenta una breve lista de los mamíferos hallados en la isla en esta época, entre los cuales se encuentran la ardilla del sudeste de Brasil (*Guerlinguetus brasiliensis*), la paca (*Cuniculus paca*) y el macaco-prego (cf. *Sapajus nigritus*). Este autor comenta también que, basándose en informaciones de los isleños, no existían en esta isla, en 1896: “Bugio [*Alouatta guariba clamitans*], Mono [*Brachyteles arachnoides*] ... Gambá (*Didelphys aurita* Wied)[*Didelphis aurita*], anta (*Tapirus americanus* L.) [*T. terrestris*], porcos do matto (*Dicotyles*) [*Pecari/Tayassu*], veados (*Cervus*) [*Mazama* sp./spp.]... agutí [*Dasyprocta* sp.]... como tambien os Coatis (*Nasua*) [*N. nasua*]”.

En relación con las aves, Ihering (1897) relata que existían entonces: “... Macuco [*Tinamus solitarius*], Jacu-tinga [*Pipile jacutinga*],... mas faltam [pero faltan]... Inambú [*Crypturellus* sp./spp.]”.

Aunque Ihering (1897) enfatiza que las informaciones obtenidas en la época eran “provisionales e incompletas”, este naturalista hizo una observación especialmente relevante en relación con la ausencia de determinadas especies en esta isla y que, a su vez, se encontraban en el continente próximo: “Isto nos faz crêr que a fauna da ilha é apenas uma parte isolada da do continente visinho, mas uma fauna empobrecida [Esto nos lleva a creer que la fauna de la isla es tan solo una parte aislada de la del continente vecino, pero una fauna empobrecida]”.

En 1929 H. Luederwaldt publicó una lista de vertebrados de la isla de São Sebastião que incluye “*Didelphis marsupialis* L. subsp. *aurita* Wied” [*Didelphis aurita*] (Luederwaldt, 1929).

Mucho más tarde, Müller (1966, 1968) y Olmos (1996) citan la presencia de la paca (*Cuniculus paca*) y el macuco (*Tinamus solitarius*), sin embargo no incluyen a la zarigüella (género *Didelphis*), al agutí (género *Dasyprocta*), ni tampoco a los inambús (*Crypturellus*



spp.). De hecho, los agutíes, así como los jacus (*Penelope* sp./spp.), nunca fueron mencionados por estos y otros autores (cf. Guix et al., 2005). Sin embargo, es muy difícil saber si estas especies existían o no en la isla antes de la llegada de los primeros colonos portugueses (siglo XVI), ya que las primeras listas de especies empezaron a hacerse tan solo a finales del siglo XIX. Por otra parte, Olmos (1996) comenta que la presencia de *Tinamus solitarius*, combinada con la ausencia de *Crypturellus* spp. en la isla de São Sebastião representa la situación opuesta a la que suele encontrarse en gran parte de los fragmentos forestales aislados en el estado de São Paulo (véase Willis, 1979).

No obstante, desde comienzos de la década del 2000, diversos isleños han transmitido informaciones sobre avistamientos de agutíes (*Dasyprocta* sp.) en zonas boscosas de la isla de São Sebastião. El 30 de diciembre de 2009 la presencia de *Dasyprocta leporina* en la isla fue confirmada a partir de una foto de Marcelo Dutra.

Teniendo en cuenta las especies de aves que participan en los procesos de dispersión o depredación de semillas en áreas de bosque lluvioso costero situadas en el continente próximo, en la actualidad cabe destacar la ausencia en la isla de São Sebastião de *Ramphastos vitellinus*, *Pteroglossus bailloni*, *Penelope obscura bronzina* y *Penelope superciliaris* (como especies diseminadoras de semillas) y de *Crypturellus* spp. (como depredadoras de semillas). Al mismo tiempo, destaca la presencia de *Ramphastos toco* en la isla de São Sebastião, especie que no es autóctona de las florestas costeras de Brasil, y que ha sido avistada regularmente en esta isla desde 2009 (Guix, 2010; 2017) (tabla I).

En 2007 se detectó, por primera vez, la presencia de *Pyroderus scutatus*, Cotingidae en la isla (Xavier Larruy & Laura Puyol, com. pers., 2007), una especie capaz de diseminar semillas relativamente grandes (Guix, 1995, 1996). En 2010 dicha especie volvió a ser detectada en la isla.

El teiú (*Tupinambis merianae*; Teiidae) es una de las pocas especies de reptiles del sudeste de Brasil capaces de ingerir frutos y de dispersar semillas (Kiefer & Sazima, 2002; Castro & Galetti, 2004). Dicha especie habita no solo en la isla de São Sebastião sino también en las islas de la Vitória y Búzios (Equipe de Herpetofauna del Plano de Manejo

del Parque Estadual de Ilhabela; PEIb, 2015).

En los últimos años se han recogido además diversas informaciones de isleños (incluyendo guarda-bosques) relacionadas con la aparición de tortugas terrestres en zonas boscosas de la isla de São Sebastião (Guix, 2010). Recientemente se han podido comprobar algunos de estos registros, tratándose en todos ellos de jabutis-de-cabeça-vermelha (*Chelonoidis carbonarius*), una especie foránea en la isla que es frecuentemente mantenida como mascota en diversas regiones de Brasil. Si esta especie de quelonio consiguiera reproducirse y colonizar con éxito la isla, este hecho probablemente tendría un efecto considerable en los patrones de dispersión de algunas especies de plantas, ya que estas tortugas terrestres son capaces de ingerir y diseminar semillas relativamente grandes (cf. Sobral-Souza et al., 2017).

Familias/especies	Áreas continente	Isla de S. Sebastião
<b>REPTILES</b>		
<b>Testudinidae:</b>		
<i>Chelonoidis carbonarius</i>		<i>i ?</i>
<b>MAMÍFEROS</b>		
<b>Tapiridae:</b>		
<i>Tapirus terrestris</i>	X	
<b>Cebidae:</b>		
<i>Alouatta guariba</i>	X	
<i>Brachyteles arachnoides</i>	X	
<i>Sapajus nigritus</i>	X	X
<b>Dasyproctidae:</b>		
<i>Dasyprocta leporina</i>	X	<i>i o r</i>
<b>Echimyidae:</b>		
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	X	
<i>Phyllomys thomasi</i>		X
<i>Trinomys iheringi</i>	X	X
<b>Sciuridae:</b>		
<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	X	X
<b>Phyllostomidae:</b>		
16 spp. frugívoras*	X	X

Familias/especies	Áreas continente	Isla de S. Sebastião
<b>AVES</b>		
<b>Cracidae:</b>		
<i>Penelope obscura</i>	X	
<i>Pipile jacutinga</i>	X	X
<b>Ramphastidae:</b>		
<i>Pteroglossus bailloni</i>	X	
<i>Ramphastos dicolorus</i>	X	X
<i>Ramphastos vitellinus</i>	X	
<i>Ramphastos toco</i>		<i>i</i>
<i>Selenidera maculirostris</i>	X	X
<b>Cotingidae:</b>		
<i>Carpornis cucullata</i>	X	X
<i>Pyroderus scutatus</i>	X	X
<i>Procnias nudicollis</i>	X	X

Tabla I. Especies de vertebrados diseminadoras de semillas de medianas y grandes dimensiones que habitan en la isla de São Sebastião y/o en áreas continentales próximas (Serra do Mar) con bosques lluviosos costeros.

*i* = especie introducida; *r* = especie reintroducida en la isla.

Obs.: La mayoría de las especies/grupos de mamíferos y aves que constan en esta tabla son capaces de dispersar semillas de diámetro superior a 19 mm.

\* Equipe de Mastofauna del Plano de Manejo del Parque Estadual de Ilhabela; PEIb (2015).

### *Comparación con otras islas*

Las islas continentales de la costa sudeste de Brasil presentan composiciones florísticas y faunísticas que pueden variar considerablemente entre sí en función de sus respectivas áreas (superficies), relieves, distancias del continente y los impactos antrópicos a los que han sido sometidas.

Comparando algunas de las especies de mamíferos citadas con las de otras islas de la costa sudeste de Brasil con características similares (ej.: superficies, relieves) y también con bosques lluviosos costeros se ponen en evidencia algunas diferencias en cuanto a la composición faunística. Por ejemplo, en la isla Grande (Ilha Grande; 19.300 ha), situada en el litoral sur del estado de Río de Janeiro, habitan *Dasyprocta leporina* (Dasyproctidae)

y *Alouatta guariba* (Atelidae). Sin embargo, en esta isla no ha sido registrada la presencia ni de *Cuniculus paca* (especie depredadora de semillas), ni tampoco de *Sapajus nigritus* (especie diseminadora/predadora de semillas) (véase Pereira et al., 2001), una situación que es precisamente la inversa a la encontrada en la isla de São Sebastião a finales del siglo XX. En isla Grande no existen crácidos (*Pipile jacutinga*, *Penelope* spp.) y tan solo se encuentra una especie de ranfástido (en este caso, *Selenidera maculirostris*) (Alves & Vecchi, 2009).

Por otra parte, en la isla del Cardoso habitan *Dasyprocta leporina* y *Alouatta guariba clamitans* (Guix, 1997; São Bernardo, 2004), mientras que en la isla de São Sebastião nunca ha sido detectado *A. guariba* (cf. Olmos, 1996; Guix et al., 2005). El tapir (*Tapirus terrestris*) es una especie autóctona que no ha sido localizada en la isla del Cardoso desde hace décadas (São Bernardo, 2004), pero que podría alcanzar la ínsula atravesando el estrecho canal que la separa del continente cercano sin grandes dificultades. En cuanto a la aves frugívoras de gran tamaño, en la isla del Cardoso existen tres especies de crácidos (*Pipile jacutinga*, *Penelope obscura bronzina* y *Penelope superciliaris*), mientras que en la isla de São Sebastião tan solo habita *Pipile jacutinga*.

Cabe remarcar que la isla Grande tiene características similares a la isla de São Sebastião y la isla del Cardoso. Aunque se sitúa a aproximadamente 2 km de distancia de la costa sur del vecino estado de Río de Janeiro (portanto, a mayor distancia del continente próximo), tiene una superficie equiparable a las dos islas de la costa paulista. Su relieve también es de tipo montañoso y alcanza una altitud máxima de 1.031 m. Se encuentra mayoritariamente cubierta por bosque lluvioso costero y, en menor medida, por restingas y manglares. Al igual que las islas de São Sebastião y del Cardoso, isla Grande fue colonizada por europeos y parcialmente cultivada con caña de azúcar, café, plátanos y otros frutales. Así pues, hoy día sus bosques remanescientes se encuentran en estadios de sucesión ecológica similares a las dos grandes islas de la costa de São Paulo (Fróes, 2017).

## Los megafritos en las islas continentales

Aunque a escala geológica el tiempo de aislamiento de estas ínsulas en relación con el continente próximo es muy pequeño, desde el punto de vista ecológico este contexto insular es sumamente interesante, puesto que nos permite hacer inferencias acerca de los posibles efectos de los procesos de fragmentación forestal experimentados por extensas zonas de la Mata Atlântica en los últimos siglos. Si a esto añadimos las extensas y variadas interferencias antrópicas (deforestaciones, incendios, etc.) ocurridas en estas islas en los últimos siglos, se podría suponer que los bosques insulares de la costa este de Brasil experimentarían un proceso de progresivo empobrecimiento en cuanto al número de especies de plantas. Sin embargo, los datos recogidos por diferentes grupos de investigadores no apuntan a una clara pérdida de diversidad biológica. Por ejemplo, hasta el año 1991 se habían registrado ya 986 especies de plantas fanerógamas repartidas en 134 familias en la isla del Cardoso, incluyendo 118 especies pertenecientes a la familia Orchidaceae y 70 especies de Myrtaceae (Barros et al., 1991). No obstante, sí que se han detectado indicios de empobrecimiento en las redes de interacciones formadas por algunas plantas y los animales dispersores de sus semillas.

Determinadas especies de plantas existentes en estas islas producen frutos carnosos con semillas de diámetro superior a 19 mm, conocidos genéricamente como “megafritos”. Muchas de estas plantas son dispersadas por animales relativamente grandes en los bosques atlánticos brasileños del continente, pero ya extinguidos en diversas de estas islas. Así pues, en estos contextos insulares de aparente empobrecimiento de las redes de interacciones plantas-frugívoros/granívoros, es especialmente interesante conocer cuáles son los diseminadores actuales de estas plantas.

### Palmeras (Arecaceae)

La isla de São Sebastião presenta una notable riqueza de especies de palmeras nativas (Arecaceae), entre las cuales se encuentran: *Astrocaryum aculeatissimum*, *Attalea dubia*, *Bactris setosa*, *Syagrus pseudococos*, *Syagrus romanzoffiana*, *Lytocaryum weddellianum*, *Euterpe edulis* y, como mínimo, tres especies de *Geonoma* (incluyendo *G. elegans*). En

diversas zonas boscosas se encuentran también *Livistona chinensis/australis*, dos especies foráneas invasoras que fueron introducidas en la isla como ornamentales.

Tres de las especies de palmeiras encontradas en la isla de São Sebastião producen megafritos: *Astrocaryum aculeatissimum* (dimensiones de los frutos: 51,8-43,4 x 40,8-39,2 mm), *Syagrus pseudococos* (dimensiones de los frutos: 59,1-43,5 x 43,0-32,7 mm; semillas: 48,8-39,3 x 31,1-28,9 mm) y *Attalea dubia* (dimensiones de los frutos: 63,2-52,4 x 40,8-38,1 mm; semillas: 53,7-46,6 x 36,7-35,8 mm) (figura 1).

Todas estas especies de palmeras habitan en el continente próximo (Barros et al., 1991; Oliveira et al., 2014), incluyendo las dos especies de *Livistona* (en este caso, como introducida). Cabe destacar también la presencia de *Astrocaryum aculeatissimum* en la isla de la Vitória (superficie: 221,3 ha; situada a 38 km de distancia del continente), isla del Mar Virado (119 ha), isla de Prumirim (30 ha) e incluso en la pequeña isla de la Ponta (6,5 ha), así como agrupamientos densos de *Syagrus pseudococos* en la isla de la Vitória (Vagner de Araujo Gabriel, com. pers., 2010).





Figura 1. Frutos de *Syagrus pseudococos* (arriba) y *Astrocaryum aculeatissimum* (abajo) (Arecaceae). Cada recuadro en la escala equivale a 20 mm (Fotos: Juan Carlos Guix)

### ***Eugenia* spp. (Myrtaceae)**

Se han identificado ya 13 especies de *Eugenia* autóctonas en la isla de São Sebastião (Equipe de Vegetación y Flora Terrestres del Plano de Manejo del Parque Estadual de Ilhabela; PEIb, 2015). Algunas de las que producen frutos y semillas de grandes dimensiones (ej.: *Eugenia mosenii*) son destacables en los contextos insulares.

*Eugenia mosenii* es considerada por algunos autores como sinónimo de *Eugenia magnifica*. Normalmente cada fruto contiene una única semilla (figura 2), pero a veces también puede contener dos o tres semillas (frutos: 98,5-41,8 x 56,2-41,2 mm; semillas: 47,8-34,1 x 27,9-23,6 mm). Por sus características, la dispersión de *E. mosenii* es de tipo zoocórico. Sin embargo, en 2010 se encontraron frutos enteros de esta especie flotando

en el río de Castelhanos (junto a la playa de Castelhanos). Considerando que es frecuente también encontrar árboles de esta especie de mirtácea creciendo junto a los márgenes de ríos y riachuelos, es posible que sus semillas puedan ser dispersadas también a través de la hidrocoria.



Figura 2. Frutos de *Eugenia mosenii* (Myrtaceae) de la zona de Castelhanos, en la isla de São Sebastião, sudeste de Brasil. Cada recuadro en la escala equivale a 20 mm (Fotos: Juan Carlos Guix).



### ***Licania* spp. (Chrysobalanaceae)**

Existen al menos seis especies de *Licania* en los bosques de la isla de São Sebastião (PEIb, 2015), con frutos y semillas de una gran variedad de formas y tamaños (Guix et al., 2005). Algunas de ellas, como el oiti (*Licania tomentosa*), producen frutos y semillas relativamente grandes, pero también con dimensiones y formas muy variadas. Esta elevada variabilidad intraespecífica de las dimensiones de los frutos y semillas podría permitir a *L. tomentosa* contar con un mayor número de dispersores potenciales de sus semillas (ej.: *Pipile jacutinga*, *Ramphastos dicolorus*, *Pyroderus scutatus*, *Dasyprocta* spp., entre otros). Por otra parte, la elevada variabilidad interespecífica de las dimensiones de los frutos/semillas de *Licania* spp. en la isla podría reducir la competición entre estas plantas por los potenciales dispersores de sus diásporas.

Dimensiones de los frutos maduros de *Licania tomentosa* encontrados en la zona de Castelhanos: frutos: 43,4-41,5 x 39,1-38,6 mm; semillas: 36,8-35,7 x 26,8-24,1 mm.

### ***Dioclea* cf. *wilsonii* (Fabaceae)**

Medidas de la legumbre: 143,8-141,9 x 54,2-51,4 mm

Semillas: 34,6-33,7 x 31,1-29,9 mm

Obs.: Actualmente diseminadas por humanos (semillas frecuentemente recolectadas para la confección de artesanía tradicional)

### **Semillas encerradas en cápsulas o recubrimientos muy fibrosos**

### ***Posoqueria* spp. (Rubiaceae)**

*Posoqueria acutifolia*, *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae). Frutos conocidos localmente como “bagas-de-macaco” o “laranjinhas-de-macaco”.

Diseminación por primates arborícolas, en el caso de la isla de São Sebastião: *Sapajus nigritus* (Cebidae).

## Passifloraceae

Al menos cinco especies de *Passiflora* habitan la isla de São Sebastião (PEIb, 2015). Se trata de plantas que a menudo son dispersadas por animales capaces de abrir los recubrimientos fibrosos de los frutos maduros (ej.: primates arborícolas, mamíferos carnívoros y marsupiales didélfidos). Los humanos (sobre todo los niños y niñas) son también importantes diseminadores de estas semillas por vía endozoocórica.

Además de las especies de plantas descritas anteriormente (productoras de frutos en forma de cápsulas, legumbres y otros tipos de recubrimientos formados por tejidos densos y fibrosos), otras especies con frutos de características similares se hallan en la isla de São Sebastião, tales como: *Hymenaea courbaril* e *Inga sessilis* (Fabaceae). En el caso de *Eriotheca pentaphylla* (Malvaceae), esta característica se observa tan solo cuando los frutos no están maduros y las semillas no están completamente desarrolladas. Así pues, en este caso, los monos capuchinos (en la isla, *Sapajus nigritius*) actúan esencialmente como depredadores de semillas.

En conjunto estas plantas producen semillas de medianas y grandes dimensiones (en un rango de entre 5 y 21 mm de diámetro y/o longitud) que, cuando están maduras, se encuentran protegidas por recubrimientos duros e inaccesibles para gran parte de las especies de animales frugívoros, sobre todo las aves. En otras áreas de bosques lluviosos costeros del sudeste de Brasil estos recubrimientos duros y fibrosos frecuentemente son abiertos por especies de primates arborícolas de medianas y grandes dimensiones (Atelidae y Cebidae) y por roedores que, en algunos casos, diseminan sus semillas en lugares aptos para su germinación (Guix, 1995, 1996; Guix et al., 2005) (tabla I).

En este sentido, cabe esperar que la reciente introducción o reintroducción de agutíes (*Dasyprocta leporina*) en la isla de São Sebastião enriquezca las redes de dispersión de semillas grandes, como es el caso de algunas especies de palmeras (ej.: *Astrocaryum aculeatissimum*, *Attalea dubia* y *Syagrus pseudococos*), *Hymenaea courbaril*, *Licania* spp., entre otras.

## Plantas alóctonas diseminadas por animales

Tal y como ocurre en muchas islas oceánicas y continentales repartidas por todo el mundo, durante siglos las islas del sudeste de Brasil han incorporado un gran número de especies de plantas foráneas, varias de ellas clasificadas como invasoras.

Por su pasado colonial, el archipiélago de São Sebastião y el archipiélago del complejo estuarino-lagunar de Cananéia-Iguape, contienen especies de plantas procedentes de diferentes continentes y regiones, en especial de Asia. Estas especies fueron transportadas a estas islas por los portugueses, sobre todo en los siglos XVII y XVIII, y más tarde también por los neobrasileños (especialmente a partir del siglo XX). Una elevada proporción de estas especies es dispersada, en el ámbito de cada isla, por animales (zoocoria).

Se han identificado diversas especies de plantas alóctonas (foráneas) que producen frutos carnosos y que crecen espontáneamente en el interior del Parque Estadual de Ilhabela (isla de São Sebastião, isla de Búzios y otras islas del archipiélago): *Coffea* spp. (Rubiaceae), *Livistona chinensis*, *L. australis* (Arecaceae), *Schefflera actinophylla* (Araliaceae), *Psidium guajava* (Myrtaceae), *Carica papaya* (Caryaceae), *Eriobotrya japonica* (Rosaceae).

Ambas especies de *Livistona* se comercializan de forma habitual en el sudeste de Brasil y pueden encontrarse en jardines privados y públicos de la isla de São Sebastião. Dado que es muy difícil identificar con seguridad a las plántulas y los individuos jóvenes de ambas especies que colonizan espontáneamente zonas naturales y seminaturales, con frecuencia no se puede cuantificar el impacto de una u otra especie en concreto. En estas circunstancias, lo recomendable es considerar el impacto conjunto de ambas especies (*L. chinensis/australis*) (figura 3).

A estas especies hay que añadir *Terminalia catappa* (Combretaceae) y *Cocos nucifera* (Arecaceae), que crecen también en las islas menores del archipiélago que integran el Parque Estadual de Ilhabela.

Cabe destacar que se han identificado ya más de 40 especies de plantas foráneas que producen frutos carnosos en jardines, huertos y centros de comercialización de plantas en la isla de São Sebastião, entre ellas diversas especies clasificadas como invasoras en otros parques y regiones, tales como: *Schefflera actinophylla* (Araliaceae), *Archontophoenix cunninghamiana*, *Caryota urens*, *Euterpe oleracea* (Arecaceae), *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), *Ligustrum lucidum*, *Ligustrum ovalifolium* (Oleaceaceae), *Morus nigra* (Moraceae), *Pittosporum undulatum*, *Pittosporum tobira* (Pittosporaceae), *Eriobotrya japonica* (Rosaceae) y *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae).

En la isla de Búzios, diversas especies de plantas foráneas productoras de frutos carnosos fueron halladas en los huertos de pescadores caiçaras a comienzos de la década de 1990, entre otras *Terminalia catappa* (Combretaceae), *Coffea arabica* (Rubiaceae) y *Syzygium cumini* (Myrtaceae) (Begossi et al., 1993).



Figura 3. Ejemplar adulto de *Livistona chinensis* (Arecaceae) creciendo en el margen de un bosque del sudeste de Brasil (Foto: Juan Carlos Guix).

## **Interferencias en los sistemas de polinización de las plantas**

### *Competición potencial por polinizadores*

Para que se puedan formar semillas, es necesario que se produzca la polinización. Las flores de gran parte de las angiospermas necesitan polinizadores animales que, según cada caso, pueden ser invertebrados (ej.: moscas, hormigas, avispas, abejas, escarabajos) y/o vertebrados (ej.: lagartijas, aves, murciélagos). Incluso diversas especies de angiospermas cuyas flores son polinizadas por el viento (anemofilia) con frecuencia aumentan la eficiencia de la polinización gracias a la visitación floral por parte de insectos (entomofilia). De este modo, es frecuente que ambos procesos combinados (ambofilia) jueguen un papel importante en la producción de un gran número de frutos (Culley et al., 2002; Friedman & Barrett, 2008; Abrahamczyk et al., 2020).

En la isla de São Sebastião aproximadamente la mitad de las observaciones diurnas de visitación de flores de especies de plantas foráneas suelen corresponder a insectos, mientras que cerca de la otra mitad corresponden a las aves (la mayoría realizadas por colibríes, tales como *Thalurania glaucopis*, *Ramphodon naevius*, *Eupetomena macroura* y *Amazilia* spp.). Las abejas que visitan estas flores pertenecen tanto a especies autóctonas (Apidae, tribus Meliponini y Euglossini) como foráneas (en este caso, *Apis mellifera*; Apidae, tribu Apini).

En la isla de São Sebastião habitan diversas especies de abejas autóctonas pertenecientes a los géneros *Trigona*, *Paratrigona*, *Plebeia* (Meliponini) y *Euglossa* (Euglossini) entre otras (Marilda Cortopassi Laurino, com. pers., 2010). En la isla de Búzios (755 ha, 24 km de distancia del continente) fueron halladas cinco especies de Euglossini, y en la isla de la Vitória (221,3 ha, 38 km de distancia del continente), otras tres, la mayoría de las cuales pertenecen a los géneros *Euglossa* y *Exaerete* (Boff et al., 2010).

La oferta de grandes variedades y cantidades de flores de plantas alóctonas por toda la isla de São Sebastião (especialmente en jardines, huertos y centros de comercialización de plantas situados entre 0 y 100 m de altitud), podría afectar a la polinización de

especies de plantas autóctonas, por un efecto de competición por los polinizadores animales (Brown et al., 2002; Mitchell et al., 2009; Vanbergen et al., 2017).

### **Interferencias en los sistemas de dispersión de semillas por animales**

#### *Competición potencial por los diseminadores de semillas*

Las plantas que producen frutos carnosos pueden competir entre ellas por los animales diseminadores de semillas (Aslan & Rejmánek, 2012). La colonización espontánea de plantas autóctonas en áreas urbanas de la isla de São Sebastião, indica que existen importantes flujos de semillas entre las áreas naturales de la isla y las áreas antropizadas (Guix, 2007). Así pues, los dispersores de semillas (especialmente aves y murciélagos frugívoros) pueden transportar tanto diásporas de especies vegetales autóctonas de las florestas nativas de esta isla hacia las zonas antropizadas como semillas de plantas alóctonas de áreas antropizadas hacia florestas nativas situadas dentro de los límites del Parque Estadual de Ilhabela.

Evidentemente, este fenómeno representa un grave problema de doble vía que pone en peligro la diversidad biológica de las áreas naturales protegidas en este y otros parques (Guix, 2013): por un lado, puede producir un incremento en la competición entre las plantas por los potenciales dispersores de sus semillas y, por otro, promueve la colonización de los espacios naturales por especies de plantas foráneas que, a su vez, pueden convertirse en invasoras.

#### *Simplificación de los patrones de dispersión de semillas*

Por lo general, las interacciones mutualistas entre plantas que producen frutos carnosos y animales que diseminan semillas no son específicas sino más bien amplias. De este modo, cada especie de planta suele tener varios diseminadores de sus semillas (con frecuencia pertenecientes a más de un gran grupo zoológico), puesto que un animal frugívoro o granívoro generalmente consume frutos o semillas de varias especies y grupos de plantas. Al consumir una gran diversidad de frutos y semillas, los animales obtienen una amplia variedad de nutrientes y además evitan asimilar concentraciones muy elevadas de

compuestos químicos potencialmente tóxicos para sus organismos (Herrera, 1982, 1985; Rosenthal & Janzen, 1979; Stiles, 1989; Guix & Ruiz, 1998; Tsahar et al., 2002). Por otro lado, las plantas, al poder contar con un número considerable de potenciales diseminadores de sus semillas (pertenecientes a grupos zoológicos distintos y con hábitos variados), tienen mayores posibilidades de colonizar ambientes diversos y ampliamente distribuidos (Herrera, 1982; Jordano, 1995; Corlett, 1996; Carreira et al., 2020).

La mayoría de las especies de plantas leñosas de los bosques lluviosos costeros de Brasil (*sensu* Hueck, 1956, 1972) es dispersada por animales, siendo pocas las plantas diseminadas exclusivamente por medio de otros mecanismos (ej.: anemocoria, hidrocoria, autocoria) (Negrelle, 2002; Tabarelli & Peres, 2002). Así pues, los descensos acentuados de las poblaciones de los animales potencialmente diseminadores de semillas pueden reducir significativamente la capacidad de colonización de diversas especies de plantas (Bleher & Böhning-Gaese, 2001; Maunder et al., 2002). En consecuencia, las disrupciones en los patrones de dispersión de semillas pueden ocasionar cambios demográficos que afecten a la estructura genética de las poblaciones de árboles, palmeras, arbustos, lianas y pequeñas plantas herbáceas (Pacheco & Simonetti, 2000; Moles & Westoby, 2004; Cristóbal-Pérez et al., 2020), a la composición de las comunidades vegetales (Boissier et al., 2020; Wandrag et al., 2017; Zambrano et al., 2020), así como interferir en interacciones más complejas en las que participan también otros organismos (Guix & Ruiz, 1995, 1997, 2000).

En las plantas angiospermas, el tamaño de los frutos y de las semillas se asocia con determinadas características de los animales diseminadores de diásporas vegetales (Jordano, 1995; Case & Tarwater, 2020; Dracxler & Kissling, 2020). De este modo, las dimensiones de los frutos y de las semillas pueden restringir el número de especies capaces de transportarlas. A partir de los datos recogidos en diferentes continentes ha sido posible detectar una tendencia general: cuanto mayor es el tamaño de la semilla, menor es el número de especies de animales diseminadores con los que puede contar (véase Leighton & Leighton, 1983; Corlett, 1998; Kitamura et al., 2002)(tabla II). De esta forma, las especies de plantas que producen semillas grandes (cubiertas o no por pulpas carnosas) en general tienen más posibilidades de perder a sus potenciales diseminadores animales (debido a las extinciones a escala local o regional) que las especies que producen semillas pequeñas (Guix, 1995; Meehan et al., 2002).

Por lo general, las probabilidades de extinción local de especies diseminadoras de semillas son mayores en áreas pequeñas y aisladas (como es el caso de la mayoría de las islas y de los fragmentos forestales pequeños) que en áreas y bosques extensos (como ocurre en muchas zonas continentales) (Guix, 1995, 1996; Bennett & Robinson, 2000; Meehan et al., 2002; Ochoa-Gaona et al., 2004; Cramer et al., 2007). Cabe destacar que los estudios sobre los patrones de dispersión de semillas de grandes dimensiones en florestas tropicales y subtropicales son de gran interés para la conservación de los ambientes insulares. En este sentido, la zoocoria juega un papel fundamental en la conservación de la diversidad biológica (figura 4).

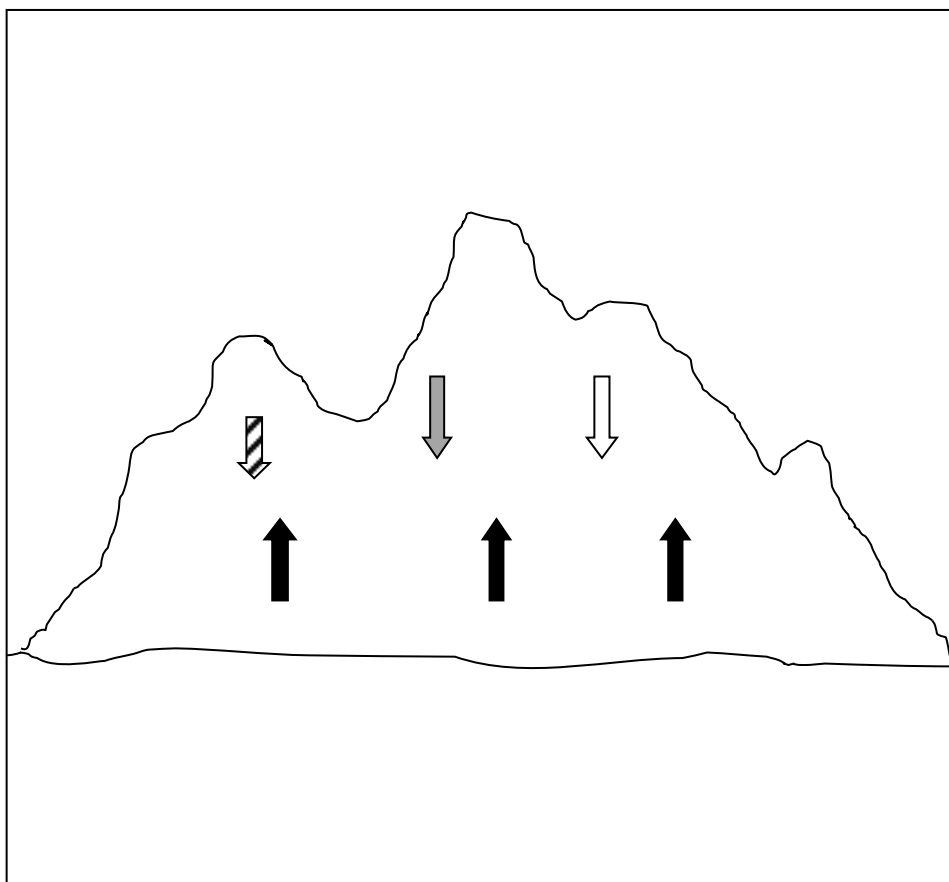


Figura 4. Esquema general que resume, de forma simplificada, los síndromes de dispersión de semillas en islas marinas (continentales y oceánicas) con relieve montañoso, cubiertas por bosques tropicales y subtropicales. Las flechas que indican hacia abajo representan la autocoria (dispersión por las mismas plantas), la barocoria (dispersión por gravedad), la hidrocoria (dispersión por el agua de las lluvias, arroyos, riachuelos y ríos) y la anemocoria (dispersión por el viento). Las flechas que señalan hacia arriba representan la zoocoria (dispersión por animales), con una gran diversidad de patrones y, en menor medida, la anemocoria (dispersión por el viento) (modificado de Guix, 2010).



Cuando los patrones de dispersión de semillas se ven afectados por extinciones locales de frugívoros/granívoros de medianos y gran tamaño (o por el descenso acentuado de sus poblaciones), los flujos de semillas y la colonización de plantas que producen diásporas grandes en las zonas más elevadas de las islas normalmente son bajos. De esta forma, los bosques situados en cuotas de altitudes más elevadas pueden perder diversidad biológica hasta el punto de quedar ecológicamente empobrecidos.

Este esquema nos permite comprender mejor de qué manera determinadas especies de plantas zoocóricas (ej.: de la familia *Arecaceae*, palmeras) han podido sobrevivir en islas continentales relativamente pequeñas del sudeste de Brasil, tales como la isla de los Franceses, ES (15,6 ha) (véase por ejemplo Ferreira, 2007). Incluso algunas islas diminutas, como es el caso de la isla de Urubuqueçaba (de tan solo 0,2 ha), existen palmeras indaiás (*Attalea dubia*) y grandes cantidades de gerivás (*Syagrus romanzoffiana*) (Cyrillo et al., 2011).

Otro problema vinculado con la conservación de las especies de plantas que producen semillas grandes está relacionado con la tendencia de estas semillas a ser diseminadas a distancias menores que las semillas pequeñas (véase Howe et al., 1985; Hedge et al., 1991; Brewer, 2001; Clausen et al., 2002; Charalambidou & Santamaría, 2002, Silvius & Fragoso, 2003, Cramer et al., 2007 y las referencias bibliográficas en estas publicaciones). Así pues, tanto los intercambios genéticos entre poblaciones de plantas que producen semillas grandes como la capacidad de estas plantas para colonizar áreas y ambientes nuevos, pueden llegar a ser mucho menores que en el caso de las plantas con dispersión zoocórica que producen semillas pequeñas.

De este modo, cabe destacar la ausencia (por posible extinción local) de las siguientes especies de animales diseminadoras de semillas de grandes dimensiones en la isla de São Sebastião: *Tapirus terrestris* (Tapiridae), *Alouatta guariba clamitans* (Atelidae), *Penelope obscura bronzina* y/o *P. superciliaris* (Cracidae), *Ramphastos vitellinus*, *Pteroglossus bailloni* (Ramphastidae). A estas especies hay que añadir también *Dasyprocta leporina* (Dasyproctidae), una especie que estuvo ausente en la isla durante, como mínimo, todo el siglo XX.

Las ausencias de *R. vitellinus* y *P. bailloni* en la isla podrían verse parcialmente compensadas por una mayor densidad poblacional de *Ramphastos dicolorus* (Martín, 2000). Por otro lado, las poblaciones de algunas especies diseminadoras de semillas de medianas y grandes dimensiones se mantienen muy bajas (ej.: *Sapajus nigritus*) y han ido en franco descenso en los últimos años (ej.: *Pipile jacutinga*) (Guix, 2010).

<b>Especies que producen:</b>		
	<b>Semillas pequeñas</b>	<b>Semillas grandes</b>
Número de semillas producidas	elevado	bajo
Número de especies de animales dispersoras de semillas	elevado	bajo
Vulnerabilidad a la extinción local de los animales dispersores de semillas	baja	elevada
Distancias de dispersión de las semillas	grandes	pequeñas
Supervivencia durante las primeras fases de colonización (plántulas y plantas jóvenes)	baja	?
Capacidad de colonizar nuevos ambientes (incluyendo los que han sido alterados por los humanos)	elevada	baja

Tabla II. Comparación entre las estrategias “r” y “k” de reproducción en las plantas que producen frutos carnosos (semillas recubiertas por pulpa o arilos) en los bosques lluviosos costeros de Brasil, de acuerdo con Guix et al. (2005).

## Conectividad

Tal y como se indica al comienzo de este capítulo, la isla de São Sebastião está separada de la zona litoral continental más próxima por un canal de mar cuya anchura varía entre 1,7 y 3,5 km. A pesar de esta separación geográfica, desde la óptica ecológica la isla no está completamente aislada del continente. Y tampoco lo está de las islas vecinas. Diversas especies de aves (y posiblemente también de murciélagos) procedentes de las zonas continentales atraviesan este canal y visitan regularmente o esporádicamente esta isla. Entre los vertebrados que probablemente visitan la isla de São Sebastião habría más de 50 especies de aves migratorias y divagantes, potenciales dispersoras de semillas, sobre todo passeriformes pertenecientes a las familias Turdidae, Thraupidae, Tyrannidae y Cotingidae (Olmos, 1996; Guix 2005).

Cabe destacar también que en el canal que separa la isla de São Sebastião del continente próximo se ubican algunos islotes menores que a veces pueden ser utilizados por algunas especies de aves a modo de “portaviones” en sus trayectos sobre el mar. Incluso el mismo terminal de carga y descarga de petróleo de Porto Grande que, desde el continente, avanza decenas de metros hacia el mar puede cumplir la función de puesto de descanso para pequeñas aves frugívoras que intentan cruzar el canal.

Por otra parte, la isla de São Sebastião probablemente sea importante también como área intermediaria para algunas aves y murciélagos que pueden desplazarse entre el continente y las islas más distantes de la costa continental, como es el caso de la isla de Búzios (superficie: 755 ha, situada a 24 km de distancia del continente) y la isla de Vitória (superficie: 221,3 ha; situada a 38 km de distancia del continente). De este modo, las tres islas comparten diversas especies de aves (ej.: *Turdus* spp., *Ramphocelus bresilius*, *Tangara sayaca* y varias especies de Tyrannidae) y murciélagos frugívoros (ej.: *Artibeus fimbriatus*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, *Glossophaga soricina*, *Platyrrhinus lineatus*, *Sturnira lilium*) (PEIb, 2015) capaces de dispersar semillas pequeñas y medianas. Estas especies habitan también los bosques maduros y secundarios del continente próximo (Velazco et al., 2010; PEIb, 2015). Para que el flujo de aves y murciélagos frugívoros continúe existiendo es fundamental que los bosques nativos del continente sean también preservados.

Sin embargo, con base en las listas de especies de vertebrados frugívoros disponibles, la diseminación de semillas grandes entre las islas, y entre estas y el continente es, probablemente, muy baja. Posiblemente una de las pocas especies de aves frugívoras capaces de transportar semillas de tamaño mediano (y eventualmente también algunas semillas de gran tamaño) y que aparentemente atraviesa el canal de São Sebastião es el pavó (*Pyroderus scutatus*, Cotingidae). Por otra parte, el gran número de interferencias antrópicas diversas (deforestación, urbanización, etc.) en la zona oeste de la isla de São Sebastião y en el continente próximo, dificulta cada vez más la conectividad entre ambas áreas.

Algunas especies de aves rapaces que no suelen ser clasificadas como dispersoras de semillas, también tienen esta capacidad, aunque en menor medida. Entre ellas destacan el caracara (*Caracara plancus*; Falconidae), los zopilotes y las auras (Cathartidae) (véase Galetti & Guimarães, 2004 y referencias). El caracara puede transportar semillas relativamente grandes en el pico (exozoocoria) o depredar animales frugívoros que contengan semillas enteras en el tracto digestivo (doble endozoocoria), pudiendo así actuar como dispersor primario y secundario (Galetti & Guimarães, 2004). El zopilote común (*Coragyps atratus*) en determinadas situaciones puede llegar a ingerir semillas (potencial endozoocoria) (Elías, 1987), o, en el caso de *Cathartes burrovianus*, cargarlas en el pico hasta otras áreas (exozoocoria) (Batista-da-Silva & Souza, 2014). Esta acción en sí misma podría tener una escasa importancia en el contexto de las redes de interacciones mutualistas si no fuera por el hecho de que estas aves son capaces de desplazarse a grandes distancias y algunas son también visitantes habituales de las islas del este de Brasil.

### **Influencias antrópicas en los patrones de dispersión de semillas**

Tal y como se ha expuesto anteriormente, las interferencias antrópicas sobre los procesos naturales de transporte de semillas por animales en las islas continentales sobre todo tienen como consecuencias la simplificación de los patrones de dispersión de semillas (a raíz de extinciones locales causadas o inducidas por los humanos) y el aumento de la competencia entre las plantas por sus potenciales polinizadores, diseminadores de diásporas y por los lugares de colonización (esencialmente por la

introducción masiva de especies de plantas foráneas).

Otro tipo de interferencia consistiría en la introducción/reintroducción de especies de frugívoros/granívoros consideradas autóctonas, pero que, en un contexto insular que ha cambiado radicalmente en los últimos siglos, puede resultar problemática. Un buen ejemplo de este fenómeno es lo que ha ocurrido en las últimas décadas en la isla Anchieta, situada en la costa norte del estado de São Paulo. Esta ínsula de 828 ha está separada del continente próximo por tan solo 0,49 km de mar. De forma similar a lo acontecido en otras islas de la costa este de Brasil, Anchieta fue ampliamente deforestada y cultivada en el pasado. Después de varias décadas del casi absoluto abandono de la agricultura de subsistencia, los bosques secundarios remanentes empezaron a recuperarse lentamente. Algunas especies vegetales vulnerables o en peligro de extinción presentes en esta isla, como la palmera juçara (*Euterpe edulis*), consiguieron perdurar gracias a la dispersión de sus semillas por tordos (*Turdus* spp.) y otras aves frugívoro-insectívoras de pequeño tamaño.

En 1983 se realizó una operación de *rewilding* en esta isla que esencialmente consistió en liberar ejemplares (excedentes del Zoológico de São Paulo) de especies de reptiles y mamíferos (Guix, 2017). Entre los animales liberados en la isla se encontraban la capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) y dos especies de agutíes (*Dasyprocta* spp.). Debido a la ausencia de depredadores naturales, al cabo de un tiempo, las capibaras y los agutíes se propagaron rápidamente y colonizaron toda la isla. Sus densidades poblacionales aumentaron extraordinariamente (Fadini, 2005) hasta el punto de afectar gravemente a los bosques nativos. A medida que las poblaciones de capibaras y agutíes aumentaron, estos roedores consumieron gran parte de la vegetación de esta isla, incluyendo las semillas, plántulas y plantas jóvenes de juçara y otras especies de palmeras nativas (ej.: *Astrocaryum aculeatissimum*, *Syagrus pseudococos*) (Fadini, 2005).

Aunque los agutíes dispersan semillas de un gran número de especies de plantas en la Mata Atlántica, en las condiciones de la isla Anchieta han actuado esencialmente como depredadores de semillas. Actualmente los efectos causados por ambas especies de roedores persisten y ejemplifican cómo determinadas actuaciones (que en un principio parecen bien intencionadas) pueden provocar un grave impacto en la diversidad

biológica de un lugar si no se atiende a la complejidad de las interacciones entre animales y plantas, así como entre unas especies de animales y otras.

En menor medida, las especies foráneas de roedores introducidas en la mayoría de las islas continentales del sudeste de Brasil (*Rattus norvegicus*, *Rattus rattus* y *Mus musculus*) probablemente han causado un impacto considerable en la depredación de semillas de determinadas especies autóctonas. En algunas de estas islas, *R. rattus* y *R. norvegicus* parecen haberse adaptado muy bien a la vida en los bosques nativos. Así pues, en la isla del Cardoso no es raro observar a *R. norvegicus* alimentándose de plantas y animales marinos en los manglares, durante la marea baja. Ambas especies de *Rattus* suelen caer en las trampas para pequeños mamíferos instaladas en la restinga y en el bosque lluvioso de las llanuras litorales de esta isla. Un examen de sus heces confirma que en varias de ellas aparecen numerosos fragmentos pequeños de semillas que fueron ingeridas por estos roedores. Lamentablemente, el nivel de impacto de estas especies en las islas del sudeste de Brasil no ha sido aún cuantificado ni tampoco convenientemente evaluado (véase Harper & Bunbury, 2015, para una revisión de los efectos de estos roedores en otras islas tropicales).

### **El papel de los humanos en la dispersión de semillas**

La presencia humana en las islas continentales del sudeste de Brasil se remonta a más de 8.000 años atrás. Los registros más antiguos corresponden mayoritariamente a los *sambaquis*, un nombre regional utilizado para designar las acumulaciones de grandes cantidades de restos de moluscos (conchas de bivalvos y caracoles) y, en menor medida, de restos de peces y mamíferos que se encuentran repartidos por la costa oriental brasileña (Calippo, 2004; Villagran et al., 2018). Tanto las islas del Cardoso y de São Sebastião como varias de sus respectivas islas vecinas y el mismo litoral continental contienen vestigios arqueológicos de este tipo (Calippo, 2004; Bendazzoli et al., 2009; Bendazzoli, 2014; PEIb, 2015).

Estas concentraciones de moluscos (*shell mounds*, en inglés) son el resultado de la actividad recolectora de alimento marino y estuarino practicada por grupos humanos (en este caso, los *sambaquieiros*) que habitaban este litoral hace aproximadamente entre

10.500 y 1.000 años y que habrían alcanzado su mayor desarrollo poblacional entre 5.000 y 3.000 años atrás (Bendazzoli, 2014; Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020).

Además de vestigios de origen animal, en los *sambaquis* repartidos por el litoral del sudeste y del sur de Brasil se encontraron también restos de semillas, sobre todo de palmeras como *Euterpe edulis* y de especies pertenecientes a los géneros *Syagrus*, *Astrocaryum*, *Attalea* y *Butia* (Arecaceae), así como también de otras plantas pertenecientes a las familias Myrtaceae, Chrysobalanaceae y Annonaceae (Scheel-Ybert, 2013; Bendazzoli, 2014; Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020). En este tipo de yacimientos también son frecuentes los *quebra-coquinhos*, herramientas líticas que se considera que eran utilizadas para romper el endocarpio de los pequeños cocos de las especies de palmeras de la región (Bendazzoli et al., 2009; Bendazzoli, 2014).

Los datos referentes a la ocupación humana durante este período abren la posibilidad de que los sambaquieiros navegasen a lo largo de la línea litoral y entre diversas islas continentales. Si fuera así, es posible que transportaran semillas (por exo- y endozoocoria) entre el litoral continental y las islas, así como entre islas.

Aproximadamente entre 2.000 y 1.000 años atrás, los *sambaquis* de grandes dimensiones van desapareciendo de la costa sudeste de Brasil. Entre 3.000 y 500 años atrás, esta gran región fue progresivamente ocupada por otros grupos humanos, en este caso, por horticultores ceramistas, como los indígenas proto-jê y tupi (en el litoral norte del sudeste de Brasil; Bendazzoli, 2014) y los guaraní (ej.: en el extremo sur del estado de São Paulo y en los estados de Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul; Cavalcante Gomes, 2018). Aparte de la horticultura, estos grupos también practicaban la caza, la pesca y la recolección vegetal y, por tanto, dispersarían semillas de numerosas especies de plantas nativas (figura 5).



Figura 5. Abrigo de piedra con restos de industria lítica y fragmentos de cerámica indígena antigua de diferentes cronologías. Trilha da Toca da Goteira, bosque lluvioso costero (altitud: 600 m), isla de São Sebastião (Foto: Juan Carlos Guix, año 2010).



Durante el período colonial portugués, las zonas situadas en las cotas de altitud más bajas de ambas islas fueron deforestadas y cultivadas. Entre los siglos XVII y XVIII la caña de azúcar y el tabaco se encontraban entre los cultivos más importantes en ambas islas. Por el hecho de que los terrenos situados en las cotas de altitud más elevadas en general presentan inclinaciones más acentuadas, sus laderas montañosas no fueron completamente deforestadas. Sin embargo, tanto en el período colonial portugués como más tarde, estas zonas más elevadas fueron utilizadas también para la extracción de leña y maderas nobles de los bosques nativos para usos diversos (construcción de ingenios de caña de azúcar, casas, embarcaciones, puentes e infraestructuras de producción, etc.).

La isla de São Sebastião (y la isla del Cardoso en menor medida) recibió un gran número de esclavos africanos durante el período colonial. Este contingente de mano de obra cautiva era entonces la fuerza motriz de la economía agrícola, primero en los cultivos de caña de azúcar y más tarde en las plantaciones de café y tabaco. Estos africanos llevaron consigo sus ricas culturas que influenciaron e integraron la cultura neobrasileña. En el caso del arte culinario, estas influencias son muy claras hoy día, sobre todo en cuanto al uso de los aceites de palmeras. A falta de la palma aceitera (*Elaeis guineensis*) y otras especies de palmeras africanas en el litoral paulista (Watkins, 2018), los africanos y sus descendientes empezaron a utilizar aceites extraídos del mesocarpio o el endosperma de los frutos de algunas palmeras nativas de esta región. Se les permitía recoger los frutos de las palmeras y otras especies de plantas como complemento de su dieta, que era más bien pobre y deficiente en nutrientes, así como también para la alimentación del ganado vacuno y porcino de sus amos. Los aceites extraídos de los frutos de estas palmeras también eran utilizados en la iluminación de las casas. De este modo, probablemente contribuyeron también a dispersar diversas de estas especies de plantas por las islas.

En la isla de São Sebastião, durante el siglo XIX, la mayoría de los cañaverales fueron sustituidos por cafetales y otros cultivos (ej: plátanos, arroz, mandioca y maíz), que alcanzaron incluso cotas de altitud superiores a las que antaño ocupaban la caña de azúcar (França, 1951, 1954). En el siglo XX, estos cultivos fueron progresivamente abandonados y tan solo persiste una agricultura de subsistencia basada en la producción hortícola y de maíz, así como de árboles frutales.

En ambas islas, la actividad ganadera fue más bien de subsistencia y para el uso de tracción animal. A partir de mediados del siglo XX la vegetación nativa ha ido recolonizando diversos terrenos agrícolas y pastos abandonados hasta dar lugar a gran parte de los bosques secundarios que es posible contemplar actualmente entre las cotas de altitud de 100 y 400 m (Müller, 1966).

### *El papel de los caiçaras en la dispersión de semillas*

Actualmente en estas islas, así como en gran parte de la costa sudeste y sur de Brasil, habitan poblaciones tradicionales que viven de la pesca, el extractivismo vegetal a pequeña escala y la agricultura de subsistencia. Se trata de pequeñas comunidades de caiçaras surgidas de un largo proceso de mestizaje entre indígenas, exesclavos africanos y antiguos colonos europeos. Aunque la cultura caiçara se haya amoldado sustancialmente a algunos de los modos de vida contemporáneos, diversos de estos grupos aún mantienen, en mayor o menor medida, algunas de sus prácticas extractivistas básicas.

En las pluvisilvas litorales del sudeste de Brasil, las especies de palmeras que producen frutos y semillas grandes, como la brejaúva (*Astrocaryum aculeatissimum*), el indaiá (*Attalea dubia*) y el coco-amargoso o patioba (*Syagrus pseudococos*) suelen crecer en áreas de bosques secundarios. Se ha observado que, tanto en las islas continentales como en la propia línea de la costa continental, con frecuencia estas palmeras crecen junto a áreas habitadas por una o más familias de caiçaras. Incluso en áreas de bosques no habitados es frecuente encontrar núcleos de al menos una especie de estas palmeras en lugares donde existen antiguos vestigios de ocupación humana de la Edad Contemporánea.

Estas especies de palmeras constituían, y aún constituyen, una importante fuente de alimento y de combustible para la iluminación (sobre todo de aceites extraídos de los frutos), así como de materias primas (ej.: fibras de las hojas, el próprio endocarpio) para la confección de artesanía, cuerdas y utensilios diversos (Brito & Senna-Valle, 2012).

Aunque estas especies de palmeras suelen ser dispersadas por agutíes (en este caso, *Dasyprocta leporina*) y por pequeños roedores (véase, por ejemplo, Donatti et al. 2009), los humanos son capaces de dispersarlas a distancias mucho mayores y, lo más importante, entre islas continentales situadas a varias decenas de kilómetros de distancia.

Se ha observado que estos caiçaras diseminan también otras especies de plantas autóctonas que producen semillas grandes, como el jatobá (*Hymenaea courbaril*) y el oiti (*Licania tomentosa*), así como especies productoras de semillas de medianas dimensiones, como el imbiruçu (*Eriotheca pentaphylla*, Bombacaceae) y el jerivá (*Syagrus romanzoffiana*, Arecaceae), y relativamente pequeñas, como los maracuyás silvestres (*Passiflora* spp.) y los araçás (*Psidium* spp.).

En la isla de Búzios, los humanos (especialmente, los niños y la niñas) diseminan semillas de diversas especies/grupos de plantas autóctonas con dimensiones muy variadas, tales como *Syagrus* sp./spp. (Arecaceae), *Pouteria* sp. (Sapotaceae), *Inga sessilis* (Fabaceae), *Rheedia gardneriana* [*Garcinia brasiliensis*] (Clusiaceae), *Passiflora edulis* (Passifloraceae), *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae), *Rubus rosifolius* (Rosaceae) y *Psidium cattleianum* (Myrtaceae) (Begossi et al., 1993).

Mientras que las semillas pequeñas suelen ser diseminadas por vía endozoocórica, a través de las heces de las personas, las semillas más grandes con frecuencia son diseminadas por transporte externo (exozoocoria) y descarte (Guix, 1995). Incluso semillas que no están recubiertas por pulpas carnosas, como los olhos-de-boi (*Dioclea* spp., *Mucuna* spp.) y los olhos-de-cabra (ej.: *Ormosia arborea*, Fabaceae), muchas veces son recolectadas en el bosque como material para la confección de artesanía y otros utensilios, siendo así dispersadas en otros lugares por estos grupos humanos.

De este modo, para muchas especies de plantas nativas, los humanos habrían compensado los efectos de la defaunación y la pérdida de potenciales dispersores de semillas desencadenados por el aislamiento de estas superficies de bosques a partir de la subida del nivel del mar.

## **Agradecimientos**

Agradezco a todas las personas que han prestado apoyo logístico en los trabajos de campo y ayuda en la fase final de la edición de este capítulo. En especial a Cristiane Leonel, Marc Martín, Isabel Cruz Alves, Paulo Martuscelli, Miriam Milanelo, Timothy Moulton, Tatiana Pavão, Lidia S. Bertolo, Yukie Kabashima, Klaus Duarte Barretto, Elson Fernandes de Lima, Vagner de Araújo Gabriel, Marcelo Dutra da Silva, Luís Carlos Bernacci, Ricardo Carneiro da Cunha Reis, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López Mercader. A Diana Mota y Noemí Cortés por la revisión del castellano. A todos los trabajadores de las áreas naturales protegidas citadas en esta publicación.

## Referencias bibliográficas

Abrahamczyk, S.; Dannenberg, L.S. & Weigend, M. 2020. Pollination modes and divergent flower traits in three species of *Plantago* subgenus *Plantago* (Plantaginaceae). *Flora* 267: 151601. <https://doi.org/10.1016/f.flora.2020.151601>

Ângelo, S. (coord.) 1989. *Ilhas do Litoral Paulista*. Secretaria do Meio Ambiente / Secretaria da Cultura / Universidade de São Paulo, São Paulo.

Alves, M.A.S. & Vecchi, M.B. 2009. Birds, Ilha Grande, state of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Check List* 5: 300-313.

Alves Martins, M.V. et al. 2020. Influence of the Holocene relative sea level on the coast plain of Sepetiba Bay (Southeast Brazil). *J. Sediment. Environ.* 5: 35-59. <https://doi.org/10.1007/s43217-019-00002-6>

Aslan, C. & Rejmánek, M. 2012. Native fruit traits may mediate dispersal competition between native and non-native plants. *NeoBiota* 12: 1-24. <https://doi.org/10.3897/neobiota.12.2357>

Barros, F.; Fiuza de Melo, M.M.R.; Chiea, S.A.C.; Kirisawa, M.; Wanderley, M.G.L. Jung-Mendaçolli, S.L. 1991. *Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso. Vol. 1. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes* (Fiuza de Melo et al., eds.). Instituto de Botânica. Sao Paulo. 184p.

Batista-da-Silva, J.A. & Souza, A.E.A. 2014. Complementary diet of *Cathartes burrovianus* (Cathartidae) with fruit *Elaeis guineensis* (Arecaceae). *Journal of Agricultural Science* 6: 58-62.

Begossi, A.; Leitão-Filho, H.E. & Richerson, P.I. 1993. Plant uses in a Brazilian coastal fishing community (Búzios Island). *J. Ethnobiol.* 13: 233-256.

Bendazzoli, C. 2014. *O panorama da ocupação sambaqueira no arquipélago de Ilhabela, SP*. Tese de doutorado. Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo. São Paulo. 402 p.

Bendazzoli, C.; Francisco, R.A. & Guimarães, M.A. 2009. Arqueologia de um sambaqui em abrigo, Ilhabela, SP. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia, São Paulo* 19: 381-391.

Bennett, E.L. & Robinson, J.G. 2000. Hunting for sustainability: the start of a synthesis. Pp. 499-520. In: *Hunting for sustainability in tropical forests* (Robinson, J.G. & Bennett, E.L., eds.). Columbia University Press, New York.

Bleher, B. & Böhning-Gaese, K. 2001. Consequences of frugivory diversity for seed dispersion, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.

Boissier, O.; Feer, F.; Henry, P. & Forget, P. 2020. Modifications of the rainforest frugivore community are associated with reduced seed removal at the community level (P.28). In: *7th Frugivores and Seed Dispersal Symposium, 2-6 March 2020*. Corbett Landscape, India. 88p. <https://fsd2020.wordpress.com>

Boff, S.; Caetano, T.; Sazan, M.; Silva, E.P. da; Fernandes, P.C. & Alves-dos-Santos, I. 2010. Fauna de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em duas ilhas oceânicas do estado de São Paulo, Brasil. In: *IX Encontro sobre abelhas. Genética e Biologia Evolutiva das Abelhas* (28 a 31 de julho de 2010). Ribeirão Preto, SP, Brasil.

Brewer, S.W. 2001. Predation and dispersion of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92: 245-255.

Brito, M.R. & Senna-Valle, L. 2012. Diversity of plant knowledge in a “Caiçara” community from the Brazilian Atlantic Forest coast. *Acta bot. bras.* 26: 735-747.

Brown, B.J.; Mitchell, R.J. & Graham, S.A. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* 83: 2328-2336. DOI: 10.2307/3072063

Calippo, F.R. 2004. *Os sambaquis submersos de Cananéia: um estudo de caso de arqueologia subaquática*. Dissertação de Mestrado. Museu de Arqueologia e Etnologia da Universidade de São Paulo. São Paulo. 139 p.

Carreira, D.C.; Dáttilo, W.; Bruno, D.L.; Percequillo, A.R.; Ferraz, K.M.P.M.B. & Galetti, M. 2020. Small vertebrates are key elements in the frugivory networks of a hyperdiverse tropical forest. *Scientific Reports* 10: 10594. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67326-6>

Case, S.B. & Tarwater, C.E. 2020. Functional changes in assemblages of avian frugivores following extinction and invasion (P. 31). In: *7th Frugivores and Seed Dispersal Symposium, 2-6 March 2020*. Corbett Landscape, India. 88p. <https://fsd2020.wordpress.com>

Castro, E.R. & Galetti, M. 2004. Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto teiú *Tupinambis merianae* (Reptilia: Teiidae). *Pap. Avul. Zool.* 44: 91-97.

Castro, J.W.A.; Suguio, K.; Seoane, J.C.S.; Cunha, A.M. & Dias, F.F. 2014. Sea-level fluctuations and coastal evolution in the state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86: 671-683. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-376520140007>

Castuera-Oliveira, L.; Oliveira-Filho, A.T. & Eisenlohr, P.V. 2019. Emerging hotspots of tree richness in Brazil. *Acta Botanica Brasílica* 34: 117-134. DOI: 10.1590/0102-33062019abb0152

Cavalcante Gomes, D.M. 2018. *Indigenous societies in Brazil before the European arrival*. Oxford Research Encyclopedia of Latin American History. Oxford University Press, USA. 25p. DOI: 10.1093/acrefore/9780199366439.013.558

Clausen, P.; Nolet, B.A.; Fox, A.D. & Klaassen, M. 2002. Long-distance endozoochorous dispersion of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe - a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191-203.

Corlett, R.T. 1998. Frugivory and seed dispersion by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews* 73: 413-448.

Charalambidou, I. & Santamaría, L. 2002. Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. *Acta Oecologica* 23: 165-176.

Cramer, J.M.; Mesquita, R.C.G. & Williamson, G.B. 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation* 137: 415-423.

Cristóbal-Pérez, E.J.; Fuchs, E.J.; Olivares-Pinto, U. & Quesada, M. 2020. Janzen-Connell effects shape gene flow patterns and realized fitness in the tropical dioecious tree *Spondias purpurea* (ANACARDIACEAE). *Scientific Reports* 10: 4584. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61394-4>

Culley, T.M.; Weller, S.G.; Sakai, A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 361-369. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02540-5

Cyrillo, S.; Werner, V.S.P. & Boldrin, A.H.L. 2011. Levantamento preliminar das pteridófitas na ilha de Urubuqueçaba, Santos, São Paulo, Brasil. *Revista Ceciliansa* 3 (1): 54-57.

Donatti, C.I.; Guimarães Jr., P.R. & Galetti, M. 2009. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecological Research* 24: 1187-1195.

Dracxler, C.M. Kissling, W.D. 2020. Trait matching in neotropical palm-frugivore interactions (P. 37). In: *7th Frugivores and Seed Dispersal Symposium, 2-6 March 2020*. Corbett Landscape, India. 88p. <https://fsd2020.wordpress.com>

Elías, E.E.I. 1987. Feeding habits and ingestion of synthetic products in a Black vulture population from Chiapas, Mexico. *Acta Zool. Mex.* (ns) 22: 1-15.

Fadini, R.F. 2005. *Limitações bióticas afetando o recrutamento da palmeira Euterpe edulis em uma ilha continental da Mata Atlântica*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Rio Claro.

Ferreira, A.L.; Coutinho, B.R.; Pinheiro, H.T. & Thomaz, L.D. 2007. Composição florística e formações vegetais da Ilha dos Franceses, Espírito Santo. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão* (N. Sér.) 22: 25-44.

França, A. 1951. *Ilha de São Sebastião; estudo de geografia humana*. Tese de Concurso à cadeira de Geografia Humana. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, São Paulo.

França, A. 1954. *Ilha de São Sebastião; estudo de geografia humana*. Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo.

Friedman, J. & Barrett, S.C.H. 2008. A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 169(1).

Fróes, L.C. 2017. *Levantamento, avaliação e distribuição geográfica das espécies da flora em estado de ameaça na Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil*. Monografia de Graduação. Instituto Três Rios. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Três Rios, RJ. 69 p.

Galetti, M. & Guimarães Jr., P. 2004. Seed dispersal of *Attalea phalerata* (Palmae) by Crested caracaras (*Caracaca plancus*) in the Pantanal and a review of frugivory by raptors. *Ararajuba* 12: 133-135.

Guix, J.C. 1995. *Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil*. PhD Thesis. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona, Barcelona.

Guix, J.C. 1996. *Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil*. Col·lecció de Tesis Doctorals Microfitxades núm. 2798. Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona.

Guix, J.C. 1997. Cat communities in six areas of the State of São Paulo, southeastern Brazil, with observations on their feeding habits. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 5: 16-38.

Guix, J.C. 2007. The role of alien plants in the composition of fruit-eating bird assemblages in Brazilian urban ecosystems. *Orsis* 22: 87-104.

Guix, J.C. 2010. *Interferências antrópicas nos sistemas naturais do Parque Estadual de Ilhabela: propostas para o plano de manejo*. Relatório preliminar não publicado. Universitat de Barcelona. Barcelona. 65p + anexo.

Guix, J.C. 2013. Corredores entre áreas protegidas: ¿qué estamos conectando? *Quercus* 326: 82.

Guix, J.C. 2017. Biogeografía, ecología y conservación en la Neopangea: nuevos retos en Brasil. *Orsis* 31: 3-20.

Guix, J.C. & Ruiz, X. 1995. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 73: 745-748.

Guix, J.C. & Ruiz, X. 1997. Weevil larvae dispersal by guans in Southeastern Brazil. *Biotropica* 29: 522-525.

Guix, J.C. & Ruiz, X. 1998. Intensive folivory by *Thraupis sayaca* (Emberizidae: Thraupinae) in southeastern Brazil. *Ararajuba* 6: 138-140.

Guix, J.C. & Ruiz, X. 2000. Plant-disperser-pest evolutionary triads: how widespread are they? *Orsis* 15: 121-126.



Guix, J.C.; Martín, M. & Leonel, C. 2005. Threatened plant-frugivore mutualisms in a Brazilian Atlantic rainforest island: report on fieldwork on Ilha de São Sebastião. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 8(2): 1-25.

Harper, G. & Bunbury, N. 2015. Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation* 3: 607-627.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.010>

Harrison, S. 2017. Animal seed dispersal and the diversity of tropical forest trees. *PNAS* 114: 10526-10527. DOI: 10.1073/pnas.1714452114

Hedge, S.G.; Shaanker, R.U. & Ganeshiah, K.N. 1991. Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L.: A trade off between seedling establishment and dispersion efficiency. *Evol. Trends Plants* 5: 131-135.

Herrera, C.M. 1982. Defence of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* 120: 219-241

Herrera, C.M. 1985. Aposematic insects and six-legged fruits: incidental short-circuiting of their defense by frugivorous birds. *American Naturalist* 126: 286-293.

Howe, H.F.; Schupp, E.W. & Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersion for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.

Hueck, K. 1956. Mapa fitogeográfico do Estado de São Paulo. *Bol. Paul. Geogr.* 22: 19-25.

Hueck, K., 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica*. Editora Universidade de Brasília, Editora Polígono. São Paulo.

Ihering, H. von 1897. A ilha de São Sebastião. *Revista do Museu Paulista* 2: 129-171.

Joly, C.A.; Metzger, J.P. & Tabarelli, M. 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* (2014). DOI: 10.1111/nph.12989

Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.

Jesus, P.B. et al. 2017. Holocene paleo-sea level in southeastern Brazil: an approach based on vermetids shells. *Journal of Sedimentary Environments* 2: 35-48. DOI: 10.12957/jse.2017.28158

Kitamura, S.; Yumoto, T.; Poonswad, P.; Chuailua, P.; Plongmai, K.; Maruhashi, T. & Noma, N. 2002. Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559-572.

Kiefer, M.C. & Sazima, I. 2002. Diet of juvenile tegu lizard *Tupinambis merianae* (Teiidae) in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 105-108.

PEIb 2015. *Parque Estadual de Ilhabela. Plano de Manejo* (Leonel, C., coord.). Fundação Florestal. São Paulo. 835 p. + anexos.

Leighton, M. & Leighton, D.R. 1983. Vertebrate response to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pp. 181-196. In: *Tropical rain forest: ecology and management* (Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C., eds). Blackwell, London.

Luederwaldt, H. 1929. Resultados de uma excursão científica à Ilha de São Sebastião no litoral do estado de São Paulo. *Revista do Museu Paulista* 16: 1-79.

Martín, M. 2000. Estima de densidad poblacional de tucán de pico verde (*Ramphastos dicolorus*) en una isla del sureste de Brasil. *Grupo de Estudos Ecológicos, Série Documentos* 6(1): 1-9.

Maunder, M.; Page, W.; Mauremootoo, J.; Payendee, R.; Mungroo, Y.; Malikovic, A.; Vericel, C. & Lyte, B. 2002. The decline and conservation management of the threatened endemic palms of the Mascarene Islands. *Oryx* 36: 56-65.

Meehan, H.J.; McConkey, K.R. & Drake, D.R. 2002. Potential disruptions to seed dispersion mutualisms in Tonga, Western Polynesia. *Journal of Biogeography* 29: 695-712.

Mitchell, R.J.; Flanagan, R.J.; Brown, B.J.; Waser, N.M. & Karron, J.D. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103: 1403-1413.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcp062>

Moles, A.T. & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.

Müller, M. 1966. *Studien zur Wierbeltirfauna der Insel von São Sebastião (Brasilien)*. Unpublished D.Sc. Thesis. University of Saarbrüchen.

Müller, M. 1968. *Die Herpetofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien)*. Saarbrüchen Zeitung. Verlag und Druckerei GMBH.

Murray-Smith, C.; Brummitt, N.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Bachman, S.; Moat, J.; Lughadha, E.M.N. & Lucas, E.J. 2009. Plant diversity hotspots in the Atlantic coastal forests of Brazil. *Conservation Biology* 23: 151-163. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2008.01075.x

Negrelle, R.R.B. 2002. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. *Biodiversity and Conservation* 11: 887-919.

Ochoa-Gaona, S.; González-Espinosa, M.; Meave, J.A. & Bon, V.S. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 867-884.

Oliveira, K.F.; Fisch, S.T.V.; Duarte, J.S.; Danelli, M.F.; Martins, L.F.S. & July, C.A. 2014. Estrutura e distribuição especial de populações de palmeiras em diferentes altitudes na Serra do Mar, Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Rodriguésia* 65: 1043-1055. DOI: 10.1590/2175-7860201465414

Olmos, F. 1996. Missing species in São Sebastião Island, southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 39: 329-349.

Pacheco, L.F. & Simonetti, J.A. 2000. Genetic structure of a Mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. *Conservation Biology* 14: 1766-1775.

Pereira, L.; Torres, S.E.M.; Silva, H.S. da & Geise, L. 2001. Non-volant mammals of Ilha Grande and adjacent areas in southern Rio de Janeiro State, Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia* 459: 1-15.

Navarro Rau, M.F. 2005. *Land use change and natural Araucaria forest degradation, Northeastern Misiones – Argentina*. PhD Thesis. Faculty of Forestry. Albert-Ludwigs-University. Freiburg in Breisgau, Germany. 193 p.

Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* (2009). DOI: 10.1016/j.biocon.2009.02.021

Rosa, S.P.; Costa, C.; Kramp, K. & Kundrata, R. 2020. Hidden diversity in the Brazilian Atlantic rainforest: the discovery of Jurasaidae, a new beetle family (Coleoptera, Elateroidea) with neotenic females. *Scientific Reports* 10: 1544.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-58416-6>

Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. (eds.) 1979. *Herbivores: their interection with secondary plant metabolities*. Academic Press, New York.

São Bernardo, C.S. 2004. *Abundância, densidade e tamanho populacional de aves e mamíferos cinegéticos no Parque Estadual Ilha do Cardoso, SP, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo. Piracicaba. 156 p.

Sobral-Souza, T.; Lautenschlager, L.; Morcatty, T.Q.; Bello, C.; Hansen, D. & Galetti, M. 2017. Rewilding defaunated Atlantic Forests with tortoises to restore lost seed dispersal functions. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15: 300-307.  
<https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.08.005>

Scheel-Ybert, R. 2013. Preliminary data on nonwood plant remains at sambaquis from the southern and southeatern Brazilian coast: considerations on diet, ritual, and site particularities. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano – Series Especiales* 1: 60-72.

Scheel-Ybert, R. & Boyadjian, C. 2020. Gardens on the coast: Considerations on food production by Brazilian shellmound builders. *Journal of Anthropological Archaeology* 60: 101211. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2020.101211>

Silvius, K. M. & Fragoso, J.M.V. 2003. Red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica* 35: 74-83.

Stiles, E.W. 1989. Fruits, seeds, and dispersion agents. Pp. 87-122. In: *Plant-animal interactions* (Abrahamson, W.G., ed). MacGraw-Hill, New York.

Tabarelli, M. & Peres, C.A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersion in the Brazilian Atlantic rainforest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106: 165-176.

Tsahar, E.; Friedman, J. & Izhaki, I. 2002. Impact on fruit removal and seed predation of a secondary metabolite, emodin, in *Rhamnus alaternus* fruit pulp. *Oikos* 99: 290-299.

Vanbergen, A.J.; Espíndola, A. & Aizen, M.A. 2017. Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nature Ecology & Evolution* 2: 16-25.

Velazco, P.M.; Aires, C.C.; Carmignotto, A.P. & Bezerra, A.M.R. 2010. Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae, *Vampyroides caraccioli* (Thomas, 1889): Range extension and revised distribution map. *Check List* 6: 49-51.

Villagran, X.S. et al. 2018. Os primeiros povoadores do litoral norte do Espírito Santo: uma nova abordagem na arqueologia de sambaquis capixabas. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Hum., Belém* 13: 573-596.

Wandrag, E.M.; Dunham, A.E.; Ducan, R.P. & Rogers, H.S. 2017. Seed dispersal increases local species richness and reduces spatial turnover of tropical tree seedlings. *PNAS* 114: 10689-10694.

Watkins, C. 2018. Landscapes and resistance in the African diaspora: Five centuries of palm oil on Bahia's Dendê Coast. *Journal of Rural Studies* 61: 137-154.  
<https://doi.org/10.1016/j.rurstud.2018.04.009>

Willis, E.O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 33(1): 1-25.

Zambrano, J.; Cordeiro, N.J.; Garzon-Lopez, C.; Yeager, L.; Fortunel, C.; Ndangalasi, H.J. & Beckman, N.G. 2020. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. *PLoS ONE* 15(7): e0235210.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235210>