










# Islas: Los ecosistemas más vulnerables a las invasiones biológicas

Raquel Muñoz-Gallego<sup>1,2,\*</sup> , Marta Correia<sup>1</sup> , Alba Costa<sup>1</sup> , Isabel Donoso<sup>3,4</sup> , Sandra Hervías-Parejo<sup>1</sup> , Alejandro Miele<sup>1</sup> , Marta Quitián<sup>1</sup> , Maximilian Vollstädt<sup>1</sup> , Anna Traveset<sup>1</sup> 

- (1) Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA-CSIC-UIB), C/ Miquel Marquès, 21, 07190, Esporles, Islas Baleares, España.
- (2) Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Universidad Politécnica de Madrid, Ciudad Universitaria, ES-28040, Madrid, España.
- (3) Basque Centre for Climate Change (BC3), Parque Científico UPV-EHU, 48940, Leioa, España.
- (4) IKERBASQUE, Basque Foundation for Science, Bilbao, España.

\* Autora para correspondencia / Corresponding author: R. Muñoz-Gallego [raquel19026@gmail.com]

> Recibido / Received: 21/05/2024 – Aceptado / Accepted: 16/10/2025

**Cómo citar / How to cite:** Muñoz-Gallego, R., Correia, M., Costa, A., Donoso, I., Hervías-Parejo, S., Miele, A., Quitián, M., Vollstädt, M., Traveset, A. 2025. Islas: Los ecosistemas más vulnerables a las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 34(3): 2947. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2947>

## Islas: Los ecosistemas más vulnerables a las invasiones biológicas

**Resumen:** Las islas son ecosistemas especialmente vulnerables a las invasiones biológicas debido a su aislamiento geográfico, alta especialización y baja presión por depredadores naturales y competencia. De hecho, las especies invasoras han contribuido al 86 % de las extinciones de las especies endémicas insulares. En este trabajo, hacemos una revisión de los impactos ecológicos de las invasiones biológicas en islas, tanto sobre los rasgos funcionales de las especies nativas como sobre distintas funciones e interacciones ecológicas. La introducción de especies puede afectar a los rasgos funcionales de las especies, ya sea aumentando la diversidad funcional al incorporar nuevos rasgos al ecosistema o reduciéndola al introducir rasgos redundantes a los de las especies nativas. Las interacciones ecológicas, tanto mutualistas (polinización, dispersión de semillas, planta-microorganismo) como antagonistas (herbivoría, parasitismo patógeno, depredación), también pueden verse alteradas. Los impactos indirectos de las especies invasoras, complejos y difíciles de cuantificar, pueden ser cruciales en ecosistemas insulares, comúnmente afectados por múltiples especies invasoras que pueden interactuar entre sí. Aunque las especies introducidas pueden causar importantes interrupciones ecológicas, en algunos casos también pueden reemplazar funcionalmente a especies nativas extintas. Abordar las lagunas de conocimiento identificadas en este estudio será esencial para proteger los ecosistemas insulares frente a las invasiones biológicas. Futuros trabajos deberían adoptar enfoques interdisciplinarios y colaborativos que integren la variación contextual y los diferentes niveles de organización ecológica. Este tipo de investigación será esencial para desarrollar estrategias de conservación más efectivas, orientadas a preservar no solo la biodiversidad insular, sino también la estabilidad y funcionalidad de estos ecosistemas únicos.

**Palabras clave:** efectos indirectos; especies introducidas; especies alóctonas; interacciones ecológicas; rasgos funcionales

## Islands: The ecosystems most vulnerable to biological invasions

**Abstract:** Islands are ecosystems particularly vulnerable to biological invasions due to their geographic isolation, high specialization and low pressure from natural predators and competition. In fact, invasive species have contributed to 86% of the extinctions of island endemic species. In this research, we review the ecological impacts of biological invasions on islands, both on the functional traits of native species and on different ecological functions and interactions. The introduction of species can affect the functional traits of species, either by increasing functional diversity by adding new traits into the ecosystem, or by reducing it by introducing redundant traits to those of native species. Ecological interactions, both mutualistic (pollination, seed dispersal, plant-microorganism) and antagonistic (herbivory, pathogenic parasitism, predation), can also be altered. The indirect impacts of invasive species, complex and difficult to quantify, can be crucial in island ecosystems, which are commonly affected by multiple invasive species that may interact with each other. Although non-native species can cause significant ecological disruptions, in some cases they can also functionally replace extinct native species. Addressing the knowledge gaps identified in this study will be essential to protect island ecosystems from biological invasions. Future research should adopt interdisciplinary and collaborative approaches that integrate contextual variation and the different levels of ecological organization. Promoting this type of research will be essential to design more effective conservation strategies aimed at preserving not only island biodiversity, but also the stability and functionality of these unique ecosystems.

**Keywords:** ecological interactions; functional traits; indirect effects; introduced species; non-native species

## Introducción

Las especies invasoras, definidas como aquellas especies alóctonas cuya introducción o propagación supone una amenaza para la diversidad biológica (según la Convención sobre Diversidad Biológica, Decisión VI/23, 2002), son una de las principales causas de pérdida de biodiversidad y extinción de especies en todo el mundo (Brook et al. 2008; Bellard et al. 2016, 2017; Dueñas et al. 2021). La investigación sobre sus impactos ecológicos y sociales ha crecido sustancialmente en las últimas décadas, demostrando que pueden transformar los ecosistemas profundamente (Simberloff et al. 2013; Vilà y Hulme 2017). Por un lado, los factores abióticos del medio pueden verse alterados, como es el caso de la composición del suelo y los ciclos biogeoquímicos de nutrientes por parte de plantas invasoras, lo que a su vez puede favorecer la invasión de otras especies, entrando en un bucle de retroalimentación positiva (Weidenhamer y Callaway 2010). Las especies invasoras también pueden transformar los factores bióticos, causando incluso la disrupción de interacciones ecológicas clave para el funcionamiento de los ecosistemas (Traveset y Richardson 2014).

Los impactos ecológicos de las especies invasoras no se limitan a los ecosistemas terrestres, sino que también afectan a los ecosistemas acuáticos y costeros. Por ejemplo, el jacinto de agua *Pontederia crassipes* (Mart.) Solms altera la purificación de ríos y lagos (Villamanga y Murphy 2010), mientras que el mejillón cebra *Dreissena polymorpha* Pallas modifica las redes tróficas de estos ecosistemas acuáticos (Karatajev et al. 2014). En los arrecifes de coral y manglares, las invasiones contribuyen a la degradación y vulnerabilidad frente a tormentas y erosión (Biswas et al. 2007; Hume et al. 2014). Incluso, en algunos casos, las especies invasoras pueden intensificar los efectos del cambio climático. Por ejemplo, plantas invasoras como las pertenecientes a los géneros *Prosopis* sp. Willd. y *Schinus* sp. L. aumentan la frecuencia de incendios forestales, liberando más CO<sub>2</sub> a la atmósfera e incrementando la vulnerabilidad de los ecosistemas (Landis 2010; Ayanu et al. 2015). Estas alteraciones no solo afectan al funcionamiento de los ecosistemas, sino también a sectores económicos clave como la agricultura, la pesca y el turismo, con pérdidas estimadas en cientos de miles de millones de dólares anuales a nivel global (Pimentel et al. 2001; Henry et al. 2023). Por último, las invasiones biológicas también tienen repercusiones directas en la salud humana (Chinchio et al. 2020; Najberek et al. 2022). Ejemplos como el del mosquito *Aedes aegypti* L., vector de enfermedades como dengue y zika (Iwamura et al. 2020), ilustran los riesgos asociados.

Aunque en la mayoría de los casos las especies alóctonas suponen una amenaza, en algunas situaciones también pueden aportar beneficios al ser humano o a los ecosistemas (Sax et al. 2022). Se han documentado casos en los que estas especies llegan a desempeñar funciones ecológicas similares a las de especies nativas extintas, actuando como “sustitutas funcionales”. Por ejemplo, la marta (*Martes martes* L.), un carnívoro introducido en las Islas Baleares en época romana, dispersa las semillas del arbusto mediterráneo *Cneorum tricoccon* L. en la isla de Mallorca, sustituyendo en parte a las lagartijas endémicas del género *Podarcis* Wagler, localmente extintas probablemente por la introducción de este y otros depredadores (Celedón-Neghme et al. 2013). En las últimas décadas, se han invertido grandes esfuerzos en métodos de control y erradicación de especies invasoras (Spatz et al. 2022). Sin embargo, estos suelen ser costosos, de larga duración y con resultados variables, lo que supone una dificultad añadida a la gestión de esta amenaza planetaria.

En este contexto, las islas son particularmente vulnerables a las invasiones biológicas debido a que sus ecosistemas son aislados, altamente especializados, a menudo, con ausencia de depredadores naturales y sin (o baja) competencia que pueda contrarrestar los efectos de las especies introducidas. Cabe aclarar que nos referimos con “islas” a porciones de tierra completamente rodeadas por agua, definidas como “islas verdaderas” según Whittaker y Fernández-Palacios (2007). Estas se clasifican en tres tipos dependiendo de su origen geológico: (i) islas oceánicas, formadas por actividad volcánica y que nunca han estado conectadas al continente, por ejemplo, Hawái y Canarias; (ii) islas continentales, penínsulas que quedaron aisladas del continente por la subida del nivel del mar, típicamente durante periodos interglaciares, por ejemplo, Sri Lanka, Bahamas y Borneo; (iii) fragmentos continentales, porciones de corteza separadas del continente original mediante procesos tectónicos, a menudo de gran tamaño y antigüedad, como Nueva Zelanda, Seychelles y muchas de las islas mediterráneas, incluidas las Baleares. Precisamente, dicho aislamiento ha promovido que lleguen a estos ecosistemas tan sólo una proporción de la biota que habita el continente cercano y que ha logrado superar todas las barreras para establecerse. Como resultado, la biota insular es disarmónica, es decir, los grupos taxonómicos presentes en las islas difieren notablemente en proporción y diversidad de los encontrados en los continentes cercanos. Además, las especies establecidas han evolucionado durante largos periodos en condiciones ambientales específicas, lo que a menudo conlleva la pérdida de defensas frente a depredadores, herbívoros, patógenos o competidores (Whittaker y Fernández-Palacios 2007). Aunque todos los ecosistemas insulares son frágiles, las islas oceánicas lo son especialmente debido a las altas tasas de endemidad, lo que incrementa el riesgo de extinción de sus especies nativas (Kier et al. 2009; Spatz et al. 2017). De hecho, se estima que las especies invasoras han contribuido al 86 % de las extinciones de especies endémicas documentadas en islas, tanto continentales como oceánicas (Bellard et al. 2016, 2017). Además, dado el tamaño relativamente pequeño de las islas, cada invasión biológica tiene un impacto relativamente grande en el ecosistema. Una sola especie invasora puede desencadenar efectos en cascada, alterando varias especies y funciones ecológicas. Así, por ejemplo, en las islas Pitiusas, la culebra invasora *Hemorrhhois hippocrepis* L. está desplazando a la lagartija endémica *Podarcis pityusensis* Wagler (Hinckley et al. 2017), con potenciales efectos negativos sobre la reproducción de *C. tricoccon*, planta que depende en gran medida de esta lagartija para la dispersión de sus semillas en esas islas (Celedón-Neghme et al. 2013). Por lo tanto, comprender, prevenir y mitigar los impactos de las invasiones biológicas en estos ecosistemas frágiles y únicos es una tarea de vital importancia.

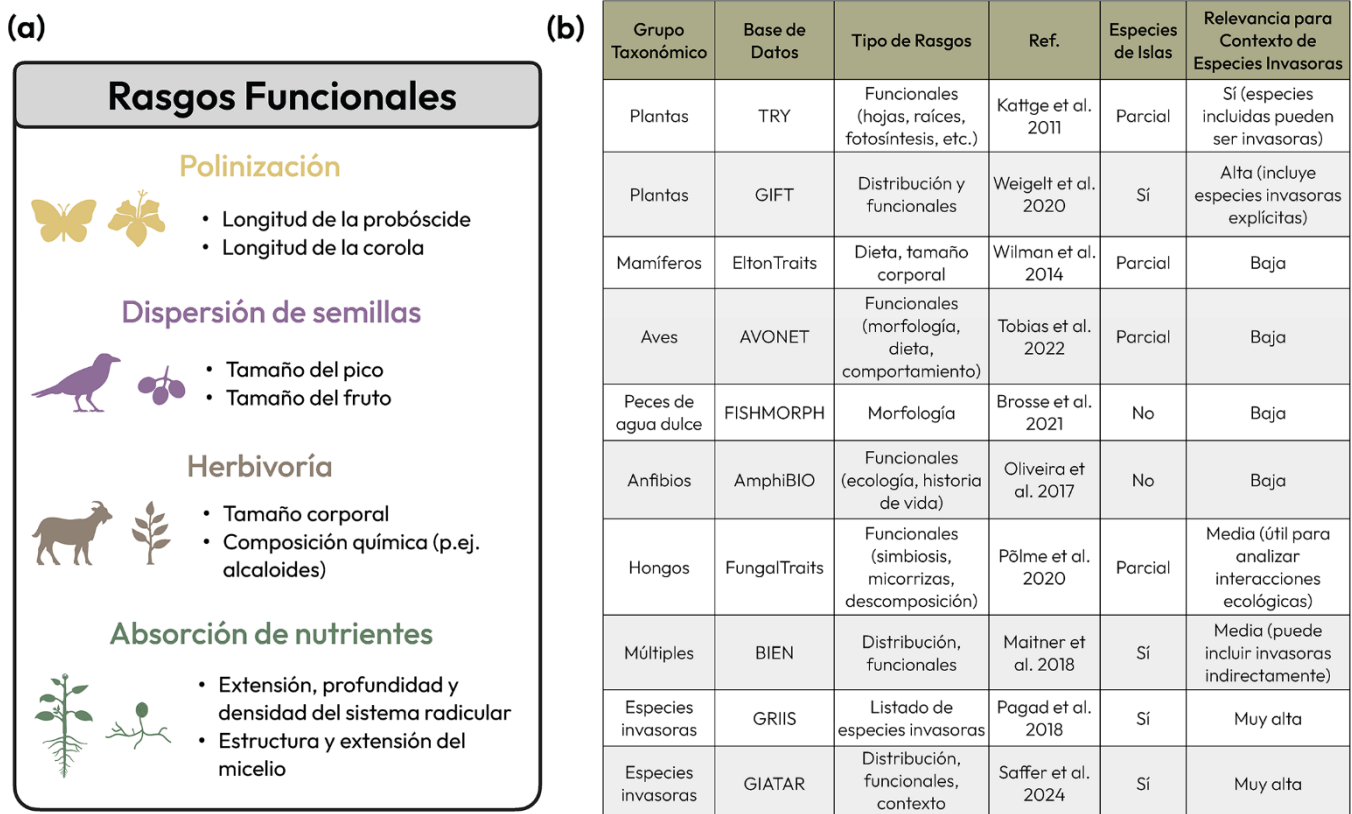
En este trabajo, hacemos una revisión de los impactos ecológicos, directos e indirectos, que tiene la introducción de especies alóctonas – muchas de las cuales se vuelven invasoras – en islas, tanto en los rasgos funcionales de las especies nativas como en las distintas funciones e interacciones ecológicas (polinización, dispersión de semillas, herbivoría, microorganismos).

Presentamos ejemplos de diferentes ecosistemas insulares en los que hemos trabajado (*casos de estudio*) e identificamos lagunas de conocimiento que deberían abordarse en futuras investigaciones.

## Impactos en rasgos y diversidad funcional

Los rasgos funcionales son características medibles de los organismos que influyen directamente en sus interacciones abióticas y bióticas (Nock et al. 2016). Estos rasgos caracterizan las respuestas de las comunidades a los cambios ambientales (*rasgos respuesta*) y determinan su impacto en procesos ecosistémicos (*rasgos de efecto*) (Violle et al. 2007; Díaz et al. 2013). Incluyen aspectos morfológicos, fisiológicos, estructurales, fenológicos, bioquímicos y de comportamiento que afectan al rendimiento de los organismos y, por tanto, influyen en su capacidad para contribuir a funciones ecológicas como la polinización o la dispersión de semillas (Fig. 1a; Schleuning et al. 2020; Bello et al. 2023). El tamaño del pico en aves, de una semilla o de un huevo, la masa corporal, el periodo de actividad, la masa foliar por área, o la tasa fotosintética potencial, son algunos ejemplos de rasgos funcionales.

La diversidad funcional (entendida como la variación en los rasgos de las especies que determinan su papel dentro de la comunidad), más que la identidad taxonómica, es clave para entender la relación entre diversidad, estructura de las comunidades y funcionamiento de los ecosistemas (Córdova-Tapia y Zambrano 2015; Donoso et al. 2020). Esto ha impulsado estudios basados en rasgos funcionales (Schleuning et al. 2015; Westoby 2025), que abordan diferentes niveles organizativos: desde el análisis de rasgos de especies individuales o niveles tróficos, pasando por la evaluación del ajuste de rasgos entre especies en comunidades locales (Nowak et al. 2025), hasta marcos conceptuales que integran ecología funcional (rasgos funcionales) con ecología de redes (complejidad trófica) (Bello et al. 2023). También se refleja en el esfuerzo por compilar nuevas bases de datos globales de rasgos de especies publicadas en los últimos años (Fig. 1b).



**Figura 1. (a)** Ejemplos de rasgos funcionales asociados a diferentes interacciones entre especies y funciones específicas. **(b)** Tabla resumen con ejemplos de bases de datos de rasgos funcionales de especies (tanto introducidas como nativas), organizadas por grupo taxonómico o por bases que abarcan múltiples taxones con un enfoque exclusivo en invasoras. Se incluye breve descripción de tipos de rasgos que abarcan cada una de ellas, referencia principal, si contienen información específica sobre especies de islas (*Sí*: datos explícitos; *No*: no incluidas o no es posible analizarlas con esa base; *Parcial*: presentes, pero no categorizadas o diferenciadas explícitamente) y relevancia de cada base de datos para estudios en contextos de invasiones biológicas (*Muy alta*: diseñada para especies invasoras; *Media*; o *Baja*: invasoras no especificadas).

**Figure 1. (a)** Examples of functional traits associated with different species interactions and specific ecological functions. **(b)** A summary table with examples of databases focused on functional traits of species (both introduced and native), organized either by taxonomic groups or as multi-taxa databases with an exclusive focus on invasive species. The table includes a brief description of the types of traits covered by each database, the main reference, whether they contain specific information on island species (*Yes*: explicit data; *No*: not included or not possible to analyze them with that database; *Partial*: present but not explicitly categorized or differentiated) and the relevance of each database for studies on biological invasions (*Very high*: specifically developed for invasive species; *Medium*; or *Low*: invasive species not specified).

Estas bases de datos permiten calcular la diversidad funcional de comunidades, una medida de diversidad definida por la variación y el promedio en los valores de rasgos entre organismos (Sobral 2023). También permiten definir el espacio funcional, un espacio multivariado determinado por combinaciones de rasgos que describe la variabilidad de rasgos entre comunidades ecológicas (López-Bustamante et al. 2024). Esto posibilita calcular distintos índices para identificar nichos ecológicos y redundancias funcionales (ver índices en Kaushik et al. 2022), por ejemplo, al comparar comunidades con y sin especies introducidas.

La introducción de especies modifica la composición de las comunidades locales, contribuye a la homogeneización biótica y aumenta el riesgo de extinción de especies nativas (Bellard et al. 2016, 2017; Díaz et al. 2022). Estos efectos son especialmente alarmantes en sistemas insulares. Revisiones globales que incluyen islas oceánicas, como Hawái, Galápagos o Canarias, así como fragmentos continentales del Mediterráneo o Nueva Zelanda, muestran que las especies invasoras tienen mayor probabilidad de causar impactos negativos en la riqueza de plantas y animales nativos en islas que en continentes, afectando la diversidad funcional (Pyšek et al. 2012). Estos impactos pueden ser más evidentes en islas de menor tamaño, las cuales suelen albergar poblaciones de especies más reducidas (Fernández-Palacios et al. 2021; Schrader et al. 2024). Además, las especies insulares presentan rasgos funcionales característicos como el gigantismo, el enanismo, la dispersión reducida, la pérdida de defensas, la falta de vuelo en aves e insectos, y el desarrollo de lignificación en plantas herbáceas, entre otras (Russel y Keuffer 2019).

Aunque no hay un patrón único en los efectos de la introducción de especies sobre la diversidad funcional de comunidades insulares nativas, los impactos se manifiestan principalmente de dos formas: (i) Introduciendo nuevos rasgos al ecosistema, diferentes a los de las especies nativas, aumentando la diversidad funcional y alterando (o no) las interacciones entre especies. Por ejemplo, las plantas invasoras en islas suelen presentar rasgos funcionales que difieren de las especies nativas, permitiéndoles ocupar nichos vacíos y competir eficazmente con la flora local (Mathakutha et al. 2019; Barton y Fortunel 2023). Así, diferentes estudios han observado que la introducción de especies ha aumentado la diversidad funcional de plantas en las islas Canarias (Hanz et al. 2022), de peces de agua dulce en Japón (Matsuzaki et al. 2013), la riqueza funcional de reptiles en pequeñas islas del Caribe (Kemp 2023), y en Azores, el aumento de riqueza de artrópodos derivado de la introducción de nuevas especies ha contribuido a un incremento del espacio funcional ocupado por estas comunidades (Whittaker et al. 2014). (ii) Reduciendo la diversidad funcional al añadir rasgos similares a los promedios de las especies nativas, o desplazando a especies nativas con rasgos únicos. Uno de los casos más estudiados es la extinción de aves en islas debido a especies introducidas a lo largo de la historia (Case y Tarwater 2020; Sayol et al. 2021; Ali et al. 2023). Por ejemplo, Soares et al. (2022) encontraron que la extinción de especies únicas en 74 islas oceánicas del Pacífico, Índico y Atlántico ha reducido la riqueza y uniformidad funcional de las comunidades de aves, ahora dominadas por especies más redundantes. De manera consistente, Sayol et al. (2021) mostraron que la introducción de especies alóctonas en nueve archipiélagos no ha compensado las pérdidas funcionales por extinciones debidas a distintas presiones humanas, contribuyendo a la homogeneización funcional de las comunidades de aves en archipiélagos oceánicos. Esta disminución de la diversidad funcional puede alterar interacciones clave como la polinización y dispersión de semillas. En Hawái, Case y Tarwater (2020) compararon comunidades históricas (antes de la llegada humana) y modernas (mayoritariamente introducidas) de aves frugívoras, y observaron que las actuales tienen menores tamaños corporales y picos más estrechos. Estos cambios las hacen menos efectivas para dispersar semillas grandes, reduciendo el tamaño de las semillas consumidas, las tasas de frugivoría y las distancias de dispersión.

Todos estos hallazgos sugieren que los impactos de las especies introducidas son contexto-dependientes y están influenciados por la diversidad de rasgos de las especies nativas e introducidas (Kaushik et al. 2022). De hecho, un estudio global reciente destaca que estos impactos dependen principalmente de la composición de rasgos funcionales de las comunidades nativas (Nowak et al. 2025). Esto subraya la importancia de considerar dicha variabilidad para entender y predecir los impactos de las especies invasoras, así como el potencial de los enfoques basados en rasgos para analizar sus efectos en funciones ecosistémicas derivadas de interacciones ecológicas como las que se exponen a continuación.

## Impactos en interacciones y funciones ecológicas

### Polinización

La polinización mediada por animales es una función ecosistémica esencial para el mantenimiento de la biodiversidad. Alrededor del 90 % de las plantas con flores dependen de los animales para completar el primer paso de su reproducción (Ollerton et al. 2011; Díaz et al. 2013). De esta relación entre plantas con flores y polinizadores emergen redes complejas de interacciones mutualistas que sustentan la estructura, estabilidad y funcionamiento de las comunidades ecológicas (Bascompte 2009). En islas, las redes de polinización se caracterizan por una baja diversidad de especies (Traveset et al. 2016). Además, la limitada capacidad de dispersión hacia islas oceánicas de los insectos, en especial de los no voladores, en comparación con las plantas (Bernardello et al. 2001; Gillespie y Roderick 2002; Whittaker y Fernández-Palacios 2007), moldea fuertemente la estructura de las redes de polinización, promoviendo asimetrías en el número de especies interactuantes, reduciendo la competencia interespecífica y resultando en redes altamente generalistas (Olesen y Jordano 2002; Kaiser-Bunbury et al. 2009; Padrón et al. 2009; Traveset et al. 2013). Por otro lado, el aislamiento geográfico de las islas durante largos períodos de tiempo ha promovido la coevolución de las especies (Kress 1993; Guimaraes et al. 2011), contribuyendo al fortalecimiento de interacciones específicas entre plantas y polinizadores endémicos (Traveset y Richardson 2014).

En las últimas décadas, las invasiones biológicas han contribuido significativamente a la alarmante disminución de insectos polinizadores observada a nivel global (Potts et al. 2010). Las islas oceánicas, en concreto, han sido identificadas como una de las regiones geográficas con mayor riesgo de disrupción de sus interacciones mutualistas (Bellard et al. 2016, 2017). Las estimaciones predicen que el éxito reproductivo de las plantas insulares que han perdido a sus socios mutualistas disminuye entre un 40 % y un

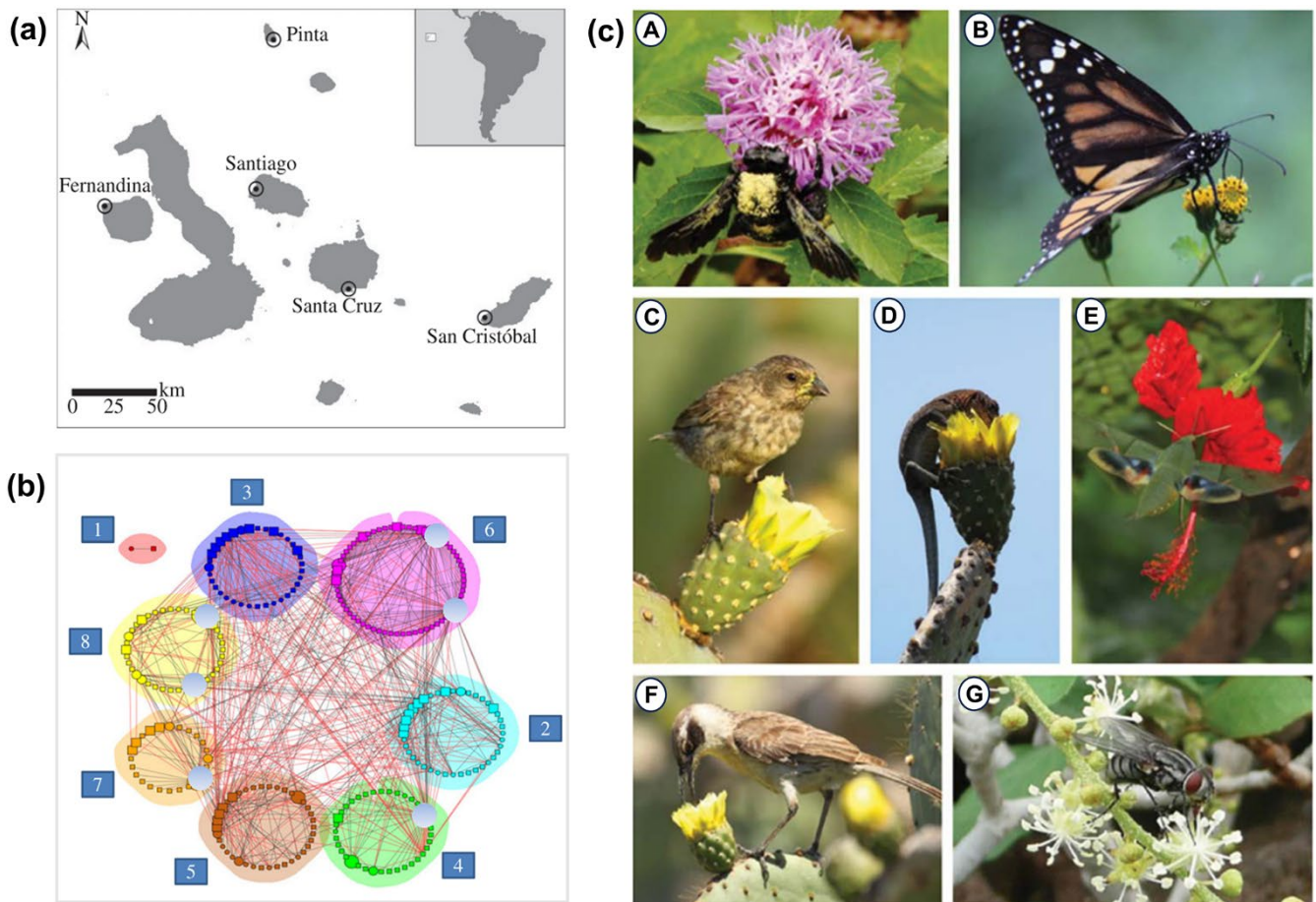
58 % (Aslan et al. 2013). Además, la introducción de nuevas especies de plantas y animales en los ecosistemas insulares puede desencadenar una variedad de respuestas ecológicas en la flora y fauna nativas y, en consecuencia, en sus relaciones (Traveset y Richardson 2014). Las plantas introducidas pueden competir con las plantas nativas por los polinizadores, resultando en una reducción en las tasas de visitas y en el éxito reproductivo de las especies de plantas nativas, con impactos negativos más fuertes a mayores densidades de especies introducidas y características florales similares a las nativas (Morales y Traveset 2009). Por otra parte, la introducción de especies animales puede añadir nuevos competidores o depredadores a la comunidad, con efectos negativos en las interacciones planta-polinizador (Aizen y Torres 2024). Aunque los polinizadores nativos suelen tener la capacidad de cambiar a recursos alternativos, la baja diversidad vegetal de las islas comparada con la de los continentes reduce las opciones de cambio y hace más probable que las especies introducidas usurpen los recursos de las nativas (Valido et al. 2019). Por ejemplo, un estudio reciente revela que la presencia de hormigas invasoras (*Anoplolepis gracillipes* Smith y *Technomyrmex albipes* Smith) reduce el número de flores visitadas por polinizadores voladores y la producción de frutos de plantas nativas en Seychelles (Costa et al. 2023a). Las abejas (superfamilia Apoidea) se encuentran entre los polinizadores invasores más ampliamente reconocidos, aunque sus impactos son mayormente especulativos debido al escaso número de estudios publicados hasta el momento, excepto para los géneros *Apis* y *Bombus* (Ackerman 2021). Así, existen numerosos estudios sobre el efecto de la abeja de la miel, *Apis mellifera* L., para la cual se han reportado desplazamientos de polinizadores nativos por competencia en archipiélagos de todo el mundo: Baleares (Montero-Castaño y Vilà 2017), Canarias (Valido et al. 2019) Hawái (Ing y Mogren 2020), Ogasawara (Kato et al. 1999), Nueva Caledonia (Kato y Kawakita 2004) y Mauricio (Hansen et al. 2002). Además, su introducción puede conllevar impactos indirectos, como la cointroducción de parásitos y patógenos (p. ej., *Varroa destructor* Anderson & Trueman, *Nosema* spp. Nägeli) y la transmisión de enfermedades a abejas silvestres, un fenómeno conocido como Invasiones mediadas por enfermedades ("Disease-mediated invasions"; p. ej., Fürst et al. 2014; Graystock et al. 2016). Los ecosistemas insulares también son particularmente vulnerables a la introducción de depredadores, ya que las especies nativas han evolucionado en ausencia de esta presión y no han desarrollado mecanismos de defensa efectivos (Aizen y Torres 2024). Este es el caso de islas como Guam (Fritts y Rodda 1998), Taiwán (Huang et al. 2008) o Bahamas (Schoener y Spiller 1999), donde la introducción de reptiles insectívoros ha causado declives en la diversidad de insectos, con efectos directos o indirectos sobre la polinización.

No obstante, la introducción de especies también puede tener efectos positivos en la polinización del ecosistema anfitrión (Aizen y Torres 2024). Por ejemplo, plantas invasoras pueden facilitar la polinización de plantas nativas cuando el aumento de visitas florales se debe a una mayor exhibición y diversidad floral colectiva, actuando como especies "imán" (Schemske 1981; Johnson et al. 2003; Ghazoul 2006). La fauna introducida también puede coexistir con la nativa, como es el caso de la abeja de la miel con las abejas endémicas de las islas de Fiji y Hawái (Groutsch et al. 2019; Cortina et al. 2019). Además, también se han observado interacciones beneficiosas cuando las especies introducidas reemplazan funciones perdidas debido a la extinción de las especies mutualistas nativas (Traveset y Richardson 2014). Es el caso del pájaro ojiblanco japonés (*Zosterops japonicus* Temminck & Schlegel), introducido en Hawái en 1929, que desempeña de manera efectiva el rol de polinizador de numerosas plantas endémicas, anteriormente desempeñado por aves nativas ahora extintas (Aslan et al. 2014).

En definitiva, los efectos de la introducción de especies en las redes de polinización son diversos y dependen de las densidades en las que se encuentren las especies invasoras y el estado de conservación de las comunidades nativas. Sin embargo, la baja diversidad de especies y, por tanto, de parejas efectivas en las islas comparado con la de los continentes, reduce las opciones de cambio dentro de la red, y hace más probable que las especies introducidas desplacen a las especies nativas de sus recursos.

#### Caso de estudio: Polinización en las Galápagos

El archipiélago de las Galápagos se encuentra en el océano Pacífico, a aproximadamente 960 km al oeste de la costa continental de Ecuador. Se compone de 13 islas de más de 10 km<sup>2</sup>, además de 9 islas de 1-10 km<sup>2</sup> y más de 100 islotes, formadas por actividad volcánica durante los últimos 4 millones de años (Fig. 2a; Poulakakis et al. 2012); algunas de las cuales estuvieron unidas en el pasado debido a fluctuaciones en el nivel del mar (Ali y Aitchison 2014). El aislamiento y la ubicación del archipiélago con respecto a las corrientes oceánicas y los vientos alisios han favorecido la presencia de un alto grado de endemismos. El 59 % de todos los vertebrados son endémicos (Tye et al. 2002), siendo especialmente alta esta tasa para las aves terrestres (84 %). La flora de las Galápagos consta de unas 557 especies de plantas nativas (180–190 endémicas) y aproximadamente 825 especies de plantas introducidas (Van Leeuwen et al. 2008; Jaramillo et al. 2011). Sin embargo, tal diversidad endémica, rica y única, está viéndose cada vez más amenazada por la introducción de especies. Traveset et al. (2013) evaluaron el impacto de las especies invasoras sobre las redes de polinización de cinco islas de las Galápagos. Sorprendentemente, el 20 % de todas las especies en la red son invasoras (60 plantas y 220 polinizadores), participando en el 38 % de las interacciones. La mayoría de las especies invasoras son insectos, especialmente dípteros (36 %), himenópteros (30 %) y lepidópteros (14 %). Estos insectos invasores tienen más interacciones que los polinizadores endémicos o los nativos, actuando incluso como nodos centrales. Las especies invasoras se vinculan principalmente a especies generalistas, aumentando el anidamiento y, por lo tanto, la estabilidad de la red. Además, se han podido observar adhesiones de las especies invasoras a los ocho módulos conectados (determinados por restricciones geográficas y filogenéticas) de la red general, representando alrededor del 30 % de las especies en dos de ellos (Fig. 2b). Una proporción sorprendentemente alta (38 %) de conectores (especies que mejoran la cohesión de la red) son especies invasoras. Por otro lado, los polinizadores endémicos y nativos claves de estas redes no demuestran una preferencia por las plantas nativas, incluyendo también en su dieta especies de plantas introducidas (Fig. 2c; Chamorro et al. 2012; Traveset et al. 2015). Esto facilita la integración de plantas invasoras en la red, incrementando el grado de generalismo de las interacciones. Estos resultados indican que la estructura de estas comunidades emergentes podría volverse más resistente a ciertos tipos de perturbaciones (por ejemplo, la pérdida de especies), pero más vulnerable a otras (por ejemplo, la propagación de enfermedades). Por tanto, se espera que estos cambios, tan notables en la estructura de la red, tengan importantes consecuencias para el mantenimiento de la biodiversidad nativa a medida que aumenten las invasiones.



**Figura 2.** (a) Mapa de las Islas Galápagos mostrando los sitios de estudio. (b) Se identificaron ocho módulos (en diferentes colores) en la red de interacción entre 60 plantas y 220 polinizadores. El tamaño de los nodos (especies) representa los diferentes roles, de periféricos (pequeños) a centrales (grandes, círculos grises). Las plantas han sido representadas con círculos y los animales con cuadrados. Las interacciones con al menos una especie invasora (planta y/o polinizador) se indican en rojo, el resto de las interacciones, en negro (nativas, endémicas o desconocidas). (c) Visitas florales por parte de diferentes animales en Galápagos. (A) *Xylocopa darwini* Cockerell polinizando *Centratherum punctatum* Cass.; (B) *Agraulis vanillae* L. polinizando *Bidens pilosa* L.; (C) *Geospiza fuliginosa* Gould. polinizando *Opuntia galapageia* Hemsley; (D) *Microlophus pacificus* Steindachner en *Opuntia galapageia* Hemsley; (E) *Eumorpha labruscae yupanquii* Kernbach polinizando *Hibiscus rosa-sinensis* L.; (F) *Mimus parvulus* Gould en *Opuntia galapageia* Hemsley; (G) *Blaesoxipha* sp. polinizando *Croton scouleri*. Figura modificada a partir de Chamorro et al. (2012) y Traveset et al. (2013).

**Figure 2.** (a) Map of the Galapagos Islands showing the study sites. (b) Modules (in different colors) in the interaction network between 60 plants and 220 pollinators. The size of the nodes (species) represents the different roles, from peripheral (small) to central (large, grey circles). Plants have been represented with circles and animals with squares. Interactions with at least one invasive species (plant and/or pollinator) are indicated in red, the rest of the interactions in black (native, endemic or unknown). (c) Flower visits by different animals in Galapagos. (A) *Xylocopa darwini* Cockerell pollinating *Centratherum punctatum* Cass.; (B) *Agraulis vanillae* L. pollinating *Bidens pilosa* L.; (C) *Geospiza fuliginosa* Gould. pollinating *Opuntia galapageia* Hemsley; (D) *Microlophus pacificus* Steindachner on *Opuntia galapageia* Hemsley; (E) *Eumorpha labruscae yupanquii* Kernbach pollinating *Hibiscus rosa-sinensis* L.; (F) *Mimus parvulus* Gould on *Opuntia galapageia* Hemsley; (G) *Blaesoxipha* sp. pollinating *Croton scouleri*. Figure modified from Chamorro et al. (2012) and Traveset et al. (2013).

### Dispersión de semillas

La dispersión de semillas es el proceso por el cual las semillas, embriones que contienen el material genético para la próxima generación, se transportan lejos de la planta madre. A través de este proceso, las plantas aumentan las probabilidades de encontrar sitios adecuados para la germinación, a la vez que reducen la competencia por recursos, tanto con la planta madre como con plántulas conespecíficas, lo que hace más probable su éxito de establecimiento. Por lo tanto, la dispersión de semillas es un proceso ecológico fundamental que contribuye al flujo genético de las plantas y a la dinámica de las poblaciones (Jordano 2000). Las plantas han desarrollado diferentes mecanismos y estrategias para dispersar sus semillas como, por ejemplo, estructuras morfológicas como las sámaras (alas) que permiten la dispersión por el viento (anemocoria), o espinas y ganchos que se adhieren a las plumas y al pelaje de los animales (ectozoocoria). En particular, las angiospermas han desarrollado frutos carnosos que atraen a animales frugívoros, los cuales dispersan sus semillas (endozoocoria). Este proceso ha contribuido a la tasa de diversificación de las plantas leñosas con flores tras su aparición (Tiffney y Mazer 1995). Así, en algunos ecosistemas tropicales, hasta un 90 % de las angiospermas pueden depender de frugívoros para dispersar sus semillas (Howe y Smallwood

1982). Además de proporcionar una dispersión directa a sitios favorables para la planta, los frugívoros pueden aumentar el éxito de germinación a través del paso de las semillas por el sistema digestivo (Traveset et al. 2001). Las aves, los mamíferos y los reptiles conforman los grupos de frugívoros más comunes, siendo las aves y los reptiles particularmente importantes en los ecosistemas de islas tropicales (Kaiser-Bunbury et al. 2010).

La introducción de especies puede modificar la estructura y dinámica de las interacciones entre plantas y frugívoros nativos, lo que puede causar la disrupción de la función de dispersión de semillas (Traveset y Richardson 2014; Vinentin-Bugoni et al. 2021). Los ecosistemas insulares son particularmente vulnerables a tales alteraciones, ya que los organismos mutualistas de las islas han evolucionado en aislamiento y frecuentemente han desarrollado rasgos específicos, como una dispersión modificada o la pérdida de defensas en el caso de las plantas (Burns 2019). Algunos estudios han demostrado que los frugívoros introducidos pueden alterar los patrones de reclutamiento de las especies de plantas nativas, tanto de manera directa, por ejemplo, al reducir la viabilidad o el éxito de germinación de plantas nativas tras su dispersión (Duron et al. 2017) o al dispersar exitosamente plantas alóctonas (Mandon-Dalger et al. 2004), como de manera indirecta, al reducir los servicios proporcionados por los dispersores de semillas nativos (Traveset y Richardson 2014). En Hawái, por ejemplo, la mayoría de las aves frugívoras nativas han sido reemplazadas por especies introducidas como el Ruiseñor del Japón (*Leiothrix lutea* Scopoli). Estos frugívoros introducidos, además, dispersan las semillas de plantas alóctonas en proporciones mucho mayores que las de plantas nativas, promoviendo la expansión de las alóctonas y no logrando sustituir el papel de las aves extintas (Vinentin-Bugoni et al. 2019, 2021). En la isla de Guam, Rogers et al. (2017) demostraron que un depredador introducido, la culebra arbórea marrón (*Boiga irregularis* Merrem), responsable de la extinción de todas las especies nativas de aves forestales, redujo indirectamente la dispersión, provocando un descenso del 61–92 % en el reclutamiento.

Sin embargo, la introducción de especies frugívoras podría tener efectos positivos en la dispersión de plantas nativas a través del reemplazo funcional de frugívoros extintos o la mejora del reclutamiento y la supervivencia de especies vegetales. Por ejemplo, en Île aux Aigrettes (Mauricio), la introducción de la tortuga gigante de Aldabra (*Aldabrachelys gigantea* Schweigger) mejoró la regeneración del ébano endémico *Diospyros egrettarum* I. Richardson, en peligro de extinción, al sustituir la función de dispersión que llevaban a cabo las extintas tortugas gigantes del género *Cylindraspis* (Griffiths et al. 2011). En cualquier caso, los efectos negativos de las especies introducidas sobre la dispersión de semillas nativas en las islas son más frecuentes que los efectos positivos (Cordero et al. 2023). Además, la interacción entre especies introducidas puede tener efectos fatales a largo plazo, contribuyendo a la emergencia de "complejos de invasión" (*Invasional Meltdown*), en los que grupos de especies introducidas tienen efectos sinérgicos cada vez más negativos en las comunidades nativas (Simberloff y von Holle 1999).

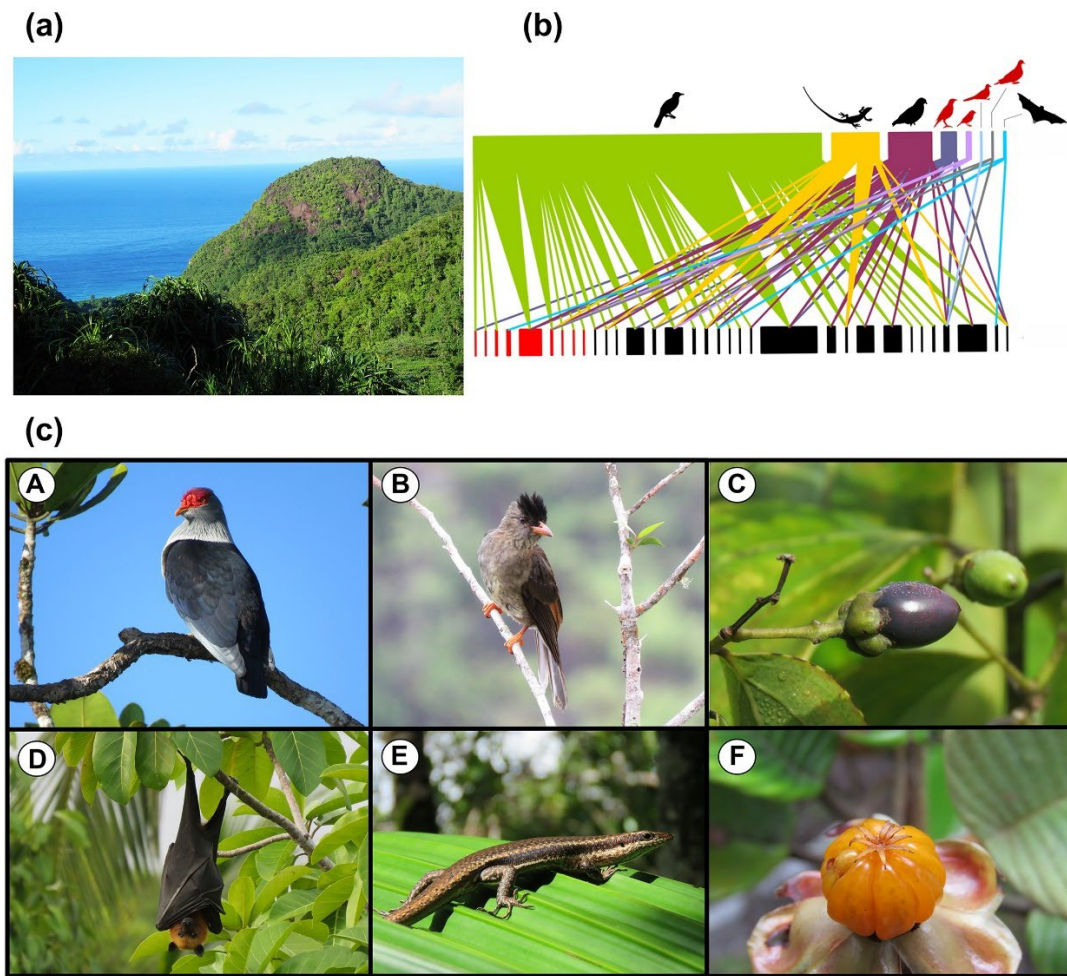
#### Caso de estudio: Dispersión de semillas en Seychelles

El archipiélago de Seychelles, en el Océano Índico, está formado por 115 islas, 42 graníticas y 73 coralinas. Las islas graníticas se aislaron hace aproximadamente 65 millones de años, cuando India y Seychelles se separaron (Briggs 2003), estando consideradas entre los fragmentos continentales más antiguos del mundo (Baker y Miller 1963). Mahé es la isla más grande del archipiélago, representando el 67 % (155 km<sup>2</sup>) de la superficie total de las islas graníticas y cuya flora, al tratarse de un fragmento continental, proviene de remanentes de floras continentales antiguas, en lugar de eventos de dispersión a larga distancia (Kueffer et al. 2010). A pesar de la larga historia de invasiones de plantas y siglos de deforestación, aún quedan parches importantes de vegetación nativa en Mahé, especialmente en afloramientos rocosos graníticos que se elevan abruptamente desde las tierras bajas, denominados "inselbergs" (Fleischmann 1997; Schumacher et al. 2009, Fig. 3a). Estos inselbergs representan el último refugio para muchas especies de plantas endémicas (proporción de endemismos ~ 63 %; Biedinger y Fleischmann 2000) y sus comunidades están gravemente amenazadas por la invasión de plantas, especialmente por la canela *Cinnamomum verum* J. Presl (Kueffer et al. 2007). Costa et al. (2022a, 2022b) estudiaron los efectos espacio-temporales de especies alóctonas en la dispersión de semillas mediante un experimento natural a gran escala, que consistió en ocho comunidades de plantas en inselbergs - cuatro exclusivamente con plantas nativas (se eliminaron las alóctonas) y cuatro con plantas nativas y alóctonas - en la isla de Mahé (Kaiser-Bunbury et al. 2017). En Costa et al. (2022a), se monitorizó la dirección del transporte de semillas dispersadas por aves (llegando y saliendo de los parches de bosque nativo en inselbergs hacia la matriz invadida circundante). Encontraron que los restos de bosque en inselbergs son áreas importantes de alimentación para frugívoros, actuando como fuente de propágulos nativos para los bosques invadidos circundantes y potencialmente limitando la progresión de la invasión de plantas alóctonas. Dos de estas especies dominantes (*C. verum* J. Presl y *Clidemia hirta* (L.) D. Don) están muy integradas en las dietas de los frugívoros, compitiendo con plantas nativas por los servicios de dispersión. Usando el mismo experimento, Costa et al. (2022b) estudiaron el impacto de las invasiones de plantas en la dinámica estacional de la frugivoría (dentro y fuera del pico de fructificación) y las redes de dispersión de semillas (Fig. 3b). Los frugívoros nativos dispersaron semillas durante períodos más prolongados y una mayor diversidad de especies en comparación con los alóctonos. Por lo tanto, es poco probable que los frugívoros alóctonos reemplacen el papel de dispersión de semillas llevado a cabo por frugívoros nativos. Además, al fructificar de forma sincronizada con las plantas nativas, las plantas alóctonas compiten por los servicios de dispersión, llevados a cabo predominantemente por frugívoros nativos (Fig. 3c). Durante el pico principal de fructificación, cuando los frutos nativos son abundantes, no hay suficientes animales para dispersar los frutos (el servicio de dispersión está saturado), lo que probablemente intensifica la competencia entre frutos nativos y alóctonos. Cuando los recursos son escasos, los frugívoros se vuelven más selectivos hacia frutos alóctonos con alto valor nutricional en sitios invadidos. Por tanto, las especies nativas que fructifican fuera de temporada en zonas invadidas tienen menos probabilidades de dispersarse.

#### Caso de estudio: Dispersión de semillas en el Caribe

Las islas oceánicas del Caribe incluyen el archipiélago de Lucayas, las Antillas Mayores y las Antillas Menores. La interacción entre diferentes tamaños, historias geológicas y grados de aislamiento de las islas ha contribuido a crear una de las regiones

más biodiversas del planeta (Maunder et al. 2008; Nieto-Blázquez et al. 2017), albergando, por ejemplo, cerca del 2.3 % de la flora global (Torres-Santana et al. 2010). Debido a la alta proporción de endemismos y la elevada pérdida de hábitats, la región se considera uno de los puntos calientes de biodiversidad y una región con alta prioridad de conservación (Shi et al. 2005). Desde que llegaron los humanos hace alrededor de 7000 años (Fitzpatrick y Keegan 2007), las islas han sufrido impactos antropogénicos, como la introducción de nuevas especies. Esto ha llevado a la pérdida de muchas especies nativas, como diversos papagayos endémicos (Gala y Lenoble 2015), y se estima que un 37.5 % de las extinciones de mamíferos registradas globalmente en los últimos 500 años han tenido lugar en las islas del Caribe (MacPhee y Fleming 1999). Aunque existen estudios sobre la dispersión de semillas en la región (p. ej. Carlo y Morales 2016), los efectos de las especies introducidas en estos sistemas y cómo estas especies se integran en las redes de dispersión de semillas nativas siguen siendo campos poco estudiados. Vollstädt et al. (2022) llevaron a cabo una revisión de la literatura disponible sobre interacciones planta-frugívoro en el Caribe revelando que la red estaba compuesta por, al menos, 486 especies de plantas y 178 de frugívoros, de las cuales el 16 % de las plantas y el 8 % de los frugívoros son introducidos. Al analizar en más detalle las interacciones de las especies introducidas, se descubrió que los frugívoros introducidos interactuaron significativamente más con plantas introducidas de lo esperado al azar, indicando una preferencia de las especies introducidas para interactuar entre sí. Además, en un experimento con frutos artificiales llevado a cabo en la región, se observó que los frugívoros nativos redujeron significativamente su actividad cuando los frugívoros introducidos interactuaron con los frutos artificiales (Kim et al., datos sin publicar). Por último, de manera más general, se demostró que, para muchas de las islas del Caribe, particularmente las Antillas menores, hay muy pocos datos empíricos que permitan estimar el impacto de la flora y la fauna introducidas sobre la función de dispersión de semillas de plantas nativas (Vollstädt et al. 2022).



**Figura 3.** (a) Inselberg en la isla de Mahé, Seychelles. (b) Red de interacciones entre especies de frugívoros (barra superior, en diferentes colores, siluetas de animales introducidos en rojo) y plantas (barra inferior, introducidas en rojo) durante todo el periodo de fructificación en Mahé. Obtenido de Costa et al. 2022b. (c) Ejemplos de animales dispersores y frutos en inselbergs de Mahé: (A) *Alectroenas pulcherrimus* Scopoli; (B) *Hypsipetes crassirostris* Newton; (C) *Cinnamomum verum* J. Presl; (D) *Pteropus seychellensis* Kerr; (E) *Trachylepis seychellensis* Duméril & Bibron; (F) *Dillenia ferruginea* (Baill.) Gilg. Todas las especies son endémicas excepto *C. verum*, que es invasora. Fotos: Alba Costa.

**Figure 3.** (a) Inselberg on Mahé Island, Seychelles. (b) Interaction network between frugivore species (top bar, in different colours, symbols of non-native in red) and plants (bottom bar, non-natives in red) throughout the fruiting period on Mahé. Extracted from Costa et al. 2022b. (c) Examples of seed dispersers and fruits on inselbergs of Mahé: (A) *Alectroenas pulcherrimus* Scopoli; (B) *Hypsipetes crassirostris* Newton; (C) *Cinnamomum verum* J. Presl; (D) *Pteropus seychellensis* Kerr; (E) *Trachylepis seychellensis* Duméril & Bibron; (F) *Dillenia ferruginea* (Baill.) Gilg. All species are endemic except *C. verum*, which is invasive. Photos: Alba Costa.



## Herbivoría

La herbivoría, definida como el consumo de partes vegetativas o reproductivas de una planta por un animal (Crawley 1983), es una interacción ecológica tradicionalmente clasificada como antagónica por los numerosos efectos negativos que han sido descritos sobre las comunidades vegetales. En particular, se han documentado impactos severos sobre el crecimiento, la supervivencia, la reproducción, el reclutamiento y la dinámica poblacional de las plantas (Haas y Lortie 2020; Leal et al. 2022). Además, los herbívoros pueden causar la disrupción de interacciones ecológicas (Barber et al. 2012), siendo la polinización una de las más estudiadas en las últimas décadas (Moreira et al. 2019; Haas y Lortie 2020 y referencias ahí citadas; Muñoz-Gallego et al. 2022). Por el contrario, hay muy pocos estudios que exploren los impactos de la herbivoría sobre otras interacciones como la dispersión de semillas (Whitehead y Poveda 2011; Muñoz-Gallego et al. 2025). Estas disrupciones ecológicas pueden dar lugar a efectos en cascada sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Por ejemplo, Vitali et al. (2023) reportaron que el consumo de hojas de *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz, el principal hospedador del muérdago *Tristerix corymbosus* (L.) Kuijt en la Patagonia, por ungulados introducidos afectó negativamente a las poblaciones de dos especies clave, el colibrí *Sephanoides sephanioides* Lesson y el marsupial *Dromiciops gliroides* Thomas, polinizador y dispersor de semillas del muérdago, respectivamente, pero también de muchas otras plantas de la comunidad. La disrupción de estas interacciones clave generó efectos en cascada en toda la comunidad, afectando a la conectividad y estabilidad de las redes de interacción mutualistas. Sin embargo, las plantas también pueden responder a la herbivoría con mecanismos positivos para la reproducción (es decir, sobrecompensación; Paige y Whitham 1987), aumentando la producción de semillas/frutos o la atracción de polinizadores (Aguirrebengoa et al. 2021; Cozzolino et al. 2015; Muñoz-Gallego et al. 2022). Por último, los grandes herbívoros son cruciales como dispersores de semillas en muchos ecosistemas (Jaroszewicz et al. 2013; Sridhara et al. 2016).

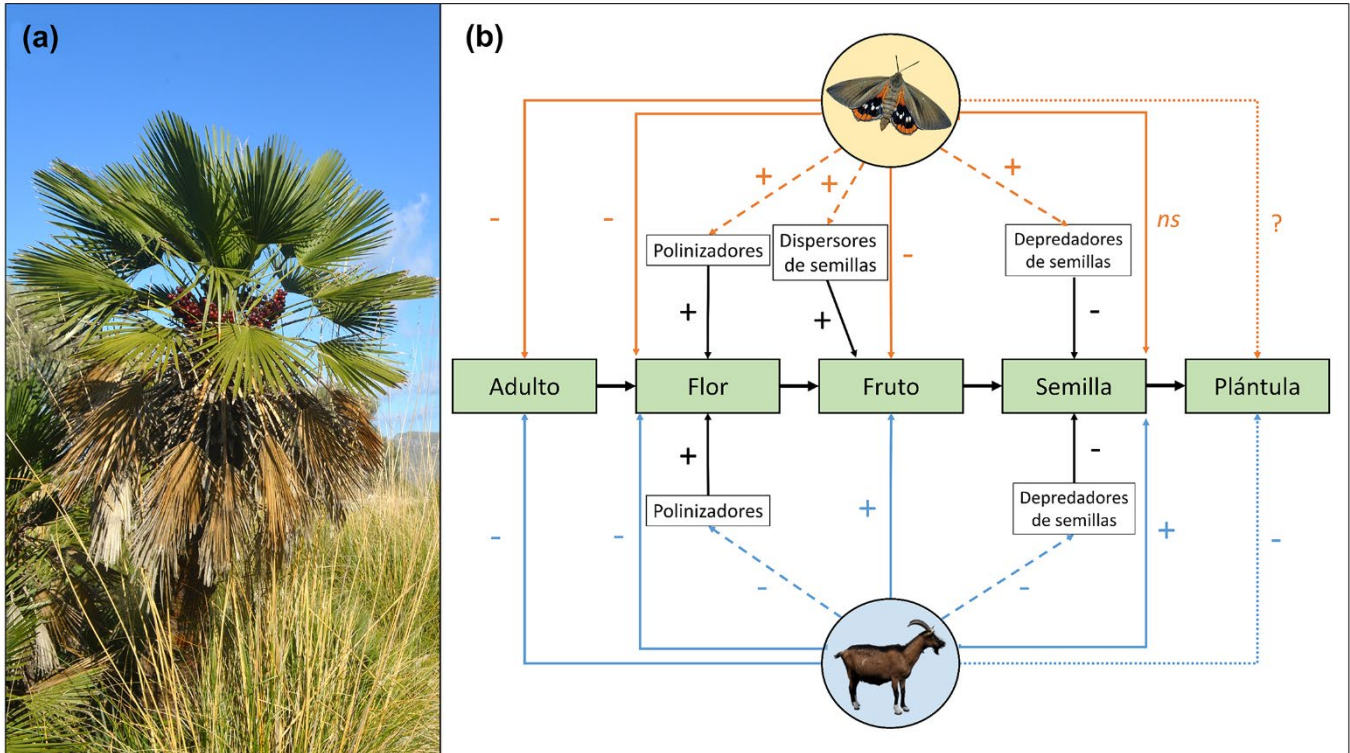
En los ecosistemas insulares, los herbívoros introducidos son una de las principales causas de extinciones de especies, ya que muchas plantas han evolucionado en ausencia de dicha presión (Cubas et al. 2019). Entre todos los herbívoros alóctonos, los mamíferos destacan por sus impactos devastadores, extensamente documentados (Courchamp et al. 2003; Clout y Russell 2007). Especies como la cabra (*Capra hircus* L.), el conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.) y roedores (*Rattus* spp. L. y *Mus musculus* L.) están clasificadas entre las 100 especies invasoras más destructivas a nivel mundial (Lowe et al. 2000). En particular, la introducción histórica de cabras domésticas en islas para abastecer nuevos asentamientos humanos ha afectado drásticamente la flora nativa y la estructura de los ecosistemas, llegando a extinguir muchas especies de plantas endémicas (Gizicki et al. 2018; Abe 2021; Menezes de Sequeira et al. 2021). En consecuencia, iniciativas de erradicación han demostrado que es posible recuperar parte de la biodiversidad perdida, como se ha observado en algunas islas mediterráneas (p.ej. Capó et al. 2022). Por otra parte, más del 80 % de las islas de todo el mundo presenta roedores introducidos (Harris 2009). Sus efectos incluyen la depredación de aves, insectos y semillas, y el consumo de plantas, limitando la regeneración de las comunidades vegetales y alterando interacciones clave como la polinización y la dispersión de semillas (Traveset et al. 2009). Para los conejos se han descrito impactos similares (Cubas et al. 2019; Kossoff et al. 2024). No obstante, en ciertos casos, los herbívoros introducidos pueden desempeñar un rol positivo en el ecosistema; por ejemplo, en Chile, las cabras introducidas actúan como el único dispersor legítimo del cactus endémico *Eulychnia acida* Phil., cuyos frutos están adaptados a grandes herbívoros ahora extintos (Cares et al. 2018). Si bien los ecosistemas insulares también pueden verse afectados por la introducción de insectos herbívoros (Russell et al. 2017), sus impactos ecológicos siguen siendo desconocidos en la mayoría de los casos. En las Islas Galápagos, por ejemplo, se han introducido más de 460 especies de insectos, de los cuales aproximadamente el 40 % son herbívoros, representando una amenaza potencial para la flora nativa de la isla (Causton et al. 2006).

Más allá del papel de los herbívoros como especies invasoras, hay muy pocos estudios que describan los impactos de las invasiones biológicas sobre las interacciones planta-herbívoro (Harvey y Fortuna 2012; McCary et al. 2016), y la mayoría de ellos están asociados al proceso de invasibilidad de plantas alóctonas (p. ej., Rodríguez et al. 2019, 2021; Santos de Araújo et al. 2024). En este sentido, la herbivoría puede actuar como un filtro ecológico en el proceso de invasión (Sullivan y Shaw 2023). Un trabajo de revisión del impacto de los herbívoros nativos sobre plantas alóctonas mostró una reducción de hasta un tercio en la producción y viabilidad de semillas, reclutamiento, supervivencia y crecimiento de plántulas, y de casi la mitad en el tamaño y el crecimiento de las plantas adultas (Maron y Vilà 2001). Esto puede deberse a que las plantas alóctonas carezcan de defensas efectivas frente a los herbívoros nativos, viéndose más afectadas que las plantas nativas (Hipótesis de la Nueva Asociación, "New Association Hypothesis"; Parker y Hay 2005). Sin embargo, los herbívoros también pueden promover y facilitar las invasiones. Así, pueden establecer relaciones mutualistas con plantas alóctonas, por ejemplo, dispersando sus semillas a largas distancias (Maron y Vilà 2001). Además, herbívoros alóctonos pueden asociarse con plantas alóctonas, promoviendo una retroalimentación positiva (Complejos de Invasión, "Invasional Meltdown"), como es el caso de las suculentas invasoras *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. y *C. aff. acinaciformis* (L.) L.Bolus, dispersadas por ratas y conejos introducidos en islas del sureste de Francia (Bourgeois et al. 2005). Por otro lado, los herbívoros también pueden facilitar la invasión de plantas alóctonas si muestran preferencia por las nativas (Hipótesis de la Liberación del Enemigo, "Enemy Release Hypothesis"; Keane y Crawley 2002). Por ejemplo, las plantas endémicas de la isla de Tenerife son mucho más consumidas por conejo (introducido) que las plantas alóctonas (Cubas et al. 2019). Finalmente, los herbívoros también pueden facilitar indirectamente el establecimiento de plantas introducidas mediante la alteración de las interacciones de competencia de la comunidad y las condiciones abióticas del medio (Maron y Vilà 2001).

### Caso de estudio: Herbivoría en las Baleares

El archipiélago de las Islas Baleares, situado en el mar Mediterráneo, a 88 km de la península ibérica, comprende dos grupos de islas continentales: las Pitiusas, formadas por Ibiza, Formentera y unos 60 islotes, y las Gimnésicas, formadas por Mallorca, Menorca, Cabrera y alrededor de 30 islotes. Mallorca es la isla más grande del archipiélago, con una superficie aproximada de 3640 km<sup>2</sup> y una flora típicamente mediterránea, con unas 2000 especies, de las cuales más de 100 son introducidas (Govern de les Illes Balears 2025). La mayoría de los herbívoros vertebrados presentes actualmente en la isla fueron introducidos

históricamente, hace milenios (Bover y Alcover 2008). Es el caso de animales domésticos como las cabras y las ovejas, el conejo, así como de diferentes especies de roedores. Sin embargo, se han descrito introducciones más recientes como la del coati *Nasua nasua* L. (Mayol et al. 2009), el gamo *Dama dama* L. (Pinya y Lassnig 2018) o el mapache *Procyon lotor* L. (Lassnig et al. 2020). Entre los herbívoros invertebrados, destacan la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller, el picudo rojo *Rhyncophorus ferrugineus* Olivier, la polilla barrenadora del palmito *Paysandisia archon* Burmeister y la polilla peluda de la encina *Lymantria dispar* L., entre otros (Govern de les Illes Balears 2025). Sin embargo, son muy pocos los estudios que hayan evaluado el impacto de estas especies introducidas sobre la flora nativa de la isla (p. ej., Cursach et al. 2013; Capó et al. 2021). Muñoz-Gallego (2023) evaluó recientemente, mediante estudios observacionales y aproximaciones espacialmente explícitas, el impacto combinado de la polilla invasora *P. archon* y la cabra asilvestrada *C. hircus* sobre la reproducción y las interacciones planta-animal del palmito mediterráneo *Chamaerops humilis* L. (Fig. 4a).



**Figura 4.** (a) Individuo de palmito mediterráneo *Chamaerops humilis* L. (b) Representación esquemática de los efectos directos e indirectos observados y esperados de los dos herbívoros invasores alóctonos, *Paysandisia archon* Burmeister (naranja) y *Capra hircus* L. (azul), en las etapas del ciclo de vida (adulto, flor, fruto, semilla, plántula) del palmito *C. humilis* L. (verde). Las líneas negras representan los efectos directos de otros animales interactuantes (mutualistas y antagonistas) en la reproducción de la palmera. Las líneas continuas indican efectos directos, las líneas discontinuas representan efectos en otros animales interactuantes que conducen a efectos indirectos en la reproducción de la palmera, y las líneas punteadas indican efectos no evaluados en este proyecto, pero probablemente presentes. Nótese que los efectos indirectos solo se muestran cuando fueron estadísticamente significativos. El signo del efecto se indica junto a las flechas (+, positivo; -, negativo; ns, no significativo; ?, desconocido). Obtenido de R. Muñoz-Gallego (2023).

**Figure 4.** (a) An individual of the Mediterranean dwarf palm *Chamaerops humilis* L. (b) Schematic representation of observed and expected direct and indirect effects of the two invasive non-native herbivores, *Paysandisia archon* (orange) and *Capra hircus* L. (blue), on the life cycle stages (adult, flower, fruit, seed, seedling) of the dwarf palm *C. humilis* L. (green). Black lines represent direct effects of other interacting animals (both mutualists and antagonists) on the dwarf palm reproduction. Solid lines indicate direct effects, dashed lines represent effects on other interacting animals which lead to indirect effects on palm reproduction, and dotted lines indicate effects not evaluated in this thesis but probably present. Note that indirect effects are only shown when they were statistically significant. The sign of the effect is indicated next to the arrows (+, positive; -, negative; ns, non-significant; ?, unknown). Extracted from R. Muñoz-Gallego (2023).

La polilla, originaria de Sudamérica, fue detectada en la isla en 2003 (Sarto i Monteys y Aguilar 2005), mientras que las poblaciones de cabra asilvestrada comenzaron a expandirse en los años 60 tras el abandono de la agricultura, alcanzando en la actualidad más de 20 000 individuos (Vives y Baraza 2010). En un primer estudio, Muñoz-Gallego et al. (2019) demostraron que las cabras dispersan eficientemente las semillas de palmito, posiblemente reemplazando el papel de dispersores extintos. Sin embargo, esta interacción mutualista puede tornarse antagonista dependiendo de la densidad de cabras (Muñoz-Gallego et al. 2023a). En poblaciones sin cabras, la agregación espacial de las semillas dispersadas y la tasa de depredación de semillas por insectos fueron altas, mientras que la tasa de germinación fue muy baja, debido a una limitación en el servicio de dispersión. Por el contrario, una densidad de cabras muy elevada anuló por completo el reclutamiento del palmito, debido a la intensa florivoría (es decir, consumo de flores/inflorescencias) ejercida en la época de floración (Muñoz-Gallego et al. 2023b). Además, se reportaron efectos directos e indirectos de ambos herbívoros sobre las interacciones de polinización y frugivoría. Las palmeras atacadas por la polilla mostraron mayores tasas de polinización, mientras que las atacadas por cabra mostraron el patrón

contrario. Además, ambos herbívoros tuvieron efectos no-aditivos negativos sobre el desarrollo de los frutos (Muñoz-Gallego et al. 2022). Finalmente, las tasas de depredación de semillas por insectos, pero también las de visitas por frugívoros, fueron mayores en las palmeras atacadas por la polilla, sugiriendo efectos indirectos de la herbivoría mediados por rasgos del fruto (Muñoz-Gallego et al. 2025). Por lo tanto, ambos herbívoros invasores ejercieron múltiples y variados efectos, directos e indirectos, positivos y negativos, dependiendo de la etapa del ciclo vital de la planta y de la densidad de las especies interactuantes (Fig. 4b). Estos hallazgos destacan la importancia de evaluar el impacto combinado de diferentes especies invasoras sobre las comunidades vegetales y los ecosistemas en toda su complejidad.

### Interacciones con microorganismos

Entre los numerosos organismos invasores, los microorganismos como bacterias, hongos, virus y protistas desempeñan un papel significativo en la transformación de los ecosistemas (Thakur et al. 2019). Además de actuar como patógenos, estos microorganismos son mediadores clave en las interacciones ecológicas, influyendo significativamente en las comunidades vegetales, los procesos del suelo y la dinámica de los ecosistemas, creando condiciones que favorecen a las especies invasoras (Van Der Putten et al. 2007). Caracterizados por su rápido crecimiento, adaptabilidad y competitividad, estos microorganismos se convierten en importantes agentes de cambio en los ecosistemas (Litchman 2010). A pesar de su importancia, los microorganismos invasores han recibido menos atención que las plantas o los animales debido a su naturaleza microscópica y los desafíos que plantea su detección.

La introducción de microorganismos en las islas se ha visto facilitada en las últimas décadas por la globalización y el creciente comercio intercontinental, incluyendo el transporte de suelo, material vegetal y materiales de construcción (Jairus et al. 2011; Hulme 2021). Además, el movimiento deliberado de insectos con fines agrícolas o alimentarios puede actuar como vector adicional de organismos asociados (patógenos, parásitos o microorganismos simbióticos), contribuyendo también a la invasión biológica en estos ecosistemas (Rodríguez et al. 2024). Los patógenos invasores que afectan a las especies vegetales, tanto agrícolas como silvestres, han sido objeto de un estudio más profundo debido a su significativo impacto ecológico y económico (Thakur et al. 2019). Entre estos, el oomiceto *Phytophthora cinnamomi* Rands ha causado daños severos en huertos de aguacate en las islas Canarias (Rodríguez-Padrón et al. 2018) y ha amenazado especies nativas como *Banksia* spp. en Australia, afectando indirectamente a las poblaciones de aves que dependen de estos hábitats (Hart et al. 2024). Otro caso relevante es la bacteria *Xylella fastidiosa* Wells et al., una amenaza global para cultivos como viñedos, almendros y olivos. Detectada en las islas Baleares, esta región alberga una notable diversidad genética del patógeno, lo que ha llevado a medidas preventivas y a un monitoreo continuo para mitigar su propagación (Quetglas et al. 2022). Aparte de su impacto en la flora, algunos patógenos han afectado gravemente a la fauna insular, como el hongo quítrido *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier & D.K. Nichols, responsable de drásticas disminuciones en las poblaciones de anfibios en regiones como Hawái y Madagascar. Este patógeno ha estado estrechamente asociado con especies invasoras como las ranas *Eleutherodactylus coqui* Thomas, que actúan como reservorios y facilitan su propagación (Beard y O'Neill 2005; Bletz et al. 2015).

Más allá de los impactos directos de los patógenos, otros microorganismos desempeñan un papel crucial en los procesos de invasión al interactuar de diversas formas con las plantas alóctonas (Callaway y Lucero 2020). Por ejemplo, la gramínea invasora *Bromus tectorum* L., presente en islas como Islandia y Japón, incrementa su competitividad al aumentar la abundancia de patógenos de semillas perjudiciales para las especies nativas (Beckstead et al. 2010; GISD 2016). A su vez, algunas especies logran escapar de las interacciones antagónicas en su área de origen y aprovechar las condiciones del suelo invadido (Keane y Crawley 2002). Muchas plantas invasoras también llegan acompañadas de mutualistas obligados, como hongos micorrícicos o bacterias fijadoras de nitrógeno, lo que facilita su establecimiento en nuevos entornos, ayudándolas a superar la resistencia biótica de las comunidades nativas y alterando las dinámicas de los ecosistemas, especialmente en ambientes insulares (Rodríguez-Echeverría 2009; Dickie et al. 2010; Delavaux et al. 2021). En las Islas Galápagos, por ejemplo, *Psidium guajava* L., una planta invasora, se beneficia tanto de hongos micorrícicos locales como introducidos para colonizar suelos pobres, desplazando así a las especies nativas (Duchicela et al. 2020). Las invasiones de pinos, facilitadas por hongos ectomicorrícicos como *Suillus* spp. y *Rhizopogon* spp. introducidos en plántulas y suelos comerciales, representan un caso destacado de coinvasión (Policelli et al. 2019). En regiones como Nueva Zelanda y Hawái, estas coinvasiones han eliminado barreras clave para su establecimiento, provocando cambios significativos en la biodiversidad y los ciclos de nutrientes (Hayward et al. 2015; Sapsford et al. 2022). Animales introducidos, como jabalíes y ciervos en Isla Victoria, Argentina, pueden dispersar hongos micorrícicos y facilitar el establecimiento de pinos introducidos (Nuñez et al. 2013). Algunas aves también dispersan esporas micorrícicas (Correia et al. 2019; Caiafa et al. 2021), lo que podría constituir un mecanismo adicional en la expansión de especies alóctonas. Estos hongos ectomicorrícicos invasores pueden tener impactos inesperados. Por ejemplo, *Amanita phalloides* (M. Bieb.) Cavara & Grande, un hongo tóxico para los humanos, se ha establecido en asociación con árboles introducidos en Nueva Zelanda y Australia, planteando serios desafíos para la salud pública y la gestión ambiental (Pringle y Vellinga 2006; Dickie et al. 2016). Por otra parte, las bacterias fijadoras de nitrógeno, como *Rhizobium* spp. y *Frankia* spp., establecen simbiosis con leguminosas y plantas actinorrícicas, algunas de ellas invasoras como especies de los géneros *Acacia* y *Cytisus*, enriqueciendo el suelo y aumentando su productividad (Rodríguez-Echeverría 2010; Traveset y Richardson 2014). En Hawái, *Myrica faya* (Aiton) Wilbur incrementa el nitrógeno en suelos pobres a través de *Frankia* spp., beneficiando a otras invasoras frente a las nativas (Vitousek y Walker 1989; Huguet et al. 2005).

Por otro lado, las interacciones planta-microorganismo propias de un ecosistema también pueden verse alteradas por especies introducidas mediante tres mecanismos principales: la competencia entre plantas nativas e invasoras, los cambios en las propiedades del suelo y la alelopatía (Lorenzo y González 2010; Grove et al. 2017). Muchas plantas invasoras producen compuestos alelopáticos, como *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, introducida en varias islas, los cuales interfieren

con las asociaciones micorrícicas de plantas nativas, mientras que las especies invasoras no micorrícicas permanecen inalteradas (GISD 2016; Kalisz et al. 2021; Roche et al. 2023).

Las invasiones biológicas pueden trascender la interrupción de las interacciones planta-microorganismo, alterando procesos ecológicos fundamentales (Traveset 2015). En Nueva Zelanda, los ungulados invasores modifican las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares, afectando negativamente a la vegetación nativa (Kardol et al. 2014). Las plantas invasoras que establecen mutualismos con microorganismos nativos del suelo, como micorrizas y simbiosis rizobianas, mejoran su éxito invasor al optimizar la adquisición de recursos y las interacciones con polinizadores y dispersores (Rodríguez-Echeverría y Traveset 2015). Las micorrizas arbusculares juegan un papel clave en las defensas contra herbívoros, con efectos variables según las especies y condiciones ambientales (Pineda et al. 2010; Bennett 2013). Sin embargo, estas interacciones entre plantas, microorganismos e insectos requieren mayor investigación (Bennett 2013). Comprender estas relaciones es crucial para mitigar los impactos de las invasiones y fortalecer la resiliencia de los ecosistemas insulares (Traveset 2015; Russell et al. 2017).

### Impactos indirectos

Los impactos de las invasiones biológicas pueden ocurrir a través de mecanismos directos (por ejemplo, depredación; Doherty et al. 2016) o indirectos (por ejemplo, cascadas tróficas; Benkwitt et al. 2021). Los efectos indirectos ocurren cuando una especie alóctona altera las interacciones entre una especie nativa y otra especie, independientemente de su origen (Strauss 1991). Estos efectos son difíciles de predecir, detectar y cuantificar debido a su elevada complejidad, lo que ha llevado a que se reconozcan menos que los efectos directos (Strauss 1991; Wootton 1994; Simberloff y Von Holle 1999). A pesar de esto, se cree que son más comunes de lo que se piensa (White et al. 2006; Kuebbing 2020). Además, estos efectos se vuelven más relevantes en un contexto en el que quedan cada vez menos islas sin haber sido invadidas por múltiples especies alóctonas. En el pasado, los impactos de las especies invasoras en los ecosistemas receptores se analizaban de manera individual (p. ej. Fritts y Rodda 1998). Sin embargo, se ha demostrado que las especies introducidas interactúan entre sí de manera cada vez más compleja (Levine et al. 2017), lo que genera efectos a menudo imprevistos y sorprendentes (Caut et al. 2009). En última instancia, los resultados ecológicos de estas interacciones dependen de la posición trófica de las especies y de la naturaleza de la limitación trófica en el sistema, lo que influye profundamente en la dinámica del ecosistema invadido (Russell y Kaiser-Bunbury 2019). Así, las especies introducidas pueden generar cinco tipos de efectos indirectos en una tercera especie: dos tipos de competencia que puede ser explotativa interespecífica o aparente, la cascada trófica, y la depredación intragremio que puede ser simétrica o asimétrica (Polis et al. 1989; Wootton 1994; Russell y Kaiser-Bunbury 2019).

La competencia explotativa interespecífica ocurre cuando varias especies compiten por un recurso común, reduciendo su disponibilidad, como ocurre con los depredadores introducidos que afectan a las aves marinas en islas (Russell 2011). A menudo, las interacciones competitivas no se reconocen como efectos indirectos (Strauss 1991; Wootton 2002), siendo pocos los estudios que cuantifican el impacto de especies alóctonas sobre las nativas. Si una especie alóctona es más eficiente que una nativa en utilizar un recurso biótico, la especie nativa puede sufrir un impacto negativo indirecto por la reducción de dicho recurso. Además, este tipo de efecto ha sido menos estudiado en otros grupos funcionales, como los herbívoros o los polinizadores.

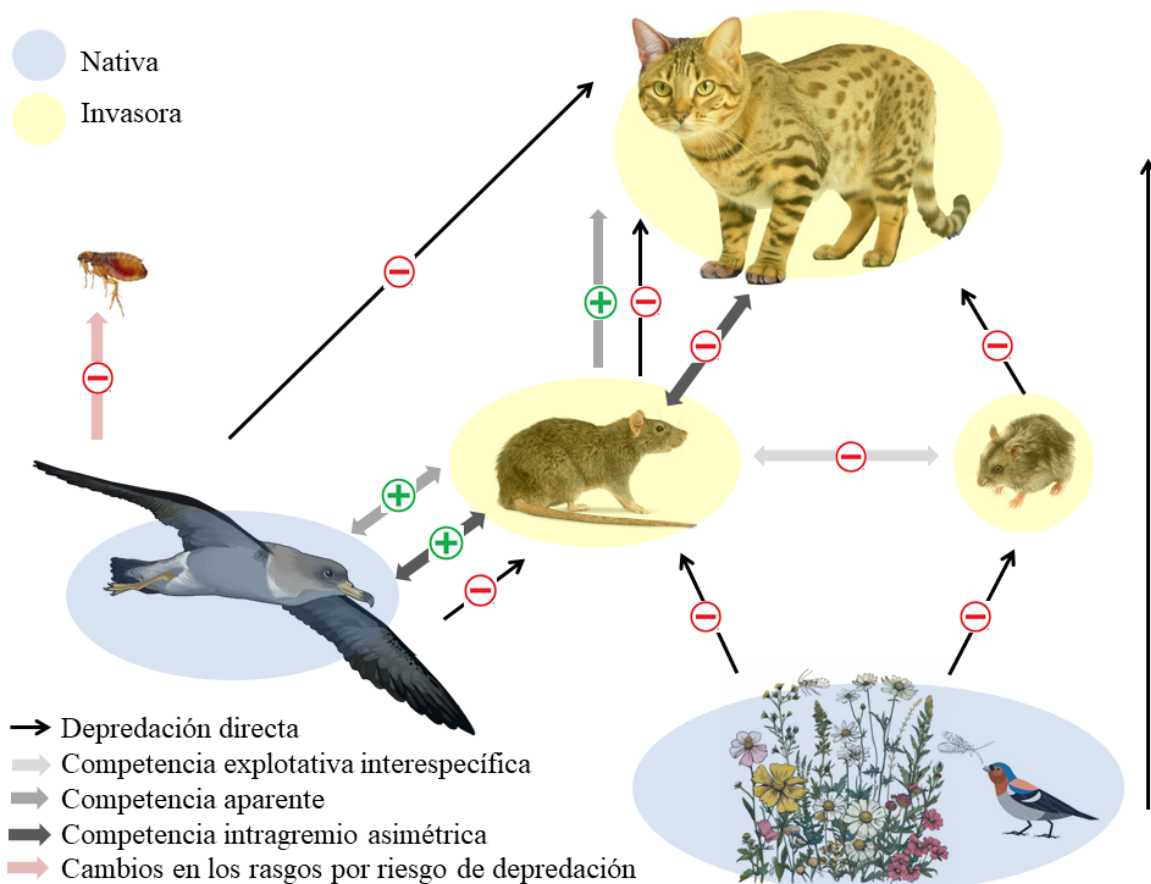
La competencia aparente ocurre cuando un consumidor (como un depredador o herbívoro) aumenta en número o eficiencia al consumir un recurso debido a la presencia de otra especie (Holt y Bonsall 2017). Este cambio en la abundancia de un recurso puede alterar el comportamiento del consumidor, generando la impresión de que los recursos compiten entre sí. Este efecto ha sido destacado en redes de polinización, como en las islas Cícladas (Grecia), donde la competencia entre abejas silvestres y melíferas aumentó con la abundancia de estas últimas, afectando la estructura de la red y la abundancia de las abejas nativas (Lázaro et al. 2021). Sin embargo, la competencia aparente es más difícil de predecir en redes complejas. En la isla Reunión, por ejemplo, un parasitoide fue introducido en 2003 para controlar a la mosca de la fruta *Bactrocera zonata* Saunders y, desde la invasión de *Bactrocera dorsalis* Hendel en 2017, ambas moscas comparten tanto el mismo nicho como el mismo enemigo natural. Tras la invasión, la tasa de parasitismo aumentó significativamente y la población de *B. zonata* disminuyó, sugiriendo un caso de competencia aparente (Moquet et al. 2023). No obstante, se necesitan más estudios para confirmar estos efectos indirectos en la red trófica.

Las cascadas tróficas describen cómo la introducción de un nuevo consumidor puede afectar indirectamente a otras especies, a menudo a través de una cadena de interacciones ecológicas (Strong 1992). En algunos casos, estas cascadas pueden originarse a partir de mecanismos como la competencia aparente. No obstante, aunque ambos procesos pueden solaparse o estar interconectados, es útil analizarlos por separado para comprender mejor los distintos caminos por los que una especie introducida puede modificar una red ecológica (Holt et al. 1994; Wootton 2002). En las cascadas "de arriba hacia abajo" (*top-down*), la eliminación o reducción de los depredadores principales permite el aumento de las poblaciones de los niveles inferiores, como los herbívoros. En las cascadas "de abajo hacia arriba" (*bottom-up*), los cambios en los recursos disponibles afectan a los niveles superiores, como los depredadores. Estas cascadas han sido bien documentadas en sistemas acuáticos (White et al. 2006) y en ecosistemas terrestres desde la década de 1990 (Ripple et al. 2016). Un ejemplo clásico, ya descrito con anterioridad, es la introducción de la serpiente arbórea parda (*B. irregularis*) en Guam, que causó una cascada de extinciones (Fritts y Rodda 1998). Otro caso interesante es el de las aves marinas: aunque no generan cascadas tróficas directas, su presencia en ecosistemas terrestres influye en la productividad primaria y secundaria al enriquecer el suelo con nutrientes procedentes de sus excrementos. Sin embargo, cuando estas aves son depredadas por fauna terrestre introducida, la alteración del flujo de nutrientes puede desencadenar cascadas tróficas. Esto ha sido documentado en las Islas Aleutianas, donde la depredación de aves marinas por ratas introducidas redujo los aportes de guano, afectando los flujos de nutrientes hacia los ecosistemas costeros y disminuyendo indirectamente la cobertura de algas al incrementar la abundancia de herbívoros marinos invertebrados (Kurle et al. 2008).

La depredación intragremio ocurre cuando dos depredadores no solo compiten por una presa común, sino que, además, uno de ellos puede alimentarse del otro, combinando elementos de competencia y depredación (Polis et al. 1989). Esta doble dimensión hace que sus consecuencias ecológicas puedan ser más intensas o impredecibles que en la competencia convencional. Si ambos se alimentan mutuamente, se habla de depredación intragremio simétrica; si solo uno se alimenta del otro, se trata de depredación asimétrica. En islas, la depredación intragremio simétrica es rara, especialmente entre especies nativas e introducidas, y suele tener efectos negativos sobre las poblaciones nativas (Gerber y Echternacht 2000; Huang et al. 2023). En cambio, la depredación intragremio asimétrica es más común, sobre todo en ecosistemas insulares con depredadores introducidos, donde uno es el depredador principal y el otro, un mesodepredador. Este fenómeno se observa en especies con alta plasticidad dietética, como roedores y aves rapaces (Russell 2011). Sin embargo, la depredación intragremio en otros grupos como las arañas, a pesar de su alta diversidad en islas, sigue siendo poco estudiada (Costa et al. 2023b).

#### Caso de estudio: Impactos indirectos en las Azores

La isla de Corvo (Océano Atlántico), la más pequeña y aislada del archipiélago de las Azores, tiene 17 km<sup>2</sup> y una elevación máxima de 718 m. Corvo alberga una de las mayores colonias de pardela cenicienta (*Calonectris borealis* Cory), con una estimación de 6326 nidos en la isla (con un intervalo de confianza del 95 % que oscila entre 3735 a 10 524 nidos; Opiel et al. 2014). La población de pardela cenicienta en las Azores representa aproximadamente el 70 % de la población mundial de esta especie (Monteiro et al. 1996). Esta isla volcánica es un refugio crucial para las aves marinas del Atlántico (Furness et al. 2000). Sin embargo, las poblaciones de aves marinas en las Azores han disminuido debido a la explotación humana, la pérdida de hábitat y la depredación por mamíferos invasores. En Corvo, los roedores (*Rattus rattus* L. y *Mus domesticus* L.) fueron introducidos durante la colonización (Fructuoso 1561), y los gatos (*Felis catus* L.) llegaron en 1717 (Chagas 1989). Los roedores se concentran principalmente por debajo de los 250 m de altitud, siendo los ratones más comunes que las ratas (Hervías-Parejo et al. 2012). Por otro lado, los gatos cimarrones se distribuyen por encima de esa altitud, mientras que los gatos domésticos ocupan áreas cercanas al núcleo urbano (Opiel et al. 2012). El impacto de los mamíferos invasores sobre la supervivencia de los nidos de pardela es complejo, con efectos tanto directos como indirectos (Fig. 5).



**Figura 5.** Efectos directos (representados por flechas negras finas) e indirectos (flechas ligeramente más gruesas y de distintos colores según el tipo de interacción), con el signo que indica el tipo de efecto (negativo o positivo) entre gatos, ratas, ratones invasores (en amarillo), aves y plantas nativas (en azul) en la isla de Corvo, Azores. Las líneas con una sola punta de flecha indican el flujo de energía (interacciones tróficas) y apuntan hacia el organismo que la recibe, mientras que las líneas con dos puntas de flecha representan interacciones de competencia.

**Figure 5.** Direct effects (represented by thin black arrows) and indirect effects (slightly thicker arrows in different colors depending on the type of interaction), with symbols indicating the type of effect (positive or negative), among invasive cats, rats, and mice (in yellow), and native birds and plants (in blue) on Corvo island, Azores. Arrows represent the direction of energy flow and point toward the receiving organism. Lines with a single arrowhead indicate energy flow (trophic interactions) and point toward the receiving organism, while lines with two arrowheads represent competitive interactions.

Los gatos son los principales depredadores de las pardelas, causando depredación directa sobre los nidos. Las ratas y ratones afectan indirectamente a las pardelas al servir de alimento para los gatos fuera de la época reproductiva (competencia aparente entre roedores y aves), lo que favorece la expansión de la población de gatos y amplifica su impacto (Hervías-Parejo et al. 2013a; 2014a). Sin embargo, las ratas tienen un efecto indirecto positivo, ya que los gatos moderan su depredación cuando las ratas están presentes, reduciendo su impacto sobre las pardelas (competencia intragremio asimétrica) (Hervías-Parejo et al. 2013b). Los ratones, por su parte, pueden beneficiarse de la liberación de recursos, como plantas e invertebrados, cuando las ratas se alimentan de las aves (Hervías-Parejo et al. 2014b). Fuera de la temporada de nidificación, ratones y ratas compiten por los mismos recursos (competencia explotativa), y los ratones, con su comportamiento oportunista, pueden consumir pardelas en ausencia de gatos o ratas. Además, el estrés por el riesgo de depredación aumenta la probabilidad de que las pardelas alojen ectoparásitos, lo que afecta su condición corporal y éxito reproductivo (Hervías-Parejo et al. 2013a). Aunque el miedo a la depredación ha sido bien estudiado en interacciones depredador-presa, se sabe poco sobre su impacto en las relaciones parásito-hospedador y la dinámica de enfermedades en fauna silvestre. Futuros estudios podrían arrojar más información sobre estos efectos indirectos y su relevancia comparativa frente a los efectos directos de los depredadores.

## Conclusiones y perspectivas futuras de investigación

Las islas representan algunos de los ecosistemas más vulnerables a las invasiones biológicas, debido a su aislamiento geográfico, la alta proporción de especies endémicas, su notable grado de especialización y la ausencia de presiones ecológicas como la depredación y la competencia (Whittaker y Fernández-Palacios 2007). Estas características los convierten en sistemas únicos pero vulnerables, cuya biodiversidad demanda un esfuerzo continuo de investigación, prevención y mitigación para enfrentar los diversos impactos de las invasiones biológicas. A lo largo de esta revisión, hemos ahondado en cómo las especies alóctonas (e invasoras en muchos casos) afectan al funcionamiento de los ecosistemas mediante la alteración de diferentes interacciones ecológicas clave como la polinización, la dispersión de semillas, la herbivoría y las interacciones con microorganismos, así como otros aspectos más complejos como la diversidad funcional y los impactos indirectos. A continuación, para cada uno de ellos, identificamos las principales lagunas de conocimiento que persisten a día de hoy y que creemos deberían ser abordadas en futuras investigaciones:

- La introducción de especies no sólo puede afectar a la composición de las comunidades nativas sino también a los rasgos funcionales de las especies. En islas, las evidencias señalan interacciones complejas entre especies introducidas y nativas, influyendo en la configuración de los rasgos en comunidades, con una marcada contexto-dependencia. Hasta ahora, estos impactos han sido estudiados principalmente en comunidades vegetales (Kueffer et al. 2010; Pyšek et al. 2012; Barton y Fortunel 2023), mientras que las comunidades animales han recibido menor atención. Futuros trabajos deben abordar el impacto en diversos grupos taxonómicos para ofrecer una perspectiva más integral. El creciente desarrollo de bases de datos globales de rasgos funcionales, que incluyen tanto especies insulares como invasoras, representa una oportunidad única para realizar estudios macroecológicos y comprender los factores determinantes de los impactos en islas. Además, incorporar la variación intraespecífica en estas bases de datos proporcionará una visión más detallada y precisa de las respuestas y adaptaciones de las especies frente a las invasiones, facilitando la planificación de estrategias de conservación eficaces. Finalmente, son necesarios más estudios que evalúen los efectos sinérgicos de las especies invasoras con otros motores del cambio global; por ejemplo, se sabe que algunas invasiones biológicas están muy relacionadas con los cambios en el clima (Mainka y Howard 2010), o con la pérdida o fragmentación de los hábitats (Hoffmeister et al. 2005).
- Los estudios sobre el impacto de las invasiones biológicas en las interacciones ecológicas en islas han aumentado considerablemente en las últimas décadas (Traveset y Richardson 2014; 2020). Sin embargo, por lo general, las interacciones mutualistas de polinización y dispersión de semillas han recibido mayor atención que otras interacciones también importantes para el correcto funcionamiento de los ecosistemas, como la herbivoría o las interacciones planta-microorganismo. En cuanto al impacto de insectos introducidos sobre la polinización en islas, los estudios se han centrado principalmente en dos géneros de abejas, *Apis* y *Bombus*, dejando importantes lagunas de conocimiento sobre el impacto de otras especies (Ackerman 2021; Leza et al. 2021; Rabitsch et al. 2024). En el caso de la dispersión de semillas, la recopilación de listas completas de especies de plantas de fruto carnoso y animales frugívoros (nativas y alóctonas), junto con datos de rasgos funcionales de cada isla, permitirá desarrollar estudios macroecológicos, comparar ecosistemas insulares y continentales, y evaluar si los patrones observados de forma individual en cada isla o archipiélago son consistentes a mayor escala. Además, existe una falta de información acerca de la alteración de las interacciones de dispersión de semillas causada por extinciones y/o por nuevas interacciones con animales introducidos, en particular aquellos con distribuciones amplias, como roedores (ratas y ratones), ungulados (especialmente cabras), lagomorfos (principalmente conejos) y carnívoros (gatos asilvestrados, hurones o mangostas) (Nogales et al. 2024).
- En el ámbito de las interacciones de herbivoría, la interacción entre múltiples herbívoros invasores y sus efectos sinérgicos sobre las comunidades vegetales representan un desafío importante (Glen et al. 2013). La coexistencia de herbívoros vertebrados e invertebrados puede producir impactos inesperados en el éxito reproductivo de las plantas, destacando la necesidad de estudios que analicen estos efectos conjuntos y su dependencia del contexto (Stephens et al. 2013; Muñoz-Gallego et al. 2022). Por otro lado, en islas, los impactos ecológicos derivados de herbívoros invertebrados invasores permanecen en gran medida inexplorados (Russell et al. 2017; Rego et al. 2019). Además, los efectos indirectos de la herbivoría, como los mediados por densidad (p. ej. Muñoz-Gallego et al. 2023a) o por rasgos de las especies interactuantes (p. ej. Muñoz-Gallego et al. 2025), son áreas de investigación poco estudiadas que podrían aportar una comprensión más completa de las dinámicas ecológicas afectadas por las invasiones (Strauss 1991; Haas y Lortie 2020 y referencias ahí citadas). Por último, la mayoría de los estudios que relacionan invasiones biológicas y herbivoría se centran en los herbívoros

como agentes invasores, pero muy pocos abordan cómo las invasiones alteran las interacciones de herbivoría dentro de los ecosistemas insulares (Ruiz-Guerra et al. 2019).

- Las invasiones microbianas constituyen un desafío significativo para los ecosistemas insulares, ya que pueden alterar ciclos de nutrientes e interacciones ecológicas, afectando la estabilidad y funcionalidad de estos ecosistemas. Herramientas moleculares avanzadas, como la secuenciación de nueva generación (NGS) y el "DNA barcoding", han facilitado la caracterización de comunidades microbianas y el análisis de redes ecológicas. Sin embargo, persisten limitaciones importantes para detectar especies raras y validar interacciones funcionales *in situ* (Le Roux 2021). En este sentido, las redes planta-hongo que involucran especies invasoras siguen siendo un área particularmente poco explorada (Dickie et al. 2017a, b). Investigaciones futuras deberían enfocarse en cómo las plantas invasoras establecen asociaciones microbianas, el papel de los rasgos funcionales microbianos en su éxito invasor, y los impactos a largo plazo de estas interacciones en las comunidades nativas (Litchman 2010; Hui et al. 2016). Los análisis filogenéticos y de redes temporales podrían revelar patrones evolutivos y ecosistémicos esenciales para la gestión de estas invasiones (Grove et al. 2017; Le Roux 2021). Además, la introducción indirecta de microorganismos a través de vectores animales utilizados con fines agrícolas o comerciales representa una vía adicional de invasión biológica, con potenciales impactos sobre las especies insulares nativas y sus funciones ecológicas (ver Rodríguez et al. 2024). En islas con recursos limitados, la implementación de protocolos rigurosos de bioseguridad y la restauración de hábitats se perfilan como estrategias esenciales para prevenir y mitigar los impactos de estas invasiones (Boser et al. 2014; Koskella et al. 2017).
- La evidencia empírica ya ha comenzado a sugerir que los efectos indirectos pueden jugar un papel crucial en los impactos de las especies invasoras sobre los ecosistemas. Aunque en los últimos años ha aumentado el esfuerzo por documentar estos impactos (Wootton 2002), a menudo se han identificado de manera anecdótica y rara vez se prueban de manera directa. Comprender las interacciones entre múltiples invasores en comunidades nativas se vuelve aún más desafiante cuando las especies alóctonas coexisten simultáneamente con otros tipos de cambios ambientales, que pueden facilitar la invasión o alterar directamente la estructura de la comunidad (MacDougall y Turkington 2005). Dado que estas interacciones indirectas pueden ser difíciles de prever y cuantificar, es fundamental abordarlas dentro de un marco dinámico que capture la complejidad de las interacciones ecológicas. Un enfoque particularmente adecuado es el de comunidades multifunción (p.ej. Hervías-Parejo et al. 2024), que permite estudiar simultáneamente los múltiples procesos directos e indirectos que operan en estos sistemas, los cuales pueden reforzarse, neutralizarse o incluso generar efectos opuestos. En este contexto, resulta especialmente necesario desarrollar y evaluar metodologías empíricas que faciliten la identificación sistemática de los efectos indirectos. Este enfoque no sólo mejorará nuestra comprensión de las interacciones ecológicas complejas, sino que también aumentará nuestra capacidad predictiva sobre los impactos potenciales de las especies invasoras. A su vez, nos permitirá diseñar estrategias de manejo más efectivas, tanto para las especies invasoras como para las nativas, en un contexto de cambio global, y especialmente en ecosistemas vulnerables como los insulares.

Dada la significativa pérdida de biodiversidad nativa en las islas, especialmente en los últimos 500 años, y teniendo en cuenta que las especies invasoras son un factor crucial en este declive, es de suma importancia que se invierta más esfuerzo en estudiar los impactos que estas especies tienen sobre los ecosistemas y se aborde las lagunas de conocimiento descritas. Aunque en este trabajo se presentan algunos ejemplos de efectos positivos de especies invasoras sobre funciones ecológicas concretas, queremos dejar claro que es fundamental evaluar siempre su impacto neto sobre el ecosistema en su conjunto. Una investigación interdisciplinaria y colaborativa, que integre la variación contextual y los múltiples niveles de organización ecológica, será clave para desarrollar estrategias de conservación exitosas. Puesto que las especies invasoras dominan muchos ecosistemas de todo el mundo, aplicar métodos de control en comunidades nativas vulnerables puede ser crucial para mantener la biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas nativos.

## Contribución de los autores

**Raquel Muñoz-Gallego:** Conceptualización, Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición, Supervisión. **Marta Correia:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Alba Costa:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Isabel Donoso:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Sandra Hervías-Parejo:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Alejandro Mieles:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Marta Quitián:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Maximilian Vollstädt:** Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición. **Anna Traveset:** Conceptualización, Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición.

## Disponibilidad de datos y código

Este artículo no utiliza conjuntos de datos.

## Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Este estudio se ha llevado a cabo en el marco de las actividades del Gobierno de España a través de la Unidad de Excelencia María de Maeztu 2023-2027 (MCIN/AEI/10.13039/501100011033) concedido al IMEDEA (CSIC-UIB) (ref. CEX2021-001198) y al BC3 (ref. CEX2021-001201-M). El trabajo se enmarca también dentro del proyecto *IslandLife* (Ref. 101054177) financiado por el

Consejo Europeo de Investigación (ERC, Advanced Grant). I. Donoso fue financiada por una beca postdoctoral Ikerbasque. M. Vollstädt fue financiado por una beca postdoctoral Marie Curie (Horizon-TMA-MSCA-101149502). Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

## Referencias

- Abe, T. 2021. Impacts by feral goats on critically endangered *Crepidiastrum grandicollum* (Compositae) endemic to the Ogasawara Islands. *Plant Species Biology* 36: 361-367. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12314>
- Ackerman, J.D. 2021. Island Invasions by Introduced Honey Bees: What Can Be Expected for Puerto Rico and the Caribbean? *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 1-7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.556744>
- Aguirrebengoa, M., Müller, C., González-Megías, A. 2021. Pre - dispersal seed predators boost seed production in a short-lived plant. *Oecologia* 195: 971-982. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04885-z>
- Aizen, M.A., Torres, A. 2024. The Invasion Ecology of Mutualism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 55: 41-63. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102622-031210>
- Ali, J.R., Aitchison, J.C. 2014. Exploring the combined role of eustasy and oceanic island thermal subsidence in shaping biodiversity on the Galápagos. *Journal of Biogeography* 41: 1227-1241.
- Ali, J.R., Blonder, B.W., Pigot, A.L., Tobias, J.A. 2023. Bird extinctions threaten to cause disproportionate reductions of functional diversity and uniqueness. *Functional Ecology*, 37(1), 162-175. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14201>
- Aslan, C.E., Zavaleta, E.S., Tershy, B., Croll, D. 2013. Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. *PLoS ONE* 8(6): e66993. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066993>
- Aslan, C.E., Zavaleta, E.S., Tershy, B., Croll, D., Robichaux, R.H. 2014. Imperfect replacement of native species by non-native species as pollinators of endemic Hawaiian plants. *Conservation Biology* 28: 478-488. <https://doi.org/10.1111/cobi.12193>
- Ayanu, Y., Jentsch, A., Müller-Mahn, D., Rettberg, S., Romankiewicz, C., Koellner, T. 2015. Ecosystem engineer unleashed: *Prosopis juliflora* threatening ecosystem services?. *Regional Environmental Change* 15, 155-167. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0616-x>
- Baker, B.H., Miller, J.A. 1963. Geology and geochronology of the Seychelles Islands and structure of the floor of the Arabian Sea. *Nature* 199(4891): 346-348. <https://doi.org/10.1038/199346a0>
- Barber, N.A., Adler, L.S., Theis, N., Hazzard, R. V., Kiers, E.T. 2012. Herbivory reduces plant interactions with above- and belowground antagonists and mutualists. *Ecology* 93: 1560-1570. <https://doi.org/10.1890/11-1691.1>
- Barton, K.E., Fortunel, C. 2023. Island plant functional syndromes and competition with invasive species. *Journal of Biogeography* 50(4): 641-653. <https://doi.org/10.1111/jbi.14568>
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science* 325: 416-419. <https://doi.org/10.1126/science.1170749>
- Beard, K.H., O'Neill, E.M. 2005. Infection of an invasive frog *Eleutherodactylus coqui* by the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in Hawaii. *Biological Conservation* 126: 591-595. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.004>
- Beckstead, J., Meyer, S.E., Connolly, B.M., Huck, M.B., Street, L.E. 2010. Cheatgrass facilitates spillover of a seed bank pathogen onto native grass species. *Journal of Ecology* 98: 168-177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01599.x>
- Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12(2): 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Bellard, C., Rysman, J.F., Leroy, B., Claud, C., Mace, G.M. 2017. A global picture of biological invasion threat on islands. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1862-1869. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0365-6>
- Bello, C., Schleuning, M., Graham, C.H. 2023. Analyzing trophic ecosystem functions with the interaction functional space. *Trends in Ecology & Evolution* 38(5): 424-434. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.12.001>
- Benkwitt, C.E., Gunn, R.L., Le Corre, M., Carr, P., Graham, N.A. 2021. Rat eradication restores nutrient subsidies from seabirds across terrestrial and marine ecosystems. *Current Biology* 31: 2704-2711. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.104>
- Bennett, A.E. 2013. Can plant-microbe-insect interactions enhance or inhibit the spread of invasive species? *Functional Ecology* 27: 661-671. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12099>
- Bernardello, G., Anderson, G.J., Stuessy, T.F., Crawford, D.J. 2001. A Survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *The Botanical Review* 67: 255-308. <https://doi.org/10.1007/BF02858097>
- Biedinger, N., Fleischmann, K. 2000. Seychelles. In: Porembski, S., Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs*, pp. 277-290. Ecological Studies, vol 146. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-59773-2\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-642-59773-2_14)
- Biswas, S.R., Choudhury, J.K., Nishat, A., Rahman, M.M. 2007. Do invasive plants threaten the Sundarbans mangrove forest of Bangladesh? *Forest Ecology and Management* 245: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.011>
- Bletz, M.C., Rosa, G.M., Andreone, F., Courtois, E.A., Schmeller, D.S., Rabibisoa, N.H.C., Rabemananjara, F.C.E., et al. 2015. Widespread presence of the pathogenic fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in wild amphibian communities in Madagascar. *Scientific Reports* 5: 8633. <https://doi.org/10.1038/srep08633>
- Boser, C.L., Cory, C., Faulkner, K.R., Randall, J.M., Knapp, J.J., Morrison, S.A. 2014. Strategies for Biosecurity on a Nearshore Island in California. *Monographs of the Western North American Naturalist* 7: 412-420. <https://doi.org/10.3398/042.007.0131>
- Bourgeois, K., Suehs, C.M., Vidal, E., Médail, F. 2005. Invasional meltdown potential: Facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience* 12: 248-256. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-2-248.1>
- Bover, P., Alcover, J.A. 2008. Extinction of the autochthonous small mammals of Mallorca (Gymnesic Islands, Western Mediterranean) and its ecological consequences. *Journal of Biogeography* 35: 1112-1122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01839.x>
- Briggs, J.C. 2003. The biogeographic and tectonic history of India. *Journal of Biogeography* 30(3): 381-388. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00809.x>
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 453-460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Brosse, S., Charpin, N., Su, G., Toussaint, A., Herrera-r, G.A., Tedesco, P.A., Villéger, S. 2021. FISHMORPH: A global database on morphological traits of freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography* 30(12): 2330-2336. <https://doi.org/10.1111/geb.13395>



- Burns, K.C. 2019. *Evolution in isolation: The search for an Island syndrome in plants*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108379953>
- Caiafa, M. V., Jusino, M.A., Wilkie, A.C., Díaz, I.A., Sieving, K.E., Smith, M.E. 2021. Discovering the role of Patagonian birds in the dispersal of truffles and other mycorrhizal fungi. *Current Biology* 31: 5558-5570. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.024>
- Callaway, R.M., Lucero, J.E. 2020. Soil biota and non-native plant invasions. In: Traveset, A., Richardson, D.M. (eds.), *Plant invasions: the role of biotic interactions*, pp. 45-66. CABI. <https://doi.org/10.1079/9781789242171.0045>
- Capó, M., Engelbrecht, C., Cardona, C., Castells, E., Bartolomé, J., Ramoneda, M., Baraza, E. 2021. Mildly toxic shrubs as indicators of goats herbivory gives information for the management of natural landscapes on Mediterranean islands. *Science of The Total Environment* 786: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147391>
- Capó, M., Cursach, J., Picorelli, V., Baraza, E., Rita, J. 2022. Eradication of feral goats, not population control, as a strategy to conserve plant communities on Mediterranean islets. *Journal for Nature Conservation* 65: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126108>
- Cares, R.A., Sáez-Cordovez, C., Valiente-Banuet, A., Medel, R., Botto-Mahan, C. 2018. Frugivory and seed dispersal in the endemic cactus *Eulychnia acida*: extending the anachronism hypothesis to the Chilean Mediterranean ecosystem. *Revista Chilena de Historia Natural* 91: 1-7. <https://doi.org/10.1186/s40693-018-0079-4>
- Carlo, T.A., Morales, J.M. 2016. Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology* 7: 1819-1831. <https://doi.org/10.1890/15-2147.1>
- Case, S.B., Tarwater, C.E. 2020. Functional traits of avian frugivores have shifted following species extinction and introduction in the Hawaiian Islands. *Functional Ecology* 34(12): 2467-2476. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13670>
- Causton, C.E., Peck, S.B., Sinclair, B.J., Roque-Albelo, L., Hodgson, C.J., Landry, B. 2006. Alien insects: threats and implications for conservation of Galápagos Islands. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 121-143. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)099\[0121:AITAIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)099[0121:AITAIF]2.0.CO;2)
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F. 2009. Avoiding surprise effects on Surprise Island: alien species control in a multitrophic level perspective. *Biological Invasions* 11: 1689-1703. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9397-9>
- Celedón-Neghme, C., Traveset, A., Calviño-Cancela, M. 2013. Contrasting patterns of seed dispersal between alien mammals and native lizards in a declining plant species. *Plant Ecology* 214: 657-667. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0197-7>
- Chagas, D. 1989. *Espelho cristalino em jardim de varias flores*, A.T. Matos (Ed.), Secretaria Regional da Educação e Cultura, Angra do Heroísmo (1645-1650). Azores, Portugal.
- Chamorro, S., Heleno, R., Olesen, J.M., McMullen, C.K., Traveset, A. 2012. Pollination patterns and plant breeding systems in the Galápagos: A review. *Annals of Botany* 110: 1489-1501. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs132>
- Chinchio, E., Crotta, M., Romeo, C., Drewe, J.A., Guitian, J., Ferrari, N. 2020. Invasive alien species and disease risk: An open challenge in public and animal health. *PLoS Pathogens* 16: 1-7. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008922>
- Clout, M.N., Russell, J.C. 2007. The invasion ecology of mammals: a global perspective. *Wildlife Research* 35: 180-184. <https://doi.org/10.1071/WR07091>
- Cordero, S., Gálvez, F., Fontúrbel, F.E. 2023. Ecological impacts of exotic species on native seed dispersal systems: A systematic review. *Plants* 12(2): 261. <https://doi.org/10.3390/plants12020261>
- Córdova-Tapia, F., Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3): 78-87. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.10>
- Correia, M., Heleno, R., da Silva, L.P., Costa, J.M., Rodríguez-Echeverría, S. 2019. First evidence for the joint dispersal of mycorrhizal fungi and plant diaspores by birds. *New Phytologist* 222: 1054-1060. <https://doi.org/10.1111/nph.15571>
- Cortina, C.A., Aslan, C.E., Litson, S.J. 2019. Importance of Non-Native Honeybees (*Apis mellifera*) as Flower Visitors to the Hawaiian Tree 'Ōhi'a Lehua (*Metrosideros polymorpha*) Across an Elevation Gradient. *Pacific Science* 73: 345-355. <https://doi.org/10.2984/73.3.3>
- Costa, A., Heleno, R., Dufrene, Y., Huckle, E., Gabriel, R., Doudee, D., Kaiser-Bunbury, C.N. 2022a. Seed dispersal by frugivores from forest remnants promotes the regeneration of adjacent invaded forests in an oceanic island. *Restoration Ecology* 30: e13654. <https://doi.org/10.1111/rec.13654>
- Costa, A., Heleno, R., Dufrene, Y., Huckle, E., Gabriel, R., Harrison, X., Schabo, D.G., et al. 2022b. Seasonal variation in impact of non-native species on tropical seed dispersal networks. *Functional Ecology* 36: 2713-2726. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14171>
- Costa, A., Heleno, R., Freide, E.F., Dufrene, Y., Huckle, E., Kaiser-Bunbury, C.N. 2023a. Impacts of invasive ants on pollination of native plants are similar in invaded and restored plant communities. *Global Ecology and Conservation* 42: e02413. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02413>
- Costa, R., Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P.A. 2023b. Island spider origins show complex vertical stratification patterns in Macaronesia. *Insect Conservation and Diversity* 16: 886-895. <https://doi.org/10.1111/icad.12686>
- Courchamp, F., Chapuis, J., Pascal, M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78: 347-383. <https://doi.org/10.1017/S1464793102006061>
- Cozzolino, S., Fineschi, S., Litto, M., Scopece, G., Trunschke, J., Schiestl, F.P. 2015. Herbivory Increases Fruit Set in *Silene latifolia*: A Consequence of Induced Pollinator-Attracting Floral Volatiles? *Journal of Chemical Ecology* 41: 622-630. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0597-3>
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Cubas, J., Irl, S.D.H., Villafuerte, R., Bello-Rodríguez, V., Rodríguez-Luengo, J.L., Del Arco, M., Martín-Esquivel, J.L., González-Mancebo, J.M. 2019. Endemic plant species are more palatable to introduced herbivores than non-endemics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286: 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0136>
- Cursach, J., Besnard, A., Rita, J., Fréville, H. 2013. Demographic variation and conservation of the narrow endemic plant *Ranunculus weyeri*. *Acta Oecologica* 53: 102-109. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.09.010>
- Delavaux, C.S., Weigelt, P., Dawson, W., Essl, F., van Kleunen, M., König, C., Pergl, J., et al. 2021. Mycorrhizal types influence island biogeography of plants. *Communications Biology* 4: 1128. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02649-2>
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., et al. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3: 2958-2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., et al. 2022. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>

- Dickie, I.A., Bolstridge, N., Cooper, J.A., Peltzer, D.A. 2010. Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187: 475-484. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03277.x>
- Dickie, I.A., Nuñez, M.A., Pringle, A., Lebel, T., Tourtellot, S.G., Johnston, P.R. 2016. Towards management of invasive ectomycorrhizal fungi. *Biological Invasions* 18: 3383-3395. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1243-x>
- Dickie, I.A., Bufford, J.L., Cobb, R.C., Desprez-Loustau, M.L., Grelet, G., Hulme, P.E., Klironomos, J., et al. 2017a. The emerging science of linked plant-fungal invasions. *New Phytologist* 215: 1314-1332. <https://doi.org/10.1111/nph.14657>
- Dickie, I.A., Cooper, J.A., Bufford, J.L., Hulme, P.E., Bates, S.T. 2017b. Loss of functional diversity and network modularity in introduced plant-fungal symbioses. *AOB PLANTS* 9: plw084. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw084>
- Doherty, T.S., Glen, A.S., Nimmo, D.G., Ritchie, E.G., Dickman, C.R. 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 11261-11265. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113>
- Donoso, I., Sorensen, M.C., Blendinger, P.G., Kissling, W.D., Neuschulz, E.L., Mueller, T., Schleuning, M. 2020. Downsizing of animal communities triggers stronger functional than structural decay in seed-dispersal networks. *Nature Communications* 11(1): 1582. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15438-y>
- Duchicela, J., Bever, J.D., Schultz, P.A. 2020. Symbionts as filters of plant colonization of islands: Tests of expected patterns and environmental consequences in the Galapagos. *Plants* 9: 74. <https://doi.org/10.3390/plants9010074>
- Dueñas, M., Hemming, D.J., Roberts, A., Diaz-Soltero, H. 2021. The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: A systematic review. *Global Ecology and Conservation* 26(e01476). <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01476>
- Duron, Q., Garcia-Iriarte, O., Brescia, F., Vidal, E. 2017. Comparative effects of native frugivores and introduced rodents on seed germination in New-Caledonian rainforest plants. *Biological Invasions* 19: 351-363. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1284-1>
- Fernández-Palacios, J.M., Kreft, H., Irl, S. D., Norder, S., Ah-Peng, C., Borges, P. A., Burns, K.C., et al. 2021. Scientists' warning-The outstanding biodiversity of islands is in peril. *Global Ecology and Conservation* 31: e01847. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01847>
- Fitzpatrick, S.M., Keegan, W.F. 2007. Human impacts and adaptations in the Caribbean Islands: an historical ecology approach. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 98(1): 29-45. <https://doi.org/10.1017/S1755691007000096>
- Fleischmann, K. 1997. Invasion of alien woody plants on the islands of Mahé and Silhouette, Seychelles. *Journal of Vegetation Science* 8(1): 5-12. <https://doi.org/10.2307/3237236>
- Fritts, T.H., Rodda, G.H. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 113-140. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.113>
- Frutuoso, G. 1561. *Saudades da Terra*, 2nd edn, Published in 6 volumes from 1978 to 1983, ed. J.B.O. Rodrigues. Instituto Cultural de Ponta Delgada, Azores, Portugal.
- Furness, R.W., Hilton, G., Monteiro, L.R. 2000. Influences of coastal habitat characteristics on the distribution of Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* in the Azores archipelago. *Bird Study* 47: 257-265. <https://doi.org/10.1080/00063650009461185>
- Fürst, M., McMahon, D., Osborne, J., Paxton, R.J., Brown, M.J.F. 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506: 364-366. <https://doi.org/10.1038/nature12977>
- Gala, M., Lenoble, A. 2015. Evidence of the former existence of an endemic macaw in Guadeloupe, Lesser Antilles. *J Ornithol* 156: 1061-1066. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1221-6>
- Gerber, G.P., Echernacht, A.C. 2000. Evidence for asymmetrical intraguild predation between native and introduced *Anolis* lizards. *Oecologia* 124: 599-607. <https://doi.org/10.1007/s004420000414>
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01098.x>
- Gillespie, R.G., Roderick, G.K. 2002. Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. *Annual Review of Entomology* 47: 595-632. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145244>
- GISD. 2016. *Global Invasive Species Database* (GISD). Available at: <http://www.issg.org/database> [accedido 10 December 2024].
- Gizicki, Z.S., Tamez, V., Galanopoulou, A.P., Avramidis, P., Fofopoulos, J. 2018. Long-term effects of feral goats (*Capra hircus*) on Mediterranean island communities: results from whole island manipulations. *Biological Invasions* 20: 1537-1552. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1645-4>
- Glen, A.S., Atkinson, R., Campbell, K.J., Hagen, E., Holmes, N.D., Keitt, B.S., Parkes, J.P., et al. 2013. Eradicating multiple invasive species on inhabited islands: The next big step in island restoration? *Biological Invasions* 15: 2589-2603. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0495-y>
- Govern de les Illes Balears. 2025. Servei de Protecció d'Espècies. Espècies introduïdes invasores. Disponible en: <https://www.caib.es/sites/proteccioespecies> [Accedido 21 de enero de 2025].
- Graystock, P., Blane, E.J., McFrederick, Q.S., Goulson, D., Hughes, W.O.H. 2016. Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 5: 64-75. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.10.001>
- Griffiths, C.J., Hansen, D.M., Jones, C.G., Zuël, N., Harris, S. 2011. Resurrecting extinct interactions with extant substitutes. *Current Biology* 21 (9): 762-65. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.042>
- Groutsch, J.K., Miller, N.C., Tuiwawa, M., Hayes, S., Stevens, M.I., Schwarz, M.P. 2019. Not all exotic pollinator introductions are bad: an introduced buzz-pollinating bee *Amegilla pulchra* (Hymenoptera: Apidae) in Fiji indicates little potential for enhancing the spread of weeds. *Austral Entomology* 58: 533-539. <https://doi.org/10.1111/aen.12346>
- Grove, S., Haubensak, K.A., Gehring, C., Parker, I.M. 2017. Mycorrhizae, invasions, and the temporal dynamics of mutualism disruption. *Journal of Ecology* 105: 1496-1508. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12853>
- Guimarães, P.R., Jordano, P., Thompson, J.N. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters* 14: 877-85. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01649.x>
- Haas, S.M., Lortie, C.J. 2020. A systematic review of the direct and indirect effects of herbivory on plant reproduction mediated by pollination. *PeerJ* 8: 1-19. <https://doi.org/10.7717/peerj.9049>
- Hansen, D.M., Olesen, J.M., Jones, C.G. 2002. Trees, birds and bees in Mauritius: Exploitative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds? *Journal of Biogeography* 29: 721-734. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00720.x>
- Hanz, D.M., Cutts, V., Barajas-Barbosa, M.P., Algar, A. C., Beierkuhnlein, C., Fernández-Palacios, J. M., Field, R., et al. 2022. Climatic and biogeographical drivers of functional diversity in the flora of the Canary Islands. *Global Ecology and Biogeography* 31(7): 1313-1331 <https://doi.org/10.1111/geb.13507>
- Harris, D.B. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biological Invasions* 11: 1611-1630. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9393-0>

- Hart, R.P., Freebury, G., Barrett, S. 2024. *Phytophthora cinnamomi*: extent and impact in Two Peoples Bay Nature Reserve, Western Australia (1983-2024). *Pacific Conservation Biology* 30: PC24028. <https://doi.org/10.1071/PC24028>
- Harvey, J.A., Fortuna, T.M. 2012. Chemical and structural effects of invasive plants on herbivore-parasitoid/predator interactions in native communities. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 144: 14-26. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01252.x>
- Hayward, J., Horton, T.R., Nuñez, M.A. 2015. Ectomycorrhizal fungal communities coinvasive with Pinaceae host plants in Argentina: Gringos bajo el bosque. *New Phytologist* 208: 497-506. <https://doi.org/10.1111/nph.13453>
- Henry, M., Leung, B., Cuthbert, R.N., Bodey, T.W., Ahmed, D.A., Angulo, E., Balzani, P., et al. 2023. Unveiling the hidden economic toll of biological invasions in the European Union. *Environmental Sciences Europe* 35:43. <https://doi.org/10.1186/s12302-023-00750-3>
- Hervías-Parejo, S., Silva, C., Pipa, T., Oliveira, N., Henriques, A., Geraldes, P., Mealha, S., et al. 2012. Invasive mammal species on Corvo Island: is their eradication technically feasible. *Airo* 22: 12-28.
- Hervías-Parejo, S., Ramos, J.A., Nogales, M., Ruiz de Ybáñez, R. 2013a. Effect of exotic mammalian predators on parasites of Cory's shearwater: ecological effect on population health and breeding success. *Parasitology research* 112: 2721-2730. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3443-y>
- Hervías-Parejo, S., Henriques, A., Oliveira, N., Pipa, T., Cowen, H., Ramos, J.A., Nogales, M., et al. 2013b. Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival. *Biological Invasions* 15: 143-155. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0274-1>
- Hervías-Parejo, S., Oppel, S., Medina, F.M., Pipa, T., Díez, A., Ramos, J.A., Ruiz de Ybáñez, R., et al. 2014a. Assessing the impact of introduced cats on island biodiversity by combining dietary and movement analysis. *Journal of Zoology* 292: 39-47. <https://doi.org/10.1111/jzo.12082>
- Hervías-Parejo, S., Ceia, F.R., Pipa, T., Nogales, M., de Ybáñez, R.R., Ramos, J.A. 2014b. How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator? *Zoology* 117: 171-178. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.12.003>
- Hervías-Parejo, S., Cuevas-Blanco, M., Lacasa, L., Traveset, A., Donoso, I., Heleno, R., Nogales, M., et al. 2024. On the structure of species-function participation in multilayer ecological networks. *Nature Communications* 15: 1-16. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-53001-1>
- Hinckley, A., Montes, E., Ayllón, E., Pleguezuelos, J.M. 2017. The fall of a symbol? A high predation rate by the introduced horseshoe whip snake *Hemorrhois hippocrepis* paints a bleak future for the endemic Ibiza wall lizard *Podarcis pityusensis*. *European Journal of Wildlife Research* 63:13. <https://doi.org/10.1007/s10344-016-1068-z>
- Hoffmeister, T. S., Vet, L. E.M., Biere, A., Holsinger, K., Filser, J. 2005. Ecological and Evolutionary Consequences of Biological Invasion and Habitat Fragmentation. *Ecosystems* 8: 657-667. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0138-8>
- Holt, R.D., Bonsall, M.B. 2017. Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 447-471. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628>
- Holt, R.D., Grover, J., Tilman, D. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist* 144: 741-771. <https://doi.org/10.1086/285705>
- Howe, H.F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Huang, S.C., Norval, G., Wei, C.S., Tso, I.M. 2008. Effects of the brown anole invasion and betelnut palm planting on arthropod diversity in southern Taiwan. *Zoological Science* 25: 1121-1129. <https://doi.org/10.2108/zsj.25.1121>
- Huang, S., Lin, J., Chou, C., Liao, C., Hsu, J., Tsai, J., Liu, S., Huang, W. 2023. Dances with wolves: The demographic consequence of asymmetric competition and intraguild predation in a native-invasive skink system. *Functional Ecology* 37: 614-624. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14276>
- Huguet, V., Land, E., Casanova, J., Zimpfer, J., Fernandez, M. 2005. Genetic Diversity of Frankia Microsymbionts from the Relict Species *Myrica faya* (Ait.) and *Myrica rivas-martinezii* (S.) in Canary Islands and Hawaii. *Microbial Ecology* 49: 617-625. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0107-6>
- Hui, C., Richardson, D.M., Landi, P., Minoarivelo, H.O., Garnas, J., Roy, H.E. 2016. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions* 18: 971-983. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1076-7>
- Hulme, P.E. 2021. Unwelcome exchange: International trade as a direct and indirect driver of biological invasions worldwide. *One Earth* 4: 666-679. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.015>
- Hume, B.C.C., D'Angelo, C., Cunningham, A., Smith, E.G., Wiedenmann, J. 2014. The corallivorous flatworm *Amakusaplana acroporae*: An invasive species threat to coral reefs? *Coral Reefs* 33: 267-272. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1101-6>
- Ing, K., Mogren, C.L. 2020. Evidence of competition between Honey Bees and *Hylaeus anthracinus* (Hymenoptera: Colletidae), an endangered Hawaiian Yellow-faced bee. *Pacific Science* 74: 75-85. <https://doi.org/10.2984/74.1.6>
- Iwamura, T., Guzman-Holst, A., Murray, K.A. 2020. Accelerating invasion potential of disease vector *Aedes aegypti* under climate change. *Nature Communications* 11: 2130. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16010-4>
- Jairus, T., Mpumba, R., Chinoya, S., Tedersoo, L. 2011. Invasion potential and host shifts of Australian and African ectomycorrhizal fungi in mixed eucalypt plantations. *New Phytologist* 192: 179-187. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03775.x>
- Jaramillo, P., Atkinson, R., Gentile, G. 2011. Evaluating genetic diversity for the conservation of the threatened Galapagos endemic *Calandrinia galapagosa* (Portulacaceae). *Biotropica* 43: 386-392. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00685.x>
- Jaroszewicz, B., Piroznikow, E., Sondej, I. 2013. Endozoochory by the guild of ungulates in Europe's primeval forest. *Forest Ecology and Management* 305: 21-28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.004>
- Johnson, S.D., Peter, C.I., Nilsson, L.A., Agren, J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84: 2919-2927. <https://doi.org/10.1890/02-0471>
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities*, pp. 105-151. CAB International, Wallingford, UK. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0125>
- Kaiser-Bunbury, C.N., Memmott, J., Müller, C.B. 2009. Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 241-254. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.04.001>
- Kaiser-Bunbury, C.N., Traveset, A., Hansen, D.M. 2010. Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 131-143. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.10.002>
- Kaiser-Bunbury, C.N., Mougou, J., Whittington, A.E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J.M., Blüthgen, N. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature* 542(7640): 223-227. <https://doi.org/10.1038/nature21071>
- Kalisz, S., Kivlin, S.N., Bialic-Murphy, L. 2021. Allelopathy is pervasive in invasive plants. *Biological Invasions* 23: 367-371. <https://doi.org/10.1038/nature21071>

- Karatayev, V.A., Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., Rudstam, L.G. 2014. Eutrophication and Dreissena invasion as drivers of biodiversity: A century of change in the mollusc community of Oneida Lake. *PLoS ONE* 9(7): e101388. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101388>
- Kardol, P., Dickie, I.A., St. John, M.G., Husheer, S.W., Bonner, K.I., Bellingham, P.J., Wardle, D.A. 2014. Soil-mediated effects of invasive ungulates on native tree seedlings. *J Ecol* 102: 622-631. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12234>
- Kato, M., Kawakita, A. 2004. Plant-pollinator interactions in New Caledonia influenced by introduced honey bees. *American Journal of Botany* 91: 1814-1827. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.11.1814>
- Kato, M., Shibata, A., Yasui, T., Nagamasu, H. 1999. *Impact of introduced honeybees, Apis mellifera, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. Population Ecology* 41: 217-228. <https://doi.org/10.1007/s101440050025>
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., et al. 2011. TRY-a global database of plant traits. *Global change biology* 17(9): 2905-2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kaushik, P., Pati, P.K., Khan, M. L., Khare, P.K. 2022. Plant functional traits best explain invasive species' performance within a dynamic ecosystem-A review. *Trees, Forests and People* 8: 100260. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100260>
- Keane, R.M., Crawley, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164-170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Kemp, M.E. 2023. Defaunation and species introductions alter long-term functional trait diversity in insular reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120(7): e2201944119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201944119>
- Kier, G., Kreft, H., Ming, T.M., Jetz, W., Ibsch, P.L., Nowicki, C., Mutke, J., Barthlott, W. 2009. A global assessment of endemism and species richness across Island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 9322-9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Koskella, B., Hall, L.J., Metcalf, C.J.E. 2017. The microbiome beyond the horizon of ecological and evolutionary theory. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1606-1615. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0340-2>
- Kossoff, A., Schueller, S., Nossan, H., Slack, I., Avramidis, P., Foufopoulos, J. 2024. Ecological Impacts of Introduced European Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on Island Ecosystems in the Mediterranean. *Diversity* 16(4): 244. <https://doi.org/10.3390/d16040244>
- Kress, J.W. 1993. Coevolution of plants and animals: pollination of flowers by primates in Madagascar. *Current Science* 65(3): 253-257.
- Kuebbing, S.E. 2020. How direct and indirect non-native interactions can promote plant invasions, lead to invasional meltdown and inform management decisions. In: Traveset, A., Richardson, D.M. (eds.), *Plant invasions: the role of biotic interactions*, pp. 153-176. CABI, Wallingford, UK <https://doi.org/10.1079/9781789242171.0153>
- Kueffer, C., Schumacher, E., Fleischmann, K., Edwards, P.J., Dietz, H. 2007. Strong below-ground competition shapes tree regeneration in invasive *Cinnamomum verum* forests. *Journal of Ecology* 95(2): 273-282. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01213.x>
- Kueffer, C., Daehler, C.C., Torres-Santana, C.W., Lavergne, C., Meyer, J., Otto, R., Silva, L. 2010. A global comparison of plant invasions on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(2): 145-161. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.06.002>
- Kurle, C.M., Croll, D.A., Tershy, B.R. 2008. Introduced rats indirectly change marine rocky intertidal communities from algae-to invertebrate-dominated. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 3800-3804. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800570105>
- Landis, B. 2010. How CNPS developed a policy on native plants and fire safety. *Journal of the California native plant society* 38(2): 7-15.
- Lassnig, N., Colomar, V., Picó, G., Perelló, E., Febrer-Serra, M., Truyols-Henares, F., Pinya, S. 2020. Assessment of the invasion process of the common raccoon *Procyon lotor* (Carnivora: Procyonidae) on a Mediterranean island a decade after its introduction. *Science of the Total Environment* 699: 134191. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134191>
- Lázaro, A., Müller, A., Ebmer, A.W., Dathe, H.H., Scheuchl, E., Schwarz, M., Risch, S., et al. 2021. Impacts of beekeeping on wild bee diversity and pollination networks in the Aegean Archipelago. *Ecography* 44: 1353-1365. <https://doi.org/10.1111/ecog.05553>
- le Roux, J.J. 2021. Molecular ecology of plant-microbial interactions during invasions: progress and challenges. In: Traveset, A., Richardson, D. M. (eds.), *Plant invasions: the role of biotic interactions*, pp. 340-362. CABI, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9781789242171.0340>
- Leal, A.I., Bugalho, M.N., Palmeirim, J.M. 2022. Effects of ungulates on oak regeneration in Mediterranean woodlands: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 509: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120077>
- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B., Allesina, S. 2017. Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature* 546: 56-64. <https://doi.org/10.1038/nature22898>
- Leza, M., Herrera, C., Picó, G., Morro, T., Colomar, V. 2021. Six years of controlling the invasive species *Vespa velutina* in a Mediterranean island: The promising results of an eradication plan. *Pest Management Science* 77: 2357-2384. <https://doi.org/10.1002/ps.6264>
- Litchman, E. 2010. Invisible invaders: Non-pathogenic invasive microbes in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 13: 1560-1572. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01544.x>
- López-Bustamante, P., Rosa-Santiago, A., Hulshof, C.M., Franklin, J. 2024. Tree functional traits across Caribbean island dry forests are remarkably similar. *Journal of Biogeography* 51(9) 1646-1658. <https://doi.org/10.1111/jbi.14743>
- Lorenzo, P., González, L. 2010. Alelopatía: una característica ecofisiológica que favorece la capacidad invasora de las especies vegetales. *Ecosistemas* 19 (1): 79-91. Recuperado a partir de <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/57>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. 2000. *100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a selection from the Global Invasive Species Database*. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), New Zealand.
- MacDougall, A.S., Turkington, R. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42-55. <https://doi.org/10.1890/04-0669>
- MacPhee, R.D., Flemming, C. 1999. Requiem æternam: the last five hundred years of mammalian species extinctions. In: Delson, E., MacPhee R.D.E. (eds.), *Extinctions in near time: causes, contexts, and consequences*, pp. 333-371. Springer, Boston, MA, USA. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-5202-1\\_13](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-5202-1_13)
- Mainka, S.A., Howard, G.W. 2010. Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integrative Zoology* 5: 102-111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- Maitner, B.S., Boyle, B., Casler, N., Condit, R., Donoghue II, J., Durán, S.M., Guaderrama, D., et al. 2018. The BIEN R package: A tool to access the Botanical Information and Ecology Network (BIEN) database. *Methods in Ecology & Evolution* 9:373-379. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12861>
- Mandon-Dalger, I., Clergeau, P., Tassin, J., Rivière, J.-N., Gatti, S. 2004. Relationships between alien plants and an alien bird species on reunion island. *Journal of Tropical Ecology* 20(6): 635-642. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001774>

- Maron, J.L., Vilà, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 361-373. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950301.x>
- Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P.C., Blom, I.J., Chown, S.L., Daru, B. H., Ripley, B.S., et al. 2019. Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. *Journal of Vegetation Science* 30(5): 994-1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>
- Matsuzaki, S I.S., Sasaki, T., Akasaka, M. 2013. Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22(9): 1071-1082. <https://doi.org/10.1111/geb.12067>
- Maunder, M., Leiva, A., Santiago-Valentín, E., Stevenson, D. W., Acevedo-Rodríguez, P., Meerow, A. W., Mejía, M., et al. 2008. Plant conservation in the Caribbean island biodiversity hotspot. *The Botanical Review* 74(1): 197-207. <https://doi.org/10.1007/s12229-008-9007-7>
- Mayol, J., Álvarez, C., Manzano, X. 2009. Presència i control del coati, *Nasua nasua* L., i d'altres carnívors introduïts en època recent a Mallorca. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears* 52: 183-191.
- McCary, M.A., Mores, R., Farfan, M.A., Wise, D.H. 2016. Invasive plants have different effects on trophic structure of green and brown food webs in terrestrial ecosystems: A meta-analysis. *Ecology Letters* 19: 328-335. <https://doi.org/10.1111/ele.12562>
- Menezes de Sequeira, M., Jardim, R., Gouveia, M., Góis-Marques, C.A., Eddie, W.M.M. 2021. Population decline in the Critically Endangered *Musschia isambertoi* (Campanulaceae) endemic to Desertas Islands (Madeira Archipelago) calls for urgent conservation management. *Journal for Nature Conservation* 60: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.125955>
- Monteiro, L., Ramos, J., Furness, R. 1996. Past and present status and conservation of the seabirds breeding in the Azores archipelago. *Biological Conservation* 78: 319-328. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00037-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00037-7)
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2017. Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology* 31: 142-152. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12712>
- Moquet, L., Jobart, B., Fontaine, R., Delatte, H. 2023. Tri-trophic interactions among *Fopius arisanus*, Tephritid species and host plants suggest apparent competition. *Ecology and Evolution* 13: e9742. <https://doi.org/10.1002/ece3.9742>
- Morales, C.L., Traveset, A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters* 12: 716-728. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01319.x>
- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Traveset, A. 2019. A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology* 100: 1-8. <https://doi.org/10.1002/ecs.2707>
- Muñoz-Gallego, R. 2023. *The impact of two contrasting invasive non-native herbivores on the reproductive performance of a Mediterranean keystone species*. Tesis Doctoral, Universidad de las Islas Baleares, España.
- Muñoz-Gallego, R., Fedriani, J.M., Traveset, A. 2019. Non-native mammals are the main seed dispersers of the ancient Mediterranean palm *Chamaerops humilis* L. in the Balearic Islands: rescuers of a lost seed dispersal service? *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1-16. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00161>
- Muñoz-Gallego, R., Fedriani, J.M., Serra, P.E., Traveset, A. 2022. Nonadditive effects of two contrasting introduced herbivores on the reproduction of a pollination-specialized palm. *Ecology* 103: 1-12. <https://doi.org/10.1002/ecs.3797>
- Muñoz-Gallego, R., Wiegand, T., Traveset, A., Fedriani, J.M. 2023a. From seed dispersal service to reproductive collapse: density-dependent outcome of a palm-mammal interaction. *Oikos* 2023: 1-15. <https://doi.org/10.1111/oik.10002>
- Muñoz-Gallego, R., Wiegand, T., Traveset, A., Fedriani, J.M. 2023b. Sex-driven neighborhood effects on herbivory in the dioecious Mediterranean palm *Chamaerops humilis* L. *Oecologia* 203: 151-165. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05457-z>
- Muñoz-Gallego, R., Traveset, A., Fedriani, J.M. 2025. Trait-mediated effects driven by an invasive herbivore alter functionally diverse plant-frugivore interactions. *Functional Ecology* 00:1-13. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.70220>
- Najberek, K., Olszańska, A., Tokarska-Guzik, B., Mazurska, K., Dajdok, Z., Solarz, W. 2022. Invasive alien species as reservoirs for pathogens. *Ecological Indicators* 139: 108879. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108879>
- Nieto-Blázquez, M. E., Antonelli, A., Roncal, J. 2017. Historical biogeography of endemic seed plant genera in the Caribbean: Did GAAR landia play a role? *Ecology and Evolution* 7(23): 10158-10174. <https://doi.org/10.1002/ece3.3521>
- Nock, C.A., Vogt, R.J., Beisner, B.E. 2016. *Functional traits*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Nogales, M., McConkey, K.R., Carlo, T.A., Wotton, D.M., Bellingham, P.J., Traveset, A., González-Castro, A., et al. 2024. A review on the state of the art in frugivory and seed dispersal on islands and the implications of global change. *The Botanical Review* 90: 160-185. <https://doi.org/10.1007/s12229-023-09296-8>
- Nowak, L., Fricke, E.C., Traveset, A., Donoso, I. 2025. Impacts of species introductions on the trait diversity of interacting avian frugivores and fleshy-fruited plants. *bioRxiv* (preprint). <https://doi.org/10.1101/2025.01.18.633718>
- Núñez, M.A., Hayward, J., Horton, T.R., Amico, G.C., Dimarco, R.D., Barrios-García, M.N., Simberloff, D. 2013. Exotic Mammals Disperse Exotic Fungi That Promote Invasion by Exotic Trees. *PLoS ONE* 8: e66832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066832>
- Olesen, J.M., Jordano, P. 2002. Geographic Patterns in Plant-Pollinator Mutualistic Networks. *Ecology* 83: 2416-2424. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2416:GPIPPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2416:GPIPPM]2.0.CO;2)
- Oliveira, B.F., São-Pedro, V.A., Santos-Barrera, G., Penone, C., Costa, G.C. 2017. AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. *Scientific data* 4(1): 1-7. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.123>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Oppel, S., Hervías-Parejo, S., Oliveira, N., Pipa, T., Cowen, H., Silva, C., Geraldés, P. 2012. Estimating feral cat density on Corvo Island, Azores, to assess the feasibility of feral cat eradication. *Airo* 22: 3-11.
- Oppel, S., Hervías-Parejo, S., Oliveira, N., Pipa, T., Silva, C., Geraldés, P., Goh, M., et al. 2014. Estimating population size of a nocturnal burrow-nesting seabird using acoustic monitoring and habitat mapping. *Nature Conservation* 7: 1-13. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.7.6890>
- Padrón, B., Traveset, A., Biedenweg, T., Díaz, D., Nogales, M., Olesen, J.M. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS ONE* 4(7): e6275. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006275>
- Pagad, S., Genovesi, P., Carnevali, L., Schigel, D., McGeoch, M.A. 2018. Introducing the Global Register of Introduced and Invasive Species. *Scientific Data* 5:170202. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.202>
- Paige, K.N., Whitham, T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407-416. <https://doi.org/10.1086/284645>

- Parker, J., Hay, M. 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology Letters* 8: 959-967. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x>
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., et al. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00178-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00178-X)
- Pineda, A., Zheng, S.J., van Loon, J.J.A., Pieterse, C.M.J., Dicke, M. 2010. Helping plants to deal with insects: The role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science* 15: 507-514. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.05.007>
- Pinya, S., Lassnig, N. 2018. First record of free-ranging fallow deer (*Dama dama*) in Mallorca (Balearic Islands, Spain). *Galemys, Spanish Journal of Mammalogy* 30: 63-65. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2018.N2>
- Policelli, N., Bruns, T.D., Vilgalys, R., Nuñez, M.A. 2019. Suilloid fungi as global drivers of pine invasions. *New Phytologist* 222: 714-725. <https://doi.org/10.1111/nph.15660>
- Polis, G.A., Myers, C.A., Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297-330. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.20.1.297>
- Pölme, S., Abarenkov, K., Henrik Nilsson, R., Lindahl, B.D., Engelbrecht Clemmensen, K., Kausserud, H., Nguyen, N., et al. 2020. FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Diversity* 105, 1-16. <https://doi.org/10.1007/s13225-020-00466-2>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Poulakakis, N., Russello, M., Geist, D., Caccione, A. 2012. Unravelling the peculiarities of island life: Vicariance, dispersal and the diversification of the extinct and extant giant Galápagos tortoises. *Molecular Ecology* 21: 160-173. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05370.x>
- Pringle, A., Vellinga, E.C. 2006. Last chance to know? Using literature to explore the biogeography and invasion biology of the death cap mushroom *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.:Fr.) link. *Biological Invasions* 8: 1131-1144. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3804-2>
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., Vilà, M. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global change biology* 18(5): 1725-1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- Quetglas, B., Olmo, D., Nieto, A., Borràs, D., Adrover, F., Pedrosa, A., Montesinos, M., et al. 2022. Evaluation of Control Strategies for *Xylella fastidiosa* in the Balearic Islands. *Microorganisms* 10: 2393. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10122393>
- Rabitsch, W., Werenkraut, V., Kenis, M., Roques, A., Roy, H.E. 2024. Chapter Six - Invasive alien insects and insect decline. In: Rodríguez, J., Pyšek, P., Novoa, A. (eds.), *Biological Invasions and Global Insect Decline*, pp. 143-171. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99918-2.00006-9>
- Rego, C., Boeiro, M., Rigal, F., Ribeiro, S.P., Cardoso, P., Borges, P.A.V. 2019. Taxonomic and functional diversity of insect herbivore assemblages associated with the canopy-dominant trees of the Azorean native forest. *PLoS ONE* 14: 1-20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219493>
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Schmitz, O.J., Constant, V., Kaylor, M.J., Lenz, A., Motley, J.L., et al. 2016. What is a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution* 31: 842-849. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.010>
- Roche, M.D., Pearse, I.S., Sofaer, H.R., Kivlin, S.N., Spyreas, G., Zaya, D.N., Kalisz, S. 2023. Invasion-mediated mutualism disruption is evident across heterogeneous environmental conditions and varying invasion intensities. *Ecography* 2023: e06434. <https://doi.org/10.1111/ecog.06434>
- Rodríguez, J., Thompson, V., Rubido-Bará, M., Cordero-Rivera, A., González, L. 2019. Herbivore accumulation on invasive alien plants increases the distribution range of generalist herbivorous insects and supports proliferation of non-native insect pests. *Biological Invasions* 21: 1511-1527. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01913-1>
- Rodríguez, J., Cordero-Rivera, A., González, L. 2021. Impacts of the invasive plant *Carpobrotus edulis* on herbivore communities on the Iberian Peninsula. *Biological Invasions* 23: 1425-1441. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02449-5>
- Rodríguez, J., Novoa, A., Pyšek, P. 2024. Chapter Nine - Microorganisms and disease-mediated invasions affecting native insect conservation. In: Rodríguez, J., Pyšek, P., Novoa, A. (eds.), *Biological Invasions and Global Insect Decline*, pp. 225-255. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99918-2.00009-4>
- Rodríguez-Echeverría, S. 2009. Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18(2):32-43. Recuperado a partir de <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/63>
- Rodríguez-Echeverría, S. 2010. Rhizobial hitchhikers from Down Under: invasional meltdown in a plant-bacteria mutualism? *Journal of Biogeography* 37: 1611-1622. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02284.x>
- Rodríguez-Echeverría, S., Traveset, A. 2015. Putative linkages between below- and aboveground mutualisms during alien plant invasions. *AoB PLANTS* 7: plv062. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv062>
- Rodríguez-Padrón, C., Siverio, F., Pérez-Sierra, A., Rodríguez, A. 2018. Isolation and pathogenicity of *Phytophthora* species and *Phytophthora vexans* recovered from avocado orchards in the Canary Islands, including *Phytophthora niederhauserii* as a new pathogen of avocado. *Phytopathologia Mediterranea* 57: 89-106.
- Rogers, H.S., Buhle, E.R., HilleRisLambers, J., Fricke, E.C., Miller, R.H., Tewksbury, J.J. 2017. Effects of an Invasive Predator Cascade to Plants via Mutualism Disruption. *Nature Communications* 8 (1):14557. <https://doi.org/10.1038/ncomms14557>
- Ruiz-Guerra, B., Aguilar-Chama, A., González de León, S., Guevara, R. 2019. Invasive Species Appear to Disrupt the Top-Down Control of Herbivory on a Mexican Oceanic Island. *Pacific Science* 73(1):1-16. <https://doi.org/10.2984/73.1.1>
- Russell, J. 2011. Indirect effects of introduced predators on seabird islands. In: Christa P. H. Mulder, and others (eds), *Seabird Islands: Ecology, Invasion, and Restoration*, online edn, Oxford Academic, New York, USA. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199735693.003.0009>
- Russell, J.C., Kaiser-Bunbury, C.N. 2019. Consequences of multispecies introductions on island ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 169-190. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024942>
- Russell, J.C., Kueffer, C. 2019. Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 44(1): 31-60. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033245>
- Russell, J.C., Meyer, J., Holmes, N.D., Pagad, S. 2017. Invasive alien species on islands: Impacts, distribution, interactions and management. *Environmental Conservation* 44: 359-370. <https://doi.org/10.1017/S0376892917000297>
- Saffer, A., Worm, T., Takeuchi, Y., Meentemeyer, R. 2024. GlatatR: a Spatio-temporal Dataset of Global Invasive and alien Species and their traits. *Scientific Data* 11(1): 991. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-03824-w>
- Santos de Araújo, W., Bergamini, L.L., Almeida-Neto, M. 2024. Global effects of land-use intensity and exotic plants on the structure and phylogenetic signal of plant-herbivore networks. *Science of The Total Environment* 944: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173949>

- Sapsford, S.J., Wakelin, A., Peltzer, D.A., Dickie, I.A. 2022. Pine invasion drives loss of soil fungal diversity. *Biological Invasions* 24: 401-414. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02649-7>
- Sarto i Monteys, V., Aguilar, L. 2005. The Castniid Palm Borer, *Paysandisia archon* (BURMEISTER, 1880), in Europe: Comparative biology, pest status and possible control methods (Lepidoptera: Castniidae). *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo* 26: 61-94.
- Sax, D.F., Schlaepfer, M.A., Olden, J.D. 2022. Valuing the contributions of non-native species to people and nature. *Trends in Ecology and Evolution* 37(12): 1058-1066. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.08.005>
- Sayol, F., Cooke, R.S., Pigot, A.L., Blackburn, T.M., Tobias, J.A., Steinbauer, M.J., Antonelli, A., et al. 2021. Loss of functional diversity through anthropogenic extinctions of island birds is not offset by biotic invasions. *Science Advances* 7(46): eabj5790. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj5790>
- Schemske, D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954. <https://doi.org/10.2307/1936993>
- Schleuning, M., Fründ, J., García, D. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography* 38(4): 380-392. <https://doi.org/10.1111/ecog.00983>
- Schleuning, M., Neuschulz, E.L., Albrecht, J., Bender, I. M., Bowler, D.E., Dehling, D.M., Fritz, S.A., et al. 2020. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species. *Trends in Ecology & Evolution* 35(4): 319-328. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.12.010>
- Schoener, T.W., Spiller, D.A. 1999. Indirect effects in an experimentally staged invasion by a major predator. *American Naturalist* 153: 347-358. <https://doi.org/10.1086/303177>
- Schrader, J., Weigelt, P., Cai, L., Westoby, M., Fernández-Palacios, J.M., Cabezas, F.J., Plunkett, G. M., et al. 2024. Islands are key for protecting the world's plant endemism. *Nature* 634: 868-874. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08036-1>
- Schumacher, E., Kueffer, C., Edwards, P.J., Dietz, H. 2009. Influence of light and nutrient conditions on seedling growth of native and invasive trees in the Seychelles. *Biological Invasions* 11(8): 1941-1954. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9371-6>
- Shi, H., Singh, A., Kant, S., Zhu, Z., Waller, E. 2005. Integrating habitat status, human population pressure, and protection status into biodiversity conservation priority setting. *Conservation Biology* 19(4): 1273-1285. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00225.x>
- Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Soares, F.C., Palmeirim, J. M., Rodrigues, A.S., Cardoso, P., de Lima, R.F. 2022. Bird extinctions and introductions are causing taxonomic and functional homogenization in oceanic islands. *Functional Ecology* 36(12): 2892-2905. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14196>
- Sobral, M., Schleuning, M., Cortizas, A.M. 2023. Trait diversity shapes the carbon cycle. *Trends in Ecology & Evolution* 38(7): 602-604. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.03.007>
- Spatz, D.R., Zilliacus, K.M., Holmes, N.D., Butchart, S.H.M., Genovesi, P., Ceballos, G., Tershy, B.R., Croll, D.A. 2017. Globally threatened vertebrates on islands with invasive species. *Science Advances* 3: 1-13. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1603080>
- Spatz, D.R., Holmes, N.D., Will, D.J., Hein, S., Carter, Z.T., Fewster, R.M., Keitt, B., et al. 2022. The global contribution of invasive vertebrate eradication as a key island restoration tool. *Scientific Reports* 12: 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14982-5>
- Sridhara, S., McConkey, K., Corlett, R.T. 2016. Frugivory and seed dispersal by large herbivores of Asia. In: Ahrestani, F., Sankaran, M. (eds), *The ecology of large herbivores in South and Southeast Asia*, pp. 121-150. Springer, New York, USA. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-7570-0\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7570-0_5)
- Stephens, A.E.A., Srivastava, D.S., Myers, J.H. 2013. Strength in numbers? Effects of multiple natural enemy species on plant performance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2756>
- Strauss, S. 1991. Direct, indirect, and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72: 543-558. <https://doi.org/10.2307/2937195>
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73: 747-754. <https://doi.org/10.2307/1940154>
- Sullivan, L.L., Shaw, A.K. 2023. Take me for a ride: Herbivores can facilitate plant reinvasions. *Ecology* 104: 1-11. <https://doi.org/10.1002/ecy.4132>
- Thakur, M.P., van der Putten, W.H., Cobben, M.M.P., van Kleunen, M., Geisen, S. 2019. Microbial invasions in terrestrial ecosystems. *Nature Reviews Microbiology* 17: 621-631. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0236-z>
- Tiffney, B.H., Mazer, S.J. 1995. Angiosperm growth habit, dispersal and diversification reconsidered. *Evolutionary Ecology* 9: 93-117. <https://doi.org/10.1007/BF01237700>
- Tobias, J.A., Sheard, C., Pigot, A.L., Devenish, A.J., Yang, J., Sayol, F., Neate-Clegg, M.H.C. et al., 2022. AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters* 25(3): 581-597. <https://doi.org/10.1111/ele.13898>
- Torres-Santana, C.W., Santiago-Valentín, E., Sánchez, Á.T.L., Peguero, B., Clubbe, C. 2010. Conservation status of plants in the Caribbean Island Biodiversity Hotspot. *Proceedings of the 4th Global Botanic Gardens Congress* 4: 1-15.
- Traveset, A. 2015. Impacto de las especies exóticas sobre las comunidades mediado por interacciones mutualistas. *Ecosistemas* 24: 67-75. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.11>
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091857>
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2020. *Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions*. CAB International, Wallingford, UK.
- Traveset, A., Riera, N., Mas, R.E. 2001. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15: 669-675. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00561.x>
- Traveset, A., Nogales, M., Alcover, J.A., Delgado, J.D., López-Darias, M., Godoy, D., Igual, J.M., et al. 2009. A review on the effects of alien rodents in the Balearic (Western Mediterranean Sea) and Canary islands (Eastern Atlantic Ocean). *Biological Invasions* 11: 1653-1670. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9395-y>
- Traveset, A., Heleno, R.H., Chamorro, S., Vargas, P., McMullen, C.K., Castro-Urgal, R., Nogales, M., et al. 2013. Invaders of pollination networks in the Galapagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20123040. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3040>
- Traveset, A., Chamorro, S., Olesen, J.M., Heleno, R. 2015. Space, time and aliens: charting the dynamic structure of Galápagos pollination networks. *AoB Plants* 7: plv068. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv068>

- Traveset, A., Tur, C., Trøjelsgaard, K., Heleno, R., Castro-Urgal, R., Olesen, J.M. 2016. Global patterns of mainland and insular pollination networks. *Global Ecology and Biogeography* 25: 880-890. <https://doi.org/10.1111/geb.12362>
- Tye, A., Soria, M.C., Gardener, M.R. 2002. *A strategy for Galapagos weeds. En: Turning the tide: the eradication of invasive species.* IUCN SSC Invasive Species Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports* 9: 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>
- Van Der Putten, W.H., Klironomos, J.N., Wardle, D.A. 2007. Microbial ecology of biological invasions. *ISME Journal* 1: 28-37. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.9>
- Van Leeuwen, J.F.N., Froyd, C.A., Van Der Knaap, W.O., Coffey, E.E., Tye, A., Willis, K.J. 2008. Fossil pollen as a guide to conservation in the Galápagos. *Science* 322: 1206. <https://doi.org/10.1126/science.1163454>
- Vilà, M., Hulme, P.E. 2017. *Impact of biological invasions on ecosystem services.* Springer International Publishing, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3>
- Villamagna, A.M., Murphy, B.R. 2010. Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): A review. *Freshwater Biology* 55: 282-298. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02294.x>
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116(5): 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vitali, A., Ruiz-Suarez, S., Vázquez, D.P., Schleuning, M., Rodríguez-Cabal, M.A., Sasal, Y., Pilosof Id, S. 2023. Invasive species modulate the structure and stability of a multilayer mutualistic network. *Proceedings B* 290: 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0132>
- Vitousek, P.M., Walker, L.R. 1989. Biological Invasion by *Myrica Faya* in Hawai'i: Plant Demography, Nitrogen Fixation, Ecosystem Effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265. <https://doi.org/10.2307/1942601>
- Vives, J.A., Baraza, E. 2010. La cabra doméstica asilvestrada (*Capra hircus*) en Mallorca ¿Una especie a erradicar? *Galemys* 22: 193-205. <https://doi.org/10.7325/Galemys.2010.NE.A11>
- Vizentin-Bugoni, J., Tarwater, C.E., Foster, J.T., Drake, D.R., Gleditsch, J.M., Hruska, A.M., Kelley, J. P., et al. 2019. Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai'i. *Science* 364, 78-82. <https://doi.org/10.1126/science.aau8751>
- Vizentin-Bugoni, J., Sperry, J.H., Kelley, J.P., Gleditsch, J.M., Foster, J.T., Drake, D.R., Hruska, A.M., et al. 2021. Ecological correlates of species' roles in highly invaded seed dispersal networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118: e2009532118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2009532118>
- Vollstädt, M.G., Galetti, M., Kaiser-Bunbury, C.N., Simmons, B.I., Gonçalves, F., Morales-Pérez, A.L., Navarro, L., et al. 2022. Plant-frugivore interactions across the Caribbean islands: Modularity, invader complexes and the importance of generalist species. *Diversity and Distributions* 28(11): 2361-2374. <https://doi.org/10.1111/ddi.13636>
- Weidenhamer, J.D., Callaway, R.M. 2010. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of Chemical Ecology* 36: 59-69. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9735-0>
- Weigelt, P., König, C., Kreft, H. 2020. GIFT-A global inventory of floras and traits for macroecology and biogeography. *Journal of Biogeography* 47(1): 16-43. <https://doi.org/10.1111/jbi.13623>
- Westoby, M. 2025. Trait-based ecology, trait-free ecology, and in between. *New Phytologist* 245: 33-39. <https://doi.org/10.1111/nph.20197>
- White, E.M., Wilson, J.C., Clarke, A.R. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12: 443-455. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00265.x>
- Whitehead, S.R., Poveda, K. 2011. Herbivore-induced changes in fruit-frugivore interactions. *Journal of Ecology* 99: 964-969. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01819.x>
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation.* Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198566113.001.0001>
- Whittaker, R.J., Rigal, F., Borges, P.A., Cardoso, P., Terzopoulou, S., Casanoves, F., Pla, L., et al. 2014. Functional biogeography of oceanic islands and the scaling of functional diversity in the Azores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38): 13709-13714. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218036111>
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M.M., Jetz, W. 2014. *EltonTraits* 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: Ecological Archives E095-178. *Ecology* 95(7): 2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>
- Wootton, J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 443-466. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.25.1.443>
- Wootton, J.T. 2002. Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48: 157-172. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00149-1](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00149-1)