

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

V. Formaciones vegetales abiertas

Juan Carlos Guix



**UNIVERSITAT DE
BARCELONA**



Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

P u b l i c a c i o n s d e l

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal
Volum 11, 2021

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

V. Formaciones vegetales abiertas

Juan Carlos Guix

Coordinador del Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org



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

Març, 2021

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/crba

Guix, J.C. 2021. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. V. Formaciones vegetales abiertas. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 11, 35 pp.

Portada: Cerrado situado en el extremo occidental del estado de Mato Grosso do Sul (Brasil). El incremento del consumo mundial de proteína de origen animal ha ocasionado la expansión de grandes superficies agropastoriles en detrimento de los bosques y de las formaciones naturales abiertas. Foto: Isabel Alves.

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

V. Formaciones vegetales abiertas

Juan Carlos Guix

Las formaciones vegetales de tipo abierto son ambientes muy dinámicos que han experimentado un sinfín de avances y retrocesos a lo largo de la historia geológica de la Tierra. En el Nuevo Mundo, hasta el final del Pleistoceno, dichos espacios estaban habitados por comunidades de grandes mamíferos herbívoros que probablemente dispersaban numerosas especies de plantas y modelaban el paisaje por medio del pastoreo. Actualmente, gran parte de los biomas dominados por formaciones abiertas han sido drásticamente transformados por la acción humana, y los herbívoros domésticos han sustituido a la antigua megafauna salvaje. A pesar de ello, la gran resiliencia de estos ecosistemas ha permitido la supervivencia de numerosas especies de plantas y animales asociados a este tipo de ambiente, así como la conservación de gran parte de las interacciones mutualistas de tipo animal-planta.

Formaciones vegetales de tipo abierto

Lo que genéricamente se suele llamar “formaciones vegetales abiertas” engloba un amplio rango de tipologías de comunidades vegetales muy variadas, tales como prados, estepas, dunas litorales, matorrales, sabanas secas y sabanas inundables (Pausas & Bond, 2020). En realidad esta clasificación general surgió más bien como una contraposición a las comunidades de bosques densos, con sotobosques sombríos donde apenas crecen las gramíneas (familia Poaceae).

Las formaciones vegetales de tipo abierto se encuentran repartidas por casi todos los continentes y, en su conjunto, ocupan una superficie significativa de las tierras emergidas, y llegan a formar grandes biomas. Ejemplos de ello son las praderas de la zona central de América del Norte, las estepas siberianas, la tundra ártica, las sabanas africanas o

sudamericanas y las grasslands australianas. Como ocurre con la mayoría de las clasificaciones genéricas, existen numerosas excepciones. Algunos tipos de vegetación pueden variar mucho a lo largo de un gradiente que puede ir de “abierto” a “denso”. Los límites entre lo que se considera como denso o abierto tampoco están formalmente fijados en la clasificación de los tipos de vegetación (Faber-Langendoen et al., 2016). De este modo, algunas sabanas más densas, como el cerrado de Brasil, o determinados tipos de matorrales mediterráneos de tipo sucesional quizá se encuadrarían mejor en una tipología de “bosques” que de vegetación de tipo abierto (figuras 1 y 4).



Figura 1. Aspecto de un cerrado, un tipo de sabana de Brasil, en el municipio de Jardim, estado de Mato Grosso do Sul. Con frecuencia no se pueden establecer límites claros entre las formaciones vegetales de tipo abierto y las florestas. Lo que para unos investigadores puede ser un bosque abierto, para otros es más bien una sabana densa (Foto: Franco L. de Souza).

Por otra parte, recientemente se ha postulado que determinadas formaciones vegetales de tipo abierto que en un principio se consideraron estadios de sucesión ecológicos de

áreas deforestadas, en realidad no lo serían. De hecho, se ha constatado que algunas de estas formaciones abiertas son ecosistemas antiguos que se mantienen relativamente estables a lo largo del tiempo como para ser clasificados como estadios sucesionales (Pausas & Bond, 2020).

El Chaco y las sabanas de América del Sur

El Chaco y las sabanas de Sudamérica engloban diversas formaciones vegetales con fisionomías muy variadas que van desde campos de hierbas bajas (sin apenas vegetación leñosa) hasta “cerrados” de distintas tipologías, palmerales y sabanas inundables (Kuerten & Assine, 2011; Silva et al., 2014). Estas formaciones abiertas componen un verdadero entramado con los bosques de cada región, de tal manera que gran parte de la fauna circula libremente entre una y otra formación vegetal. Entre este grupo de animales en las sabanas se encuentran el tapir sudamericano (*Tapirus terrestris*), el veado-catingueiro (*Mazama gouazoubira*), el venado de las Pampas (*Ozotoceros bezoarticus*), el queixada (*Tayassu pecari*), el tamandú-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*) y el capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Otras especies son algo más estrictas en cuanto a sus requisitos ecológicos, como es el caso de la ema o ñandú (*Rhea americana*) o el lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*), que prefieren habitar los espacios abiertos dominados por gramíneas y hierbas bajas.

Todas estas especies de medio y gran tamaño, incluidas en la categoría de “megafauna” adoptada por diversos autores, suelen recorrer largas distancias en comparación con otras especies terrestres de menor tamaño. Todas ellas son potenciales dispersoras de semillas que se adhieren a su pelaje o plumaje (epizoocoria) y, en algunos casos (ej.: *T. terrestris*, *M. gouazoubira*, *C. brachyurus*, *R. americana*), de semillas que son ingeridas y defecadas o regurgitadas en condiciones de germinar (endozoocoria).

Otras especies menores, como *Cerdocyon thous*, *Lycalopex vetulus* y *Cariama cristata* suelen recorrer distancias considerables en diferentes tipos de hábitats y son capaces también de dispersar semillas por epi- y endozoocoria. Luego están los murciélagos (familia Phyllostomidae), los agutíes (ej.: *Dasyprocta azarae*), los guacamayos (*Anodorhynchus*

spp., *Ara* spp.), los caracaras (*Caracara plancus*) y las auras (*Cathartes aura*), que son capaces de dispersar semillas grandes al transportarlas en la boca o en el pico (véanse los capítulos anteriores). Determinadas especies de aves que habitan las sabanas abiertas y semiabiertas, como *Ramphastos toco* (figura 2) y diversos passeriformes (orden Passeriformes), son capaces de dispersar semillas de dimensiones medianas en estas formaciones vegetales.

Cabe recordar que diversas especies de aves acuáticas, como, por ejemplo, las de la familia Anatidae y algunas especies de mamíferos (ej.: *Blastocerus dichotomus*, *H. hydrochaeris*) pueden diseminar también numerosas especies de plantas acuáticas y palustres entre distintas zonas húmedas, como ocurre en el bioma del Pantanal brasileño (con sabanas inundables).

El papel de los mamíferos carnívoros neotropicales en la dispersión de semillas

Diversas especies de mamíferos carnívoros del Neotrópico juegan un importante papel en la dispersión de semillas en las formaciones vegetales abiertas. En las zonas de mosaicos de sabanas y bosques de Sudamérica destacan especialmente tres especies de cánidos: *Chrysocyon brachyurus*, *Cerdocyon thous* y *Lycalopex vetulus*. Entre las especies de plantas dispersadas por vía endozoocórica por estos carnívoros se encuentran *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) y diversas especies de Annonaceae (Dalponte & Lima, 1999; Rocha et al., 2004; Cheida, 2005; Cisneiro, 2020). Estas especies de cánidos se caracterizan por ejercer una gran movilidad en el ámbito de sus respectivas áreas vitales, siendo, por tanto, capaces de diseminar semillas a largas distancias.

A partir del análisis de 3.200 especies de plantas nativas del bioma del Cerrado brasileño halladas en el Distrito Federal (con una superficie de 5.810 km²), en Brasilia, se determinó que el 53% de estas especies eran hierbas; el 17%, árboles; el 16%, arbustos, y el 14%, lianas. Los taxones (en este caso, especies y géneros) fueron divididos en tres grupos de proporciones equitativas (1:1:1) de acuerdo con sus síndromes de dispersión de diásporas:

zoócoras, anemócoras y autócoras (Kuhlmann & Ribeiro, 2016). Sin embargo, tal y como se determinó ya en otros estudios similares, es posible que algunas o varias especies previamente clasificadas como anemócoras o autócoras sean también dispersadas por medio de la zoocoria (sea por dispersión primaria o secundaria). Esto ocurre frecuentemente cuando semillas de determinadas especies son transportadas por hormigas u otros animales.



Figura 2. Detalle del pico desproporcionadamente grande del tucán toco (*Ramphastos toco*, Ramphastidae), una especie frugívora típica del bioma del Cerrado brasileño. Cada recuadro en la escala equivale a 50 mm (Foto: Juan Carlos Guix)

Cabe destacar que las aves paseriformes de la familia Tyrannidae constituyen uno de los grupos más diversos de las sabanas neotropicales (Franchin et al., 2008) y desempeñan un importante papel en la dispersión de semillas pequeñas y medianas en estos ambientes.

Las formaciones xerófilas neotropicales

Las formaciones vegetales xerófilas neotropicales, adaptadas a largos períodos de carencia de agua, se encuentran entre los ecosistemas menos conocidos del mundo desde una perspectiva científica. Las numerosas especies de cactáceas de la Caatinga brasileña se encuentran entre los grupos de plantas que suscitan mayor interés en cuanto a las

interacciones mutualistas entre animales y plantas, sobre todo en lo que se refiere a la polinización y la dispersión de semillas por animales.

Al igual que las sabanas sudamericanas, el bioma de la Caatinga abarca una gran extensión del continente y comprende una gran variedad de formaciones vegetales densas y de tipo abierto. Las formaciones de matorrales xerófilos abiertos de la Caatinga albergan una gran diversidad vegetal con numerosos endemismos de especies. También en este bioma, la zoocoria juega un papel importante en la movilidad vegetal (Griz & Machado, 2001), siendo las aves, las hormigas y determinadas especies de mamíferos los principales dispersores de semillas de matorrales y bosques.

Tanto las sabanas como el Chaco y la Caatinga tienen en común el hecho de ser biomas donde existen diferentes tipos de formaciones vegetales, que a veces forman mosaicos complejos y otras veces se entrelazan entre sí. Sus floras están adaptadas a estas condiciones y, por tanto, las diferentes tipologías vegetales forman conjuntos muy diversos que no se pueden disociar.

El papel de los humanos

Los humanos habrían estado presentes ya en la mayoría de estos biomas sudamericanos, desde hace más de 14.000 años (Brandini et al., 2017). Desde entonces nuestra especie ha jugado un papel significativo en la dispersión de semillas tanto de forma directa como indirecta (Guix, 2005). Esta importancia ha sido especialmente relevante en relación con la diseminación de numerosas especies de plantas que producen frutos y semillas grandes (los megafritos) que hasta el final del Pleistoceno eran dispersados sobre todo por una megafauna formada por mamíferos herbívoros (Guix, 2009). Al fin y al cabo, los humanos, como grandes primates que somos, nos encuadramos también en la categoría de megafauna.

Se estima que el declive poblacional de los grandes herbívoros pleistocénicos del sudeste de Brasil habría empezado alrededor de 18.000 años atrás, y la extinción funcional de esta megafauna se habría producido hace entre 12.000 y 11.100 años (Raczka et al., 2018). Este fenómeno de extinción masiva de grandes mamíferos habría sido similar en otras regiones

de Brasil dominadas por formaciones de cerrado. Así pues, ¿cómo se habrían mantenido los cerrados brasileños (sobre todo los campos cerrados más abiertos) sin la acción de pastoreo¹ de los grandes mamíferos?

Las evidencias más antiguas de presencia humana en la región de Lagoa Santa, estado de Minas Gerais, son de hace entre 16.000 y 12.700 años (Raczka et al., 2018). Considerando entonces que los humanos ya estaban presentes en el sudeste de Brasil cuando se produjo la extinción funcional de los megaherbívoros, es posible suponer que nuestra especie ha tenido algo que ver con la pervivencia de este bioma desde entonces. Una posibilidad que apunta en este sentido sería que el uso del fuego por parte de los paleoindígenas de algún modo habría suplantado los efectos (al menos en parte) del pastoreo de los grandes herbívoros desaparecidos. De este modo, las quemas y los grandes incendios provocados por los humanos desde entonces, especialmente con finalidades cinegéticas, habrían jugado un papel importante en la resiliencia de este bioma. En muchas regiones el fuego antropogénico habría cambiado la fisonomía del cerrado, pero al mismo tiempo habría prolongado su supervivencia.

La neomegafauna

Los humanos han introducido grandes herbívoros y omnívoros domésticos en diversos biomas repartidos por el mundo que, en determinados contextos, actúan como sustitutos de parte de la megafauna extinta. De este modo, vacas, caballos, asnos, mulas, cabras, ovejas, cerdos cimarrones de vida libre, camélidos, etc., en diversos ambientes se han convertido en una suerte de neomegafaunas que, evidentemente, también interactúan con el medio ambiente y que, en cada caso, desempeñan sus respectivos roles en los ecosistemas.

En general, el ganado vacuno, equino y caprino es capaz de dispersar tanto semillas pequeñas (por epi- y endozoocoria) como grandes (por endozoocoria), mientras que las ovejas y los cerdos domésticos suelen ser dispersores de semillas pequeñas (Guix, 2008; O'Connor & Kelly, 2012; Pedrosa et al., 2019). Entre las semillas de grandes dimensiones

¹ Se utiliza aquí el término *pastoreo* en un sentido amplio, como una forma de alimentación de un mamífero herbívoro, sea este doméstico o salvaje, que consume plantas gramíneas y herbáceas bajas (cf. *grazing* en inglés cuando es aplicado en ecología).

que pueden ser dispersadas por las vacas y los caballos o las mulas se encuentran las de diversas especies de palmeras de las sabanas, el Chaco y la Caatinga (figura 3).



Figura 3. Actualmente muchos de los pastizales que existen en el bioma del Cerrado (las sabanas brasileñas) funcionan como una suerte de campos cerrados antropizados. En esta foto se puede contemplar un pastizal del entorno de la Serra da Bodoquena (estado de Mato Grosso do Sul, Brasil) con numerosas palmeras adultas y jóvenes que probablemente fueron dispersadas por el ganado vacuno (Foto: Juan Carlos Guix)

Una de las plantas leñosas que ilustra bien el papel que juegan los humanos y su neomegafauna asociada en la dispersión de semillas es el umbu (*Spondias tuberosa*), una especie de árbol endémica de la Caatinga perteneciente a la familia Anacardiaceae. Sus semillas son dispersadas por mamíferos (ej.: *Mazama gouazoubira*, *Dasyprocta prymnolopha*, *Cerdocyon thous*), aves (ej.: *Rhea americana*, *Cyanocorax cyanopogon*) y reptiles (*Chelonoidis carbonarius*, *Tupinambis merianae*), así como también por el ganado vacuno y caprino (Mertens et al., 2017) y por los mismos humanos.

Sin embargo, la fuerte presión de la caza ha diezariado las poblaciones de muchos de sus dispersores en determinadas regiones de la Caatinga hasta tal punto que hoy día los humanos y su neomegafauna asociada se han convertido en los principales dispersores de semillas de esta especie. Sin embargo, las cabras con frecuencia se alimentan de plántulas y plantas jóvenes de umbu. La elevada densidad de ganado caprino en esta región ha reducido de forma significativa la capacidad de colonización de esta especie de árbol (véase Mertens et al., 2017 para una revisión).

Bosques tropicales, sabanas e histéresis

Los bosques densos y las formaciones vegetales abiertas han experimentado grandes cambios a lo largo de la historia geológica del planeta. Durante el Pleistoceno se sucedieron los episodios de expansión de bosques densos y húmedos durante períodos con condiciones climáticas más favorables y los episodios de retracción de las *silvas* y de expansión de las formaciones abiertas en diversos continentes e islas.

Algunos investigadores han planteado la hipótesis de la histéresis de los bosques en las regiones tropicales. Según esta hipótesis, las zonas que en el pasado geológico reciente estaban cubiertas por formaciones de sabanas y que luego fueron colonizadas por bosques densos serían más propensas a volver a transformarse en sabanas más o menos abiertas a raíz de los efectos del cambio climático. La reducción de la pluviosidad anual unida a la mayor vulnerabilidad de determinados tipos de bosques a los incendios forestales serían algunos de los factores que desencadenarían estos cambios en la estructura y la composición de la vegetación (Staal et al., 2020).

Las Pampas

El bioma de las Pampas (incluyendo los llamados Campos) abarca gran parte del territorio de Uruguay, el extremo sur de Brasil y el nordeste de Argentina. Está formado por grandes extensiones de prados y matorrales abiertos que ya desde el inicio de la colonización europea

del cono sur de Sudamérica fueron aprovechados como pastizales naturales para la introducción y cría de ganado vacuno y equino, y más tarde también de ganado ovino.

Pese a su aparente sencillez fisionómica y estructural, se ha estimado que sus ecosistemas están habitados por entre 3.000 y 4.000 especies de plantas nativas, más de 300 especies de aves, 29 de mamíferos, 49 de reptiles y 35 de anfibios (Boldrini, 2009; Modernel et al., 2016). A pesar de su significativa diversidad y de la existencia de varias especies endémicas, se trata de un bioma que apenas ha suscitado interés por parte de los movimientos conservacionistas internacionales.

La introducción de ganado doméstico transformó, en gran medida, la dinámica de las comunidades vegetales que habitan en este tipo de ambiente, pero hasta cierto punto también garantizó su pervivencia a largo plazo. Durante siglos, el modelo de ganadería extensiva y de baja intensidad practicado en diversas regiones posibilitó la preservación de gran parte de la diversidad biológica de este bioma, al tiempo que permitió la manutención de muchas de las interacciones ecológicas que se producen entre diversos de sus componentes, especialmente la polinización de numerosas especies de plantas por insectos. Sin embargo, su supervivencia está ahora amenazada por el aumento de la ganadería intensiva y de los cultivos anuales (mayoritariamente de soja) en la región pampeana (Modernel et al., 2016).

Bosques y matorrales de la península ibérica

En las zonas mediterráneas de Europa cubiertas por mosaicos de bosques (pinares y encinares) y matorrales (figura 4) habitan diversas especies de mamíferos carnívoros que se alimentan, en mayor o menor grado, de frutos carnosos. En la península ibérica, el zorro (*Vulpes vulpes*), la garduña (*Martes foina*) y el tejón (*Meles meles*) están entre las especies de carnívoros más frugívoras que habitan estos ambientes, por lo que se constituyen en potenciales diseminadores de semillas de especies de plantas autóctonas. Sin embargo, estos animales no solo se alimentan de frutos de especies nativas. En zonas donde se desarrolla algún tipo de actividad agrícola, también suelen frecuentar plantaciones de frutales, huertos y jardines de las casas rurales en busca de frutos de plantas cultivadas. Normalmente suelen

consumir los frutos caídos en el suelo, por tanto, inservibles para el consumo humano. No obstante, la garduña es una ágil trepadora y puede alcanzar fácilmente los frutos que se encuentran en los extremos de las ramas más altas.



Figura 4. Algunas formaciones vegetales arbustivas de diferentes continentes también son muy difíciles de clasificar en una u otra categoría fisionómica. Los matorrales y maquias mediterráneas, por ejemplo, son ambientes muy productivos que suelen ser visitados tanto por aves frugívoras de bosques como de formaciones de tipo abierto. Aspecto de los matorrales densos situados en antiguas zonas de cultivos en el entorno del macizo de Montserrat, Catalunya (Foto: Juan Carlos Guix).

De un total de 329 deposiciones fecales de mamíferos carnívoros (*V. vulpes*, *M. meles*, *M. foina* y *Canis lupus familiaris*) recolectadas de forma fortuita en la sierra de Collserola (8.000 ha) y su entorno, provincia de Barcelona, 163 (49,5%) contenían semillas. La mayoría de las deposiciones con semillas pertenecían a *V. vulpes* (Guix & Ruiz, 2000a).

En 143 deposiciones fecales frescas de zorros obtenidas en los muestreos por la sierra se hallaron 4.520 (99,54%) semillas enteras y 21 (0,46%) semillas damnificadas, repartidas entre más de seis especies autóctonas y 11 especies alóctonas en la sierra, estas últimas en gran parte pertenecientes a plantas cultivadas.

El análisis de la dominancia de las semillas en las deposiciones de zorro reveló que, de las especies consumidas que pueden ser consideradas como estrictamente autóctonas en la sierra, solo *Coriaria myrtifolia* tuvo una representación numérica y una frecuencia relativamente altas (índice probabilístico – $IP'' = 6,27$; cf. Guix, 2007). Las restantes especies autóctonas estuvieron escasamente representadas en la muestra total: *Rubus ulmifolius* ($IP'' = 2,89$), *Sambucus nigra* ($IP'' = 0,63$), *Prunus mahaleb* ($IP'' = 0,72$) y *Rosa* spp. ($IP'' = 1,85$). Por otro lado, las especies alóctonas fueron claramente dominantes en la dieta de los zorros, ej.: *Prunus x gondouinii* ($IP'' = 51,76$), *Vitis vinifera* ($IP'' = 12,91$), *Ficus carica* ($IP'' = 12,40$), *Prunus x domestica* ($IP'' = 2,31$), *Prunus cerasifera* ($IP'' = 2,17$), *Malus x domestica* ($IP'' = 1,45$), *Ceratonia siliqua* ($IP'' = 1,45$).

Los frutos que se conocen bajo el nombre de manzanas domésticas (*Malus x domestica*) son el producto de árboles resultantes de sucesivas hibridaciones en las que han participado diversas especies (Humphries et al., 1993; Gross et al., 2012; Cornille et al., 2014). Por otra parte, el ciruelo (*Prunus x domestica*) es un probable híbrido entre *Prunus spinosa* y *P. cerasifera* (Masefield et al., 1980; Zhebentyayeva et al., 2019). Por último, se asumió que la gran mayoría de las semillas de cerezos encontradas en las deposiciones fecales de los zorros en la sierra de Collserola y su entorno correspondían a *Prunus x gondouinii*, un probable híbrido entre *Prunus avium* y *Prunus cerasus* (Tavaud et al., 2004).

Gran parte de los frutos consumidos por el zorro comparten la característica de contener un gran volumen de pulpa carnosa en términos absolutos. Esto posibilita a los zorros obtener grandes volúmenes de biomasa que, la mayor parte de las veces, se encuentra concentrada en un mismo sitio. El bajo porcentaje (26,6%) de contenidos fecales que aparecen asociados a otros ítems (no frutos) (véase también Herrera, 1989; Martín, 2008) y el elevado número de semillas en las heces sugieren que el zorro suele consumir grandes cantidades de frutos cuando estos están disponibles.

En la sierra de Collserola, los mamíferos carnívoros (especialmente el zorro) consumen más frutos en verano y en otoño que en invierno y principio de la primavera. Es precisamente en verano y en otoño cuando la disponibilidad de frutos cultivados es mayor, sobre todo de *Prunus* spp., *Vitis vinifera*, *Ficus carica* y *Malus x domestica*. Entre enero y abril la disponibilidad de frutos carnosos con las características de los consumidos por los mamíferos

carnívoros es escasa; a excepción de *Rosa* spp. (incluyendo *R. canina* y *R. sempervirens*) y *Celtis australis* a principios de invierno.

Las semillas enteras encontradas en las heces de los zorros pueden ser divididas en dos grupos principales: semillas pequeñas (resistentes o blandas; ej.: *Ficus carica*, *Rubus ulmifolius*, *Coriaria myrtifolia*, *Sambucus nigra*, *Rosa* spp.) y semillas relativamente grandes y duras (ej.: *Prunus* spp., *Celtis australis*). Aparentemente, las semillas pertenecientes a estos dos grupos tienen menores posibilidades de ser seriamente dañadas en el proceso de masticación del zorro, a diferencia de las semillas relativamente grandes y blandas (ej.: *Eriobotrya japonica*). Sin embargo, se encontró solo una pequeña fracción de semillas dañadas de *Vitis vinifera* (0,43% del total de la especie), semillas que no encajan en el primer grupo y que son relativamente blandas. De este modo, el gran número de semillas enteras encontradas en la muestra total podría ser un reflejo del tipo de dentición de los mamíferos carnívoros (con premolares y molares en forma de cuña).

Dada la elevada representatividad de semillas de plantas alóctonas (en este caso, cultivadas y/o naturalizadas) que producen frutos carnosos con abundante pulpa en el conjunto de las deposiciones fecales, es posible que estas especies foráneas afecten al consumo de frutos (y, por tanto, también a la diseminación de semillas) de especies de plantas autóctonas con características similares cuando los períodos de fructificación se sobreponen. Estos datos sugieren que las plantas autóctonas de la sierra compiten con las plantas alóctonas cultivadas por, al menos, algunos de sus potenciales diseminadores de semillas (en este caso el zorro).

A partir del monitoreo de 239 deposiciones fecales frescas de zorros (*Vulpes vulpes*) realizado a finales de la década de 1990 en los lugares de la sierra de Collserola donde fueron encontradas, se pudo evaluar preliminarmente qué destino tienen gran parte de las semillas diseminadas por estos carnívoros en terrenos con pendientes de distintos grados de inclinación.

La mayoría de las heces de zorros fueron encontradas en lugares desprovistos de vegetación (frecuentemente sobre las superficies de la tierra y de las rocas) en matorrales y márgenes de bosques. Después de 145 días de monitoreo periódico se pudo constatar que la mayoría de estas deposiciones acabaron siendo erosionadas y disgregadas por la acción de la lluvias. La diseminación secundaria producida por el agua de escorrentía, durante las lluvias torrenciales

de final de verano e inicio de otoño, probablemente juega un papel importante en la germinación y colonización de parte de las semillas inicialmente diseminadas por estos carnívoros en los ambientes mediterráneos típicamente serranos (en este caso, terrenos pedregosos con declives medios y acentuados) (Guix & Ruiz, 1999; 2000b).

Dispersión de semillas de especies alóctonas en zonas litorales mediterráneas

Las dunas litorales de la península ibérica, a pesar de la escasa capacidad de retención del agua de lluvia de los sedimentos arenosos, también son susceptibles a la colonización por especies de plantas exóticas. Diversas de estas especies de plantas, especialmente las que producen hojas y tallos carnosos que almacenan grandes volúmenes de agua, son diseminadas por aves y mamíferos carnívoros.

La gran resistencia a la desecación de las plantas propias de ambientes dunares es una de las principales características que las convierten en muy invasivas cuando son transportadas a sitios nuevos con clima y biotopos similares. En el caso de las dunas litorales, la resistencia a la salinidad y el hecho de comportarse frecuentemente como plantas pioneras en sustratos a veces muy pobres en nutrientes les permiten colonizar lugares donde ninguna o pocas plantas vasculares habían logrado hacerlo anteriormente.

En el litoral occidental de Portugal se sitúa el Pinhal de Leiria, un bosque plantado que, dada su antigüedad y características especiales, resulta una zona especialmente interesante para el estudio de plantas alóctonas en ambientes dunares. Este bosque de 10.667 ha de pino marítimo (*Pinus pinaster*) fue plantado a partir del siglo XIII con el fin de contener el avance de las dunas de la región de Leiria y, más tarde, también para proveer a la armada portuguesa de madera para sus navíos.

En este pinar, los mamíferos carnívoros, y muy especialmente los zorros, juegan un papel crucial en la dispersión de semillas. El hecho de que durante la noche los zorros frecuenten las zonas más abiertas desprovistas de vegetación arbórea y arbustiva alta y de día se refugien en el interior del bosque los convierte en vectores de plantas entre estos dos tipos de ecosistemas.

De 154 deposiciones fecales de zorro (*V. vulpes*) recolectadas en el Pinhal de Leiria en los veranos de 1995 y 1996, 104 (67,5%) contenían un total de 21.586 semillas enteras. 101 (65,6%) deposiciones fecales contenían semillas de especies de plantas que producen frutos carnosos y 3 (1,9%) de estas deposiciones solo contenían semillas de plantas que no producen frutos carnosos o arilos.

Del total de las semillas encontradas, 18.406 (85,3%) pertenecían a tres especies de plantas autóctonas y 3.180 (14,7%) a ocho especies de plantas alóctonas. El número de semillas por deposición fecal varió entre 1 y 807 (media: 207,5 semillas).

Las semillas mejor representadas en las deposiciones de zorros fueron las de *Rubus ulmifolius* (IP'' = 45,39) y *Corema album* (IP'' = 28,30), ambas especies nativas de la región. El segundo grupo de plantas más dominante en cuanto a la representación de diásporas vegetales estaba compuesto por seis especies de plantas alóctonas: *Carpobrotus edulis* (IP'' = 9,04), *Solanum americanum* (IP'' = 6,31), *Cucumis melo* (IP'' = 2,98), *Vitis vinifera* (IP'' = 1,98), *Olea europaea* (IP'' = 1,93) y *Ficus carica* (IP'' = 0,99). Algunas semillas de *Pinus pinaster* (IP'' = 2,97), una especie considerada autóctona de la región, también han sido encontradas en las deposiciones fecales, pero es probable que la ingestión de estas diásporas vegetales se haya producido de forma accidental mientras se alimentaba de otros ítems. De esta forma, a pesar de que la mayoría de las semillas encontradas en las heces de los zorros pertenecieran a especies de plantas autóctonas, el número de especies alóctonas presentes en la muestra total fue mayor que el número de especies autóctonas (Guix, 2000, 2006).

En agosto de 1999 se examinaron 119 deposiciones fecales de mamíferos carnívoros depositadas durante los meses anteriores (la mayoría atribuibles a *V. vulpes*). De estas deposiciones, 93 (78,15%) estaban disgregadas, 22 (18,49%), fraccionadas, y 4 (3,36%) se encontraban enteras. 68 (57,14 %) de estas deposiciones contenían semillas visibles de especies que producen frutos carnosos (mayoritariamente de *Rubus ulmifolius*, *Corema album* y *Carpobrotus edulis*). Seis contenidos (un 5,04% de la muestra total recogida en agosto de 1999) presentaban una o más plántulas creciendo a su alrededor: tres contenidos con plántulas de *Celtis australis*, Ulmaceae (una especie de planta arqueófita en la región cuyas semillas no fueron encontradas en 1995 y 1996), un contenido con plántulas de *Corema*

album, uno con *Carpobrotus edulis* y otro con una plántula de una especie no identificada de *Prunus* (Rosaceae).

El elevado número de semillas por deposición fecal de *V. vulpes* en el Pinhal de Leiria probablemente tiene implicaciones especiales en la supervivencia de las mismas y en el establecimiento de las plántulas y plantas jóvenes. De los 104 contenidos fecales encontrados en 1995 y 1996, 81 (77,9%) se situaban en terrenos planos o con poca pendiente (0° - 10°) y 23 (22,1%) en terrenos con pendientes moderadas a acentuadas (11° - 30°). Bajo las condiciones de los suelos arenosos de estas dunas, posiblemente el papel del agua de escorrentía en la diseminación secundaria de las semillas depositadas por los zorros sea pequeño, lo que hace suponer que la competencia entre las plantas jóvenes puede ser elevada (en el caso en que la mayoría de las semillas germinen y las plántulas jóvenes se desarrollen).

A pesar de la dificultad de valorar la germinación de semillas en condiciones naturales, así como también la depredación de semillas y de plántulas, las observaciones preliminares sobre los primeros estadios de colonización de las plantas junto a las deposiciones fecales de zorros sugieren que tanto la germinación de semillas como la supervivencia de las plantas jóvenes son más bien bajas.

Diversos estudios sobre dispersión de semillas predicen que el patrón óptimo de dispersión de diásporas es el de la deposición de una o pocas semillas en un sitio dado, situado lo más lejos posible de la planta-madre o de otras plantas de la misma especie (Janzen 1970, 1971; van der Pijl, 1972; Cristóbal-Pérez et al., 2020). En el caso de gran parte de las semillas encontradas en las heces de zorro en la región mediterránea de Europa, esto ocurre cuando las diásporas de las mismas especies de plantas son diseminadas por aves frugívoras.

La deposición de semillas agrupadas en un mismo lugar puede maximizar la depredación sobre ellas o sobre las plántulas originadas a partir de ellas por parte de roedores, palomas silvestres, insectos o microorganismos patógenos (ej.: bacterias, virus u hongos) (Janzen, 1970; 1971; Connell, 1971; Howe, 1980), o incrementar la competencia intra- e interespecífica entre las plántulas o plantas jóvenes supervivientes (Guix, 1995). En sentido contrario, la teoría de la depredación-saciación predice que la deposición de semillas agrupadas en grandes cantidades en un mismo sitio, a pesar de los elevados niveles de depredación de semillas y plántulas, garantizaría la colonización exitosa de al menos algunas de las plantas así

diseminadas (Clark & Clark, 1984; Burkey, 1994). Dado el aparente escaso papel de la diseminación secundaria (por el agua) en el Pinhal de Leiria, ambas situaciones podrían estar ocurriendo con gran parte de las semillas diseminadas por el zorro en esta zona.

*Diseminación y colonización de *Carpobrotus edulis* en las dunas litorales*

Carpobrotus edulis es una planta herbácea de hojas carnosas de la familia Aizoaceae originaria de la costa de Sudáfrica. Fue introducida por los humanos en Europa como planta ornamental y como fijadora de dunas, habiéndose ya establecido en diversas zonas de las costas mediterránea y atlántica (incluyendo también diversas islas y acantilados de Inglaterra e Irlanda). Aunque su hábitat preferente son los suelos arenosos y soleados de las dunas litorales, también suele ser frecuente y localmente abundante en los bosques de pino marítimo (*Pinus pinaster*). Cuando se instala en un nuevo lugar, esta planta tiende a reemplazar a gran parte de las plantas herbáceas autóctonas de cada zona.

Una vez polinizadas sus flores, cada planta produce diversos frutos grandes (42 x 31 mm) en forma de cáliz que pueden llegar a contener más de dos centenares de diminutas semillas cada uno. Cuando maduran, estos frutos adquieren un color amarillento y exhalan un fuerte olor que recuerda a los frutos de las carambolas asiáticas (*Averrhoa* spp.; Oxalidaceae).

En la costa oeste de Portugal diversas especies de aves insectívoro-frugívoras (ej.: *Turdus merula*, *Erithacus rubecula*, *Sylvia* spp.) perforan el fruto de *C. edulis* durante el día para alimentarse de su pulpa mucilaginoso ingiriendo así semillas enteras. Por la noche el fuerte olor de los frutos maduros puede ser detectado a largas distancias por zorros (*Vulpes vulpes*), garduñas (*Martes foina*) y conejos (*Oryctolagus cuniculus*), que también consumen su pulpa carnosa.

Estas especies de aves y mamíferos diseminan las semillas de *C. edulis* a distancias muy variables de acuerdo con sus respectivos hábitos de desplazamiento. Mientras que los conejos solo las diseminan a distancias relativamente cortas, los zorros son capaces de hacerlo a distancias bastante mayores. Las aves son las que potencialmente diseminan semillas a distancias más largas, puesto que pueden traspasar fácilmente barreras que suelen ser

infranqueables para los conejos y los mamíferos carnívoros (ej.: ríos, mar y, en algunos casos también, autopistas amplias y grandes ciudades).

Dado el tamaño diminuto de las semillas de *C. edulis*, estas diásporas pueden ser diseminadas en pequeñas cantidades por las aves y en gran número por los mamíferos. Por ejemplo, una deposición fecal de *Sylvia atricapilla* puede contener tan solo dos o tres semillas de esta especie, mientras que la de un zorro puede contener centenares de ellas. En deposiciones fecales de zorros procedentes de una área de dunas marinas situada en la región de São Pedro de Moel (Portugal), las semillas de *C. edulis* estuvieron entre las más abundantes y frecuentes (véase también el apartado anterior). Por otra parte, aunque en cada pelota fecal de conejo suelen encontrarse cuatro o cinco semillas de esta especie, su frecuente hábito de defecar en los mismos sitios (letrinas) hace que las semillas diseminadas por esta especie de lagomorfo también tiendan a acumularse.

De este modo, las semillas de *C. edulis* pueden ser diseminadas en pequeñas cantidades por sitio, a distancias cortas y largas (por aves), así como a distancias cortas y medianas y en grandes cantidades (por mamíferos). Sin embargo, estas semillas no pueden ser diseminadas en grandes cantidades por sitio y al mismo tiempo a distancias largas por ninguno de sus potenciales diseminadores. Estos patrones de diseminación de semillas de *C. edulis* determinan, en gran medida, su patrón general de colonización y expansión en un área o región, que tiende a ser muy concentrado cerca de sus plantas matrices y poco denso cuanto mayor sea la distancia de estas.

La dispersión de la camarina

La camarina o camariña (*Corema album*; Ericaceae) es un endemismo atlántico de la península ibérica y de las islas Azores, cuyas semillas son diseminadas por aves y algunos mamíferos carnívoros, como el zorro. Esta planta arbustiva se desarrolla bien en las dunas litorales y en sotobosques de pinares de pino marítimo (*Pinus pinaster*) u otras especies. Durante mucho tiempo sus frutos fueron ampliamente recolectados en las dunas por habitantes de poblaciones gallegas, portuguesas y andaluzas para ser usados como alimento y medicina, e incluso comercializados en algunos mercados de grandes ciudades, como Oporto (Porto) (Gil-López, 2011). De este modo, es probable que los humanos hayan contribuido a diseminar esta especie en diversas zonas costeras.

Las sabanas africanas y su megafauna

Las sabanas africanas han conservado gran parte de su megafauna, al contrario de los biomas de tipo abierto más extensos del Neotrópico, Australia, Europa y Asia no tropical. Muchos de los grandes mamíferos herbívoros de este tipo de ambientes en África dispersan semillas de plantas gramíneas y herbáceas tanto por vía epizoocórica como endozoocórica. Algunos de ellos, como es el caso de los elefantes africanos de sabana (*Loxodonta africana* o *L. a. africana*, dependiendo del criterio taxonómico que se aplique) incluso son capaces de dispersar semillas de grandes dimensiones. De hecho, estos elefantes desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas de las sabanas. Así pues, en una sola región de Kenia se documentó la diseminación de 221 especies de plantas por estos animales (Engel, 2000). Por otra parte, se ha estimado que son capaces de transportar semillas a distancias de hasta 65 km (Bunney et al., 2017).

Cabe recordar que los bosques densos de África y Asia albergan también diversas especies de grandes herbívoros que participan en numerosas redes de interacciones mutualistas. Parte de esta megafauna silvícola, como es el caso del elefante asiático (*Elephas maximus*), habita también algunas formaciones abiertas, siendo un componente esencial de los ecótonos

bosques-sabanas en India. De forma similar a los elefantes africanos, los elefantes asiáticos son dispersores de semillas de numerosas especies de plantas (Campos-Arceiz & Blake, 2011; Harich et al., 2016).

Región mediterránea de Europa y África

El palmito o margalló (*Chamaerops humilis*; Arecaceae) aparentemente pertenece a un grupo relicto que integró la vegetación exuberante y densa que ocupó, durante el Terciario (véase el recuadro: Terciario, Paleógeno, Holoceno, Antropoceno), parte de la región mediterránea. Se trata de una de las dos únicas especies de palmeras autóctonas de Europa (junto con *Phoenix theophrasti* del Mediterráneo Oriental). Actualmente el palmito se distribuye por la región mediterránea occidental, incluyendo el norte de África y diversas islas, como Malta, Cerdeña, Sicilia y el archipiélago de Baleares. *Chamaerops humilis* produce frutos relativamente grandes y fibrosos (dimensiones de los frutos: 17,5-13,0 x 13,5-10,5 mm; dimensiones de las semillas: 13,0-10,0 x 10,0-6,5 mm) (figura 5). Estas características dificultan que puedan ser ingeridos enteros por la mayoría de las especies de aves diseminadoras de semillas de Europa. Así pues, sus principales diseminadores son dos especies de mamíferos carnívoros capaces de ingerir y defecar las semillas enteras: el zorro (*V. vulpes*) y la garduña (*M. foina*).



Figura 5. Los frutos maduros de *Chamaerops humilis* exhalan un olor característico que atrae a zorros y a otros mamíferos carnívoros (Foto: Juan Carlos Guix).

No obstante, existen diversos islotes diminutos en la región mediterránea, como el Perejil, que no tienen ni zorros ni tampoco garduñas, pero sí densidades considerables de *C. humilis*. ¿Cómo se han diseminado pues? Posiblemente a través de las cabras domésticas que pueblan, o algún día poblaron, estos islotes. Las cabras con frecuencia ingieren frutos de esta especie de palmera y regurgitan sus semillas enteras en sitios propicios a la germinación y a la colonización, de forma similar a lo que probablemente hicieron diversas especies de la megafauna extinta del final del período Cuaternario.

Así pues, los humanos, al domesticar la cabra e introducirla, de forma extensiva, en diversas regiones de Europa y África donde antes no existía, probablemente han facilitado la dispersión de *C. humilis*. Incluso, es posible que las cabras que ingirieran frutos de estas palmeras en una zona continental, al ser transportadas a islas e islotes próximos por barco, las hubieran introducido en algunas ínsulas.

El zorro

El zorro común (*Vulpes vulpes*) es actualmente uno de los mamíferos carnívoros más ampliamente distribuidos del mundo, siendo capaz de habitar una gran variedad de ambientes (Jennings & Veron, 2009; Castelló, 2018). Por tratarse de una especie ecológicamente muy versátil, que con frecuencia se alimenta de frutos carnosos, tiene un papel muy importante en la dispersión de semillas de numerosas especies de plantas. Entre estas especies vegetales, cabe destacar el palmito (*Chamaerops humilis*) en diversas regiones mediterráneas de Europa. En un estudio realizado entre julio de 1999 y mayo de 2000 en el macizo del Garraf, en Catalunya (con una muestra de 428 deposiciones fecales de *V. vulpes*), se constató que los frutos de esta especie de palmera constituyeron el ítem numéricamente más importante en la dieta de los zorros en esta área (IP'' = 31,38), habiendo dispersado centenares de sus semillas (Martín, 2008).

Una de las especies de palmeras que ha sido ampliamente dispersada por los humanos es la palma datilera (*Phoenix dactylifera*). El posible centro de dispersión de esta especie estaría entre el nordeste del Sahara, el norte de la península arábiga y las orillas del golfo Pérsico. No obstante, actualmente la palma datilera se encuentra ampliamente distribuida por las zonas más húmedas de la cuenca mediterránea, en diversas islas atlánticas orientales, así como también en la península arábiga, Madagascar y Asia (Chaluvadi et al., 2018).

Existen diversas variedades cultivadas de palma datilera que producen frutos carnosos con dimensiones bastante variadas. Por lo general estos frutos suelen ser demasiado alargados para que un ave paseriforme pueda ingerirlos enteros y diseminar sus semillas por vía gástrica (dimensiones de los frutos: 51,1-42,5 x 28,2-20,4 mm; semillas: 35,7-24,9 x 10,5-8,7 mm). De hecho, se ha observado que los principales diseminadores salvajes de sus semillas en el norte de África son las especies de babuinos.

Sin embargo, los agricultores y los pastores del norte de África suelen alimentar al ganado doméstico (dromedarios, vacas, asnos, ovejas y cabras) con frutos desecados de esta palmera que no se destinan a consumo humano. Estos animales suelen ingerir semillas de datileras, y

defecar o regurgitar varias de ellas enteras. Como estos animales han sido continuamente conducidos por pastores y caravaneros de un oasis a otro a lo largo de más de 5.000 años (en el norte de África aproximadamente 3.000 años en el caso de los dromedarios), han dispersado sus semillas en estos ambientes y ampliado así su área de distribución geográfica. Es cierto también que desde hace más de 6.000 años los agricultores se han encargado de ampliar los palmares plantando estas palmeras junto a los oasis (ej.: los sumerios, babilonios y los antiguos egipcios), pero es posible también que muchos de los nuevos núcleos de datileras hubieran surgido primero de forma espontánea, a través de la zoocoria.

El papel de la megafauna del Pleistoceno en la funcionalidad de los ecosistemas de los grandes biomas de vegetación abierta

Al final del Pleistoceno numerosas especies animales de gran tamaño, especialmente de mamíferos, se extinguieron en diversas regiones del planeta (Louys et al., 2007; Malhi et al., 2016). Las causas de la extinción masiva de esta megafauna aún son un tema de debate en los medios científicos (véase, por ejemplo, Boulanger & Lyman, 2014; Johnson et al., 2016; Malhi et al., 2016). Sin embargo, cada vez va ganando más peso la posibilidad de que no hubiera una única causa. Una de las hipótesis que se contempla es que los cambios climáticos que tuvieron lugar al final de esta época geológica, junto con el efecto de la caza practicada por grupos humanos, habrían jugado un papel importante en la desaparición de varias de las especies de grandes animales (Louys et al., 2007).

Algunos autores han planteado la posibilidad de que la rápida y masiva extinción de los megaherbívoros, así como de sus grandes depredadores, hubiera afectado considerablemente a la funcionalidad de los ecosistemas en los que habitaban (Malhi et al., 2016). Muchas de las especies de grandes herbívoros que se extinguieron al final del Pleistoceno (y, en algunos casos, al comienzo del Holoceno) habrían sido las principales dispersoras de semillas de grandes dimensiones en las florestas tropicales y subtropicales y, sobre todo, en las formaciones vegetales de tipo abierto, como las sabanas.

Terciario, Paleógeno, Holoceno, Antropoceno...

La organización de la escala de tiempo geológico ha pasado por numerosos cambios. En el siglo XX algunos autores consideraron conveniente crear dos períodos nuevos (el Paleógeno y el Neógeno) y suprimir el período Terciario. Otros autores han propuesto también el término Antropoceno (como época) en sustitución del Holoceno. Y otros, aún, abogan por mantener el período Terciario, subdividiéndolo en Paleógeno y Neógeno (véanse, por ejemplo, Head et al., 2008 y Knox et al., 2012 para una discusión sobre el tema). Teniendo en cuenta que los términos Terciario, Cuaternario y Holoceno siguen utilizándose (ej.: Valcárcel et al., 2017; Dimitrov, 2020; Megerle, 2020; Li et al., 2021; Msanda et al., 2021), en esta serie se ha convenido mantener el sistema de subdivisión de la escala geológica tradicional por una cuestión meramente práctica, siguiendo el criterio propuesto por Head et al., 2008.

¿Introducir megafauna foránea?

Recientemente un grupo de investigadores ha propuesto la introducción de especies de grandes herbívoros africanos y asiáticos en peligro de extinción (ej.: elefantes, équidos, camellos) en amplios espacios controlados de las planicies norteamericanas, como una alternativa conservacionista. Según los partidarios de esta propuesta, en las praderas norteamericanas estos grandes herbívoros no estarían sometidos a la presión de la caza furtiva que sufren en sus lugares de origen (Donlan et al., 2006). ¿Qué consecuencias, para los patrones de dispersión y depredación de semillas podrían derivarse de estas introducciones a larga escala?

De entrada una de las consecuencias teóricas podría ser el establecimiento de nuevas interacciones mutualistas entre esta megafauna foránea y la flora nativa de las praderas, entre las cuales estaría la diseminación de semillas de algunas especies de plantas. De hecho, los

defensores de esta propuesta remarcan que estos animales podrían desempeñar un papel ecológico similar a la megafauna extinta en estas latitudes hace tan solo 13.000 años.

No obstante, trasladar a los grandes herbívoros en peligro de extinción de un lugar a otro eventualmente puede solucionar, a corto plazo, el problema de conservación que se plantea sobre estas especies pero no el del papel ecológico que desempeñan en África o Asia. Aunque, después de un tiempo, se reintrodujeran en sus lugares de origen, es posible que algunos tipos de interacciones mutualistas autóctonas ya se hubieran perdido.

Por otra parte, el efecto a largo plazo del pastoreo y del ramoneo² de estos grandes herbívoros sobre la flora y sobre la capacidad de colonización de las plantas en las zonas receptoras sería del todo impredecible sin la existencia de depredadores eficaces que regularan sus poblaciones.

Así pues, no basta con mantener elementos aislados de un ecosistema, sino que es necesario conservar el ecosistema funcional, con todas sus potenciales interacciones ecológicas, como la zoocoria, la polinización, la depredación, el parasitismo, las interrelaciones entre vertebrados y insectos, etc.

Diversidad social y ecosistemas

Nuestras culturas influyen en la manera de relacionarnos con nuestro entorno próximo y el medio ambiente a diferentes escalas en el espacio y en el tiempo. Recientemente se ha planteado la posibilidad de que la diversidad cultural pueda generar también diversidad ecológica en los ambientes bajo influencia humana directa. Un buen ejemplo que ilustraría esta relación sería la gestión secular de los ecosistemas de los *montados* portugueses y las dehesas españolas (Arnaiz-Schmitz et al., 2018).

Siguiendo este planteamiento, y en el sentido contrario, la uniformización cultural destruiría diversidad ecológica y generaría simplificación y uniformidad estructural. Un ejemplo sería la destrucción de agroecosistemas variados y diversos (como los *montados* y las dehesas) para sustituirlos por grandes extensiones de monocultivos, un fenómeno que se está extendiendo por diversas regiones del mundo.

² Se utiliza aquí el término *ramoneo* como una forma de alimentación de un mamífero herbívoro, sea este doméstico o salvaje, que consume hojas de las ramas bajas de arbustos y árboles (cf. *browsing* en inglés cuando es aplicado en ecología).

Incluso extensos biomas, como es el caso de los cerrados brasileños, que han convivido con influencias culturales diversas de numerosas etnias y grupos indígenas desde hace miles de años, están sufriendo los efectos de la uniformización cultural del paisaje (figura 6).



Figura 6. En Brasil, las formaciones de cerrados están siendo destruidas a una velocidad alarmante para dar lugar a pastizales y monocultivos de soja (Foto: Franco L. de Souza).

Si asumimos que, desde hace bastante tiempo ya, nuestra especie ha influido, amoldado, modificado o destruido un gran número de ecosistemas en la Tierra, valdría la pena replantearse la manera en la que ejerceremos nuestra futura influencia en la biosfera. Así pues, si queremos preservar la mayor parte de la biodiversidad del planeta, no deberíamos renunciar a gestionar de forma más adecuada los ecosistemas agropastoriles, agroforestales (Samways et al., 2020) e incluso urbanos. Para ello, antes debemos definir claramente qué tipo de interacciones queremos establecer con estos ecosistemas (véase, por ejemplo, Cumming et al., 2012). En este sentido, las nociones de diversidad social y de diversidad biocultural deben ganar peso en la gestión de la diversidad biológica (Paveglio et al., 2017; Arnaiz-Schmitz et al., 2018).

Agradecimientos

A Isabel Cruz Alves, Franco Leandro de Souza, Júlio Cesar Roma, Josep Maria Mascó Guix, José Sabino, Marc Martín, Cristiane Leonel, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López-Mercader. A Diana Mota y Noemí Cortés por la revisión del castellano

Referencias bibliográficas

- Arnaiz-Schmitz, C.; Herrero-Jáuregui, C. & Schmitz, M.F. 2018. Losing a heritage hedgerow landscape. Biocultural diversity conservation in a changing social-ecological Mediterranean system. *Science of The Total Environment* 637-638: 374-384. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.413>
- Boldrini, I.I. 2009. A flora dos campos do Rio Grande do Sul (Pp. 63-77). In: *Campos sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade* (Pillar, V.D.P. et al., eds.). MMA, Brasília.
- Boulanger, M.T. & Lyman, R.L. 2014. Northeastern North American Pleistocene megafauna chronologically overlapped minimally with Paleoindians. *Quaternary Science Reviews* 85: 35-46. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.11.024>
- Brandini, S. et al. 2017. The paleo-indians entry into South America according to mitogenomes. *Mol. Biol. Evol.* 35: 299-311. DOI: 10.1093/molbev/msx267
- Bunney, K.; Bond, W.J. & Henley, M. 2017. Seed dispersal kernel of the largest surviving megaherbivore – the African savanna elephant. *Biotropica* 2017. DOI: 10.1111/btp.12423
- Burkey, T.V. 1994. Tropical tree species diversity: a test to the Janzen-Connell model. *Oecologia*, 97: 533-540.
- Campos-Arceiz, A. & Blake, S. 2011. Megagardeners of the forest – the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica* 37: 542-553. DOI: 10.1016/j.actao.2011.01.014
- Castelló, J.R. 2018. *Canids of the world. Wolves, wild dogs, foxes, jackals, coyotes, and their relatives*. Princeton University Press. Princeton and Oxford. 331 p.
- Chaluvadi, S.R.; Young, P.; Thompson, K.; Bahri, B.A.; Gajera, B.; Narayanan, S.; Krueger, R. & Bennetzen, J.L. 2018. *Phoenix* phylogeny, and analysis of genetic variation in a diverse collection of date palm (*Phoenix dactylifera*) and related species. *Plant Diversity*. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.11.005>
- Cheida, C.C. 2005. *Dieta e dispersão de sementes pelo lobo-guará Chrysocyon brachyurus (Illiger 1815) em uma área com campo natural, Floresta Ombrófila Mista e silvicultura, Paraná, Brasil*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 117 p.
- Cisneiro, A.C. 2020. *Dieta e dispersão de sementes por Lycalopex vetulus (Lund, 1842) em áreas de cerrado stricto sensu do município de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos. 77 p.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.*, 124: 769-788.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312. In: *Dynamics of populations* (den Boer, P.J. & Gradwell, G.R., eds.). Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.

Cornille, A.; Giraud, T.; Smulders, M.J.M.; Roldán-Ruiz, I. & Gladieux, P. 2014. The domestication and evolutionary ecology of apples. *Trends in Genetics* 30: 57-65.

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>

Cumming, G.S.; Olsson, P.; Chapin III, F.S. & Holling, C.S. 2012. Resilience, experimentation, and scale mismatches in social-ecological landscapes. *Landscape Ecol.* 28: 1139-1150. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9725-4>

Dalponete, J.C. & Lima, E.S. 1999. Disponibilidade de frutos e a dieta de *Lycaalopex vetulus* (Carnivora – Canidae) em um cerrado do Mato Grosso, Brasil. *Revta. brasil. Bot., São Paulo* 22: 325-332.

Dimitrov, D. 2020. Are there any Tertiary relict species in the modern Bulgarian spider fauna (Arachnida: Araneae)? *Arachnology Letters* 59: 67-71. DOI:10.30963/aramit5909

Donlan, C.J. et al. 2006. Pleistocene rewilding: an optimistic agenda for twenty-first century conservation. *The American Naturalist* 168: 660-681. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/508027>

Engel, T.R. 2000. *Seed dispersal and forest regeneration in a tropical lowland biocoenosis (Shimba Hills, Kenya)*. Logos Verlag. Berlin.

Faber-Langendoen, D.; Keeler, T.; Meidinger, D.; Josse, C.; Weakley, A.; Tart, D.; Navarro, G.; Hoagland, B.; Ponomarenko, S.; Fults, G. & Helmer, E. 2016. *Classification and description of world formation types*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-346. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 222 p.

Franchin, A.G.; Juliano, R.F.; Kanegae, M.F.; Marcal Junior, O. 2008. Birds in the tropical savannas. In: *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources* (Del Claro, K. et al., eds.). Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK.

Gil-López, M.J. 2011. Etnobotánica de la camarina (*Corema album*; Empetraceae) en Cádiz. *Acta Botanica Malacitana* 36: 137-144.

Griz, L.M.S. & Machado, I.C.S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001201>

Gross, B.L.; Henk, A.D.; Forsline, P.L.; Richards, C.M. & Volk, G.M. 2012. Identification of interspecific hybrids among domesticated apple and its wild relatives. *Tree Genetics & Genomes* 8: 1223-1235. DOI: 10.1007/s11295-012-0509-4

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*. Tesis Doctoral. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Barcelona.

Guix, J.C. 2000. The red fox as a disperser of exotic plants in a coastal area of W Portugal. In: *I Simpósio sobre Espécies Exóticas*. Liga para a Protecção da Natureza. 17 p. Lisboa.

Guix, J.C. 2005. Evidence of old anthropic effects in forests at the confluence of the Caurés and Negro Rivers - NW Amazonia: the role of Indians and Caboclos. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 8(1): 1-27.

Guix, J.C. 2006. The red fox as a disperser of exotic plants in a coastal area of western Portugal. Pp. 26-31. In: *Actas do 1º Simpósio sobre Espécies Exóticas; Introduções, Causas e Consequências* (Rodrigues, L.; Reino, L.; Gordinho, L.O.; Freitas, H., eds.). Liga para a Protecção da Natureza. Lisboa.

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

Guix, J.C. 2008. Iron, fire and sheep: their effects on the Holocene expansion of open vegetation in the Iberian Peninsula. *Revista d'Arqueologia de Ponent* 18: 139-145.

Guix, J.C. 2009. Amazonian forests need Indians and Caboclos. *Orsis* 24: 33-40.

Guix, J.C.; Ruiz, X. 1999. Estudi de la frugivoria i dels processos de dispersió de llavors per vertebrats al Parc de Collserola. Cinquena memòria d'activitats i resultats. Abril de 1999. Departament de Biologia Animal. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

Guix, J.C.; Ruiz, X. 2000a. Frugivoria i dispersió de llavors per mamífers carnívors a la serra de Collserola, amb especial referència a la guineu (*Vulpes vulpes*) (Pp. 133-138). In: *I Jornades sobre la recerca en els sistemes naturals a Collserola: aplicacions a la gestió del Parc* (Llimona, F.; Espelta, J.M. ; Guix, J.C.; Mateos, E. & Rodríguez-Teijeiro, J.D. eds.). Consorci del Parc de Collserola. 292 p.

Guix, J.C.; Ruiz, X. 2000b. The role of carnivores as seed dispersers of alien species: monitoring faecal contents of the red fox and the stone marten in Mediterranean habitats. Pp. 16-17. In: *1º Simpósio sobre Espécies Exóticas- Liga para a Protecção da Natureza*. Lisboa.

Harich, F.K.; Treydte, A.C.; Ogutu, J.O.; Roberts, J.E.; Savini, C.; Bauer, J.M. & Savini, T. 2016. Seed dispersal potential of Asian Elephants. *Acta Oecologica* 77: 144-151. DOI: 10.1016/j.actao.2016.10.005

Head, M.J.; Gibbard, P. & Salvador, A. 2008. The Tertiary: a proposal for its formal definition. *Episodes* 31(2): 248-250. DOI: 10.18814/epiiugs/2008/v31i2/012

Herrera, C.M. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.

Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61: 944-959.

- Humphries, C.J.; Press, J.R. & Sutton, D.A. 1993. *Trees of Britain and Europe*. Hamlyn. Hong Kong. 320 p.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jennings, A.P. & Veron, G. 2009. Family Viverridae (Civets, Genets and Oyans)(Pp. 174-232). In: *Handbook of the mammals of the world. Vol. 1. Carnivores.* (Wilson, D.E. & Mittermeier, R.A., eds.). Lynx Edicions. Barcelona.
- Johnson, C.N. et al., 2016. What caused extinction of the Pleistocene megafauna of Sahul? *Proc. R. Soc. B* 283: 20152399. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2399>
- Knox, R.W.O'B. et al. 2012. Examining the case for the use of the Tertiary as a formal period or informal unit. *Proceedings of the Geologists' Association* 123: 390-393. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pgeola.2012.05.004>
- Kuerten, S. & Assine, M.L. 2011. O rio Paraguai no megaleque do Nabileque, sudoeste do Pantanal Mato-Grossense, MS. *Revista Brasileira de Geociências* 41: 642-653.
- Kuhlmann, M. & Ribeiro, J.F. 2016. Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30: 271-282. DOI: 10.1590/0102-33062015abb0331
- Li, M. et al., 2021. A chromosome-level genome assembly for the Tertiary relict plant *Tetracentron sinense* Oliv. (Trochodendraceae). *Molecular Ecology Resources*. DOI: 10.1111/1755-0998.13334
- Louys, J.; Curnoe, D. & Tong, H. 2007. Characteristics of Pleistocene megafauna extinctions in South Asia. *Palaeoecology* 243: 152-173. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.07.011>
- Malhi, Y.; Doughty, C.E.; Galetti, M.; Smith, F.A.; Svenning, J.-C. & Terborgh, J.W. 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *PNAS* 113: 838-846. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502540113>
- Martín, M. 2008. Caracterització de la dieta de la guineu (*Vulpes vulpes*) al Parc del Garraf (Pp. 81-88). In: *V Trobada d'Estudiosos del Garraf*. Diputació de Barcelona.
- Masefield, G.B.; Wallis, M.; Harrison, S.G.; Nicholson, B.E. 1980. Guía de las plantas comestibles. Ed. Omega. Barcelona.
- Megerle, H.E. 2020. Geoheritage and geotourism in regions with extinct volcanism in Germany; Case Study Southwest Germany with UNESCO Global Geopark Swabian Alb. *Geosciences* 10: 445. DOI: 10.3390/geosciences10110445
- Mertens, J.; Germer, J.; Siqueira Filho, J.A. & Sauerborn, J. 2017. *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae), a threatened tree of the Brazilian Caatinga? *Braz. J. Biol.* 77: 542-552. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.18715>

- Modernel, P.; Rossing, W.A.H.; Corbeels, M.; Dogliotti, S.; Picasso, V. & Tiftonell, P. 2016. Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environ. Res. Lett.* 11: 113002. DOI: 10.1088/1748-9326/11/11/113002
- Msanda, F.; El Mayad, H. & Furze, J.N. 2021. Floristic biodiversity, biogeographical significance, and importance of Morocco's Arganeraie Biosphere Reserve. *Environ. Sci. Pollut. Res.* <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11936-0>
- O'Connor, S.-J. & Kelly, D. 2012. Seed dispersal of matai (*Prumnopitys taxifolia*) by feral pigs (*Sus scrofa*). *New Zealand Journal of Ecology* 36: 228-231.
- Pausas, J.G. & Bond, W. 2020. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends in Plant Science* 25: 250-263. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.11.003>
- Paveglio, T.B.; Nielsen-Pincus, M.; Abrams, J. & Moseley, C. 2017. Advancing characterization of social diversity in the wildland-urban interface: An indicator approach for wildfire management. *Landscape and Urban Planning* 160: 115-126. <https://doi.org/10.1016/j.landurbanplan.2016.12.013>
- Pedrosa, F.; Bercê, W.; Levi, T.; Pires, M. & Galetti, M. 2019. Seed dispersal effectiveness by a large-bodied invasive species in defaunated landscapes. *Biotropica* 51: 862-873. <https://doi.org/10.1111/btp.12706>
- Raczka, M.F.; Bush, M.B. & De Oliveira, P.E. 2018. The collapse of megafaunal populations in southeastern Brazil. *Quaternary Research* 89: 103-118. DOI: 10.1017/qua.2017.60
- Rocha, V.J.; Reis, N.R. & Sekiama, M.L. 2004. Dieta e dispersão de sementes por *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora, Canidae), em um fragmento florestal no Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 871-876.
- Samways, M.J. et al., 2020. Solutions for humanity on how to conserve insects. *Biological Conservation* 242: 108427. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108427>
- Silva, M.P.; Silva, J.S.V. & Mauro, R.A. 2014. Vegetação da unidade de planejamento e gerenciamento do rio Nabileque, Mato Grosso do Sul. *Revista GeoPantanal* 16: 141-151.
- Staal, A.; Fetzer, I.; Wang-Erlandsson, L.; Bosmans, J.H.C.; Dekker, S.C.; van Nes, E.H.; Rockström, J. & Tuinenburg, O.A. 2020. Hysteresis of tropical forests in the 21st century. *Nature Communications* 11: 4978. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18728-7>
- Tavaud, M.; Zanetto, A.; David, J.L.; Laigret, F. & Dirlewanger, E. 2004. Genetic relationships between diploid and allotetraploid cherry species (*Prunus avium*, *Prunus x gondouinii* and *Prunus cerasus*). *Heredity* 93: 631-638.

Valcárcel, V.; Guzmán, B.; Medina, N.G.; Vargas, P. & Wen, J. 2017. Phylogenetic and paleobotanical evidence for late Miocene diversification of the Tertiary subtropical lineage of ivies (*Hedera* L., Araliaceae). *BMC Evolutionary Biology* 17: 146. DOI: 10.1186/s12862-017-0984-1

Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin.

Zhebentyayeva, T.; Shankar, V.; Scorza, R.; Calhahan, A.; Ravelonandro, M.; Castro, S.; DeJong, T.; Sasaki, C.A. & Dardick, C. 2019. *Horticulture Research* 6: 12. DOI: 10.1038/s41438-018-0090-6