

5. Aprendiendo del pasado y del presente para predecir el futuro de las invasiones de plantas en Canarias: Una perspectiva biogeográfica

**Jairo Patiño^{1,2}, Javier Morente-López^{1,3},
Agustín Naranjo-Cigala⁴, Yurena Arjona^{1,2},
Raúl Orihuela-Rivero^{1,2}, Louis S. Jay-García^{1,2},
Guillermo Sicilia-Pasos^{1,2} y Marcos Salas-Pascual⁴**

¹ *Grupo de Ecología y Evolución en Islas, Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (IPNA-CSIC), La Laguna, Tenerife, islas Canarias, España*

² *Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de La Laguna, La Laguna, Tenerife, islas Canarias, España*

³ *Plant Evolutionary Ecology, Institute of Ecology, Evolution and Diversity, Faculty of Biological Sciences, Goethe University Frankfurt, Frankfurt am Main, Alemania*

⁴ *Instituto de Estudios Ambientales y Recursos Naturales, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, Gran Canaria, islas Canarias, España*

Las invasiones biológicas representan una de las amenazas de origen humano más importantes para la biodiversidad en islas oceánicas, junto con el cambio climático y la destrucción del hábitat. Este capítulo analiza los mecanismos que han impulsado el aumento de especies de plantas introducidas e invasoras en las islas Canarias, diferenciando entre el período histórico desde que hay registros y los últimos 24 años. En el primer período se identificaron 149 especies, de las cuales 101 son invasoras. Las familias con más taxones son Cactaceae, Poaceae y Asparagaceae, con la mayor diversidad en Gran Canaria y Tenerife, destacando la

dispersión en varias islas. En contra de las hipótesis de partida, la mayoría de estas especies de plantas invasoras provienen del Neotrópico, seguidas de Sudáfrica, África tropical y la Cuenca Mediterránea.

Lejos de alcanzarse la saturación en la acumulación de especies de plantas invasoras, se ha detectado un incremento importante durante los últimos 50 años, el cual parece no depender del origen biogeográfico de las mismas. Este patrón sugiere que factores socioeconómicos históricos pueden llegar a determinar la introducción de especies, por encima de otros factores como la similitud de clima. En los últimos 24 años el patrón de acumulación de especies invasoras se ha acentuado, aunque los resultados apuntan a que algunos de los mecanismos responsables podrían estar cambiando. En general, se identifican dos causas principales detrás del aumento de las especies introducidas e invasoras en Canarias: el asilvestramiento de plantas cultivadas y la introducción de nuevas especies. Cada mecanismo requiere estrategias de gestión diferentes. Sin medidas efectivas, la flora introducida podría superar a la nativa, incrementando la amenaza sobre la biodiversidad y los ecosistemas canarios. Las plantas leñosas y las crasas, muchas de origen tropical americano, predominan en ambas categorías. El comercio y la xerojardinería emergen como factores determinantes para la introducción de especies invasoras. Como conclusión final, es crucial implementar controles y estrategias de conservación más estrictos para proteger la biodiversidad nativa de Canarias.

Introducción

El comercio global, el transporte, el turismo de masas y la horticultura se han convertido en fuerzas impulsoras de cambio global que promueven la introducción de especies de animales y plantas en regiones en que dichas especies no podrían colonizar por sus propios medios (Capinha *et al.*, 2015; van Kleunen *et al.*, 2015). Como consecuencia, un número creciente de ellas ha sido introducido más allá de sus rangos nativos, y una fracción se ha naturalizado formando poblaciones persistentes en hábitats urbanos, perturbados o, incluso, naturales. En este capítulo nos referiremos a este tipo de taxones, como **especies introducidas naturalizadas** (Pyšek *et al.*, 2004; Lambdon *et al.*, 2008). Un subconjunto de estas especies introducidas naturalizadas puede llegar a adquirir una cierta capacidad invasora, emergiendo como importantes amenazas, responsables no sólo de la pérdida de biodiversidad sino también de la desestructuración de las redes tróficas y de funciones ecosistémicas (Bellard *et al.*, 2016; Bellard *et al.*, 2017; Russell

& Kueffer, 2019). A este último grupo nos referiremos como **especies introducidas invasoras** (Pyšek *et al.*, 2004; Lambdon *et al.*, 2008).

El número y origen de las plantas introducidas invasoras en un territorio específico pueden variar considerablemente según la escala espacial y temporal que se considere. Estos cambios están influenciados por una serie de factores interrelacionados, entre los que destacan el aislamiento geográfico del territorio, las condiciones ambientales, y las características propias de las especies. Además, la historia del lugar y las rutas de comunicación que ha experimentado también desempeñan un papel fundamental en la introducción y expansión de estas especies (Capinha *et al.*, 2015; van Kleunen *et al.*, 2015; Moser *et al.*, 2018; Monnet *et al.*, 2020). Para explicar el fenómeno de las invasiones biológicas, se han propuesto diversos mecanismos (Theoharides & Dukes, 2007; Catford *et al.*, 2009). Entre estos, la hipótesis de la «*Analogía de Clima*» es una de las más destacadas (Thuiller *et al.*, 2005; Richardson & Thuiller, 2007). Esta hipótesis sugiere que las especies introducidas tienen mayores probabilidades de establecerse en áreas cuyo clima es similar al de su región de origen (Capinha *et al.*, 2015; Monnet *et al.*, 2020; Cao Pinna *et al.*, 2021). De hecho, un estudio reciente establece que la similitud climática entre regiones, incluso entre aquellas muy distantes geográficamente, es la responsable de la creciente homogeneización de sus comunidades vegetales: homogeneización de la flora global (Yang *et al.*, 2021).

Esta tendencia a la homogeneización florística global, donde podemos observar las mismas especies invasoras en lugares tan alejados como, por ejemplo, los archipiélagos de Hawái, Azores, Canarias y Mascareñas, ha sido impulsada por las relaciones políticas, tanto históricas como contemporáneas, que han determinado la intensidad de los intercambios comerciales entre regiones (Yang *et al.*, 2021). De hecho, los flujos de especies y las introducciones de plantas causadas por la actividad antrópica suelen ser altamente asimétricos y están estrechamente vinculados a la historia de la colonización humana y las redes migratorias y comerciales (Hulme, 2015; Turbelin *et al.*, 2017; Monnet *et al.*, 2020). Desde el siglo XV hasta principios del siglo XX, el imperialismo europeo se expandió, desplazando y reemplazando no solo a las sociedades nativas, sino también impactando y modificando sus floras y faunas (Di Castri *et al.*, 1990; Simberloff, 2004).

El legado histórico de estas relaciones comerciales y políticas ha tenido y tiene un gran impacto a la hora de interpretar el medio natural en muchas regiones del mundo. Además, desde el punto de vista científico, este legado histórico y ambiental condujo a la propuesta de la hipótesis del «*Dogma Imperialista*» (Crosby, 2004). Esta hipótesis propone que, debido a la historia de colonización humana y su prolongada domesticación y uso en actividades humanas, las especies europeas del Viejo Mundo se han propagado con

mayor frecuencia y éxito fuera de sus rangos nativos en comparación con las especies del Nuevo Mundo (Di Castri *et al.*, 1990). El comercio global actual sigue reflejando este legado del imperialismo europeo, perpetuando patrones comerciales en muchas regiones geográficas (Gokmen *et al.*, 2020).

En consecuencia, van Kleunen *et al.* (2015) propuso que los continentes del hemisferio norte han sido fuentes clave de especies introducidas para el resto de continentes e infinidad de sistemas insulares, siendo América del Norte la que acumula el mayor número de plantas introducidas de origen europeo. Además, estos investigadores también propusieron que las especies euroasiáticas tienen una clara ventaja en muchas regiones, gracias a su larga coevolución con los humanos y sus inherentes regímenes de perturbación (Jeschke & Strayer, 2005; Kalusová *et al.*, 2017; Monnet *et al.*, 2020). Las principales áreas de origen de plantas introducidas en Europa incluyen la Cuenca Mediterránea en general (Fridley, 2008), y la Península Ibérica en particular (Casado *et al.*, 2018).

Así, el origen biogeográfico de las especies introducidas que encontramos en una región varía, incluso en el contexto actual de globalización y homogenización de las floras introducidas. Esta reconstrucción se complica aún más cuando consideramos que los orígenes geográficos de las plantas introducidas pueden cambiar según el período de tiempo y los eventos socioeconómicos relevantes que ocurrieron en ese momento. Por ejemplo, existe evidencia que sugiere un creciente papel de las regiones extraeuropeas como fuentes de especies introducidas, un fenómeno que ha coincidido con el desarrollo de economías emergentes y el aumento global de la actividad comercial (Seebens *et al.*, 2015). En cierta manera, este patrón emergente desafía el «Dogma Imperialista» (Crosby, 2004), por lo que supone un cambio de paradigma que parece haberse consolidado a nivel mundial hace unos 60 años, con la globalización y la tecnificación de las redes de transporte humano (Seebens *et al.*, 2015). De hecho, se ha demostrado que las variables socioeconómicas, como las redes comerciales, pueden ser tan importantes, o incluso más, para impulsar la invasión de plantas como lo son la similitud climática y la distancia geográfica (Chapman *et al.*, 2017; Essl *et al.*, 2019). Sin embargo, el tiempo de residencia y la distancia geográfica entre las áreas invadidas y no invadidas dentro de una región pueden aumentar la probabilidad de que las plantas introducidas se naturalicen y se conviertan en invasoras (Lambdon *et al.*, 2008).

A pesar de la importancia de estudiar la dinámica entre fuentes y sumideros de especies introducidas para comprender los patrones de invasión espacial y temporal (Fridley & Sax, 2014; Visser *et al.*, 2016; Kusumoto *et al.*, 2021), aún se desconoce y se debate cuáles son los principales orígenes de floras introducidas invasoras de muchas regiones geográficas (Pyšek, 1998; Fridley, 2008). Esto es especialmente cierto para muchos sistemas insulares, tanto de origen volcánico como continental (Patiño *et al.*, 2017;

Lenzner *et al.*, 2020), donde es crucial llevar a cabo estudios para identificar las principales fuentes y mecanismos de entrada de especies introducidas (Otto *et al.*, 2020).

En este trabajo, nos centraremos primero en responder a la pregunta de cuáles han sido los orígenes biogeográficos de la flora vascular introducida invasora de las islas Canarias. El principal objetivo es determinar qué regiones han desempeñado un papel predominante como fuentes de invasión entre los siglos XV y XX, el cual es el período de tiempo para el que existe un registro histórico más importante. Por lo tanto, no abordaremos la información que existe de las posibles introducciones causadas por los aborígenes canarios previas a la llegada de los europeos. Lo que sí trataremos es como la tasa de introducciones de especies introducidas invasoras ha cambiado a lo largo del tiempo desde el siglo XV. En segundo lugar, evaluaremos si los patrones de introducción han cambiado en tiempos recientes, concretamente durante el siglo XXI. Antes de abordar estas dos cuestiones, vamos a hacer un breve repaso la razón por la que es primordial abordar el problema de las invasiones de plantas en Canarias. Se recopilan así las principales ideas que expusimos en el Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias en la XIX Semana Científica Telesforo Bravo, dedicada a divulgar el papel de las islas como espléndidos laboratorios naturales (Afonso-Carrillo, 2024).

Las islas Canarias

Las islas Canarias, un archipiélago volcánico situado en el Atlántico nororiental, exhiben características muy contrastadas en términos de historia geológica, complejidad topográfica y gradientes climáticos asociados. Tales diferencias ayudan a explicar la amplia gama de tipos de ecosistemas que hoy en día persisten en las islas más altas en comparación con las más bajas. Dichos ecosistemas zonales incluyen en orden altitudinal ascendente, desde matorrales costeros áridos y semiáridos, pasando por bosques termoesclerófilos semiáridos, bosques de niebla de laurisilva y pinares xerofíticos hasta matorrales de cumbre. Así, las islas occidentales y centrales se caracterizan por topografías altas y complejas, climas relativamente húmedos y una gama completa de dichos ecosistemas zonales, mientras que las orientales son más bajas en elevación, secas y menos diversas ecológicamente (del Arco-Aguilar *et al.*, 2010; del Arco-Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018).

Las islas Canarias son mundialmente reconocidas por su extraordinaria biodiversidad vegetal (Patiño *et al.*, 2014). Son uno de los puntos calientes más importantes de biodiversidad de plantas dentro de la región de la Cuenca Mediterránea (Médail & Quézel, 1999) y constituyen una región biogeográfica en sí misma, junto con Azores, Madeira y Cabo Verde, siendo

Madeira el archipiélago con el que comparte mayores similitudes en términos biogeográficos y bioclimáticos (Fernández-Palacios *et al.*, 2024).

El archipiélago presenta un nivel notable de endemividad, con 539 especies de plantas vasculares endémicas de Canarias, lo que representa casi el 40% de su flora nativa. Sin embargo, también alberga un número considerable de especies introducidas (del Arco-Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018). Si se consideran las categorías de especies introducidas no invasoras usadas por el Banco de Biodiversidad de Canarias (BIOTA, Gobierno de Canarias, 2024), se alcanzan un total de aproximadamente 800 especies, con un total de cerca de 150 especies introducidas invasoras.

La distribución de las especies introducidas en el archipiélago canario es claramente desigual, como se observa en la figura 1. Se pueden identificar núcleos significativos con alta riqueza de especies introducidas, frecuentemente vinculados a áreas urbanas, carreteras o espacios naturales protegidos. En este último caso, la mayor riqueza no implica necesariamente que, por ejemplo, los Parques Nacionales alberguen más especies introducidas; en realidad, este patrón refleja que estas áreas protegidas han sido objeto de un estudio más exhaustivo, gracias a la legislación vigente y al esfuerzo del personal dedicado a su gestión. Por lo tanto, una conclusión esencial que se extrae de estos mapas de distribución es que aún queda mucho por hacer en lo que se refiere al conocimiento base de la distribución de la flora exótica de Canarias. Este desafío solo podrá superarse con el apoyo financiero adecuado por parte de las administraciones regionales y nacionales encargadas de la gestión de especies invasoras.

La colonización humana de las islas Canarias comenzó en el primer milenio de nuestra era, con los primeros habitantes provenientes del Norte de África (bereberes), seguida por la conquista castellana en el siglo XV. Esto provocó un aumento en el comercio y en el ritmo e intensidad en lo que se refiere a la transformación del uso del suelo, lo que redujo significativamente la vegetación nativa y aceleró la introducción de plantas introducidas (del Arco-Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018). Así, durante al menos 2000 años, todos los ecosistemas zonales de Canarias han estado sujetos a presiones antropogénicas y aún más después de la conquista castellana en el siglo XV (de Nascimento *et al.*, 2020). El nivel de ocupación humana, la historia del uso del suelo y la sofisticación de las redes de transporte y comercio varían según la isla, con una presión humana que en términos muy generales (y con excepciones importantes dependiendo del momento histórico y geopolítico) disminuye desde las islas centrales hacia los extremos más oriental y occidental del archipiélago. Sin embargo, dicha relación entre la posición de la isla y el grado de perturbación humana no es lineal. Encontramos excepciones como es el caso de Fuerteventura, donde el ganado caprino ha tenido un gran impacto. Desde la conquista castellana, las islas Canarias se han convertido en un cruce de múltiples rutas comerciales

intercontinentales (Parsons, 1985; Bosa, 2004; Santana-Pérez, 2018), lo que ha complicado considerablemente la tarea de rastrear los orígenes de las plantas introducidas invasoras.

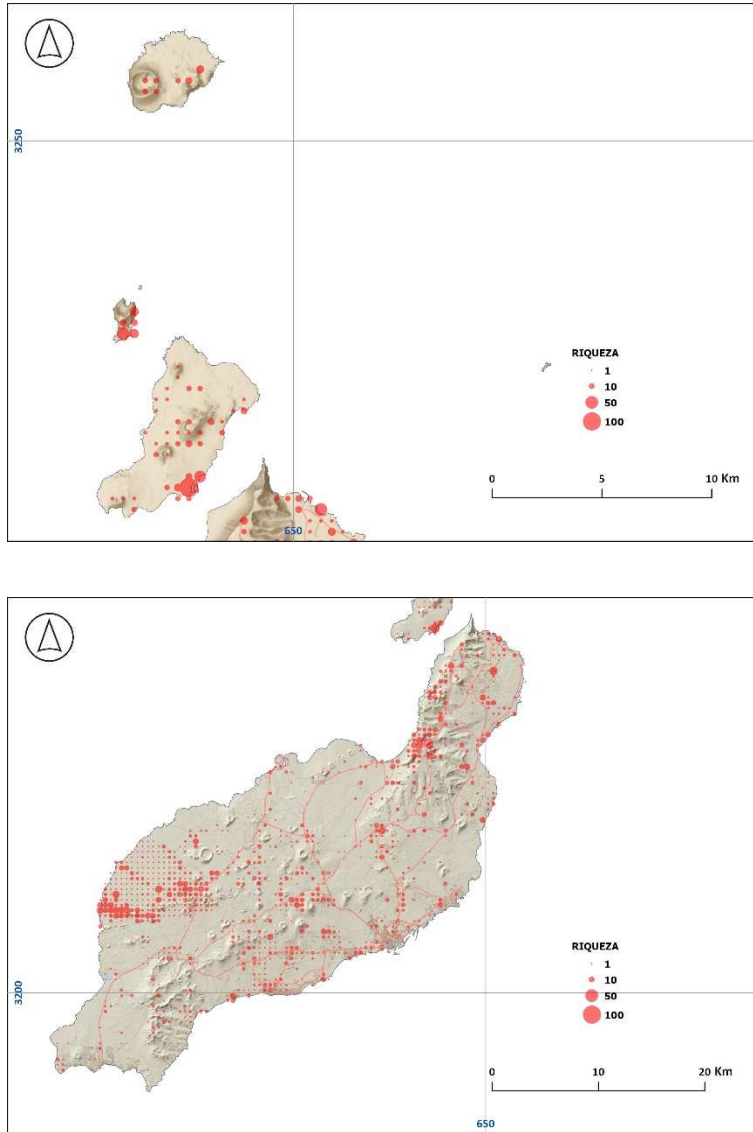


Fig. 1. Mapas de riqueza de especies introducidas para cada una de las islas principales de Canarias. Datos extraídos de BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024). Archipiélago de Chinijo con La Graciosa (arriba) y Lanzarote (abajo). En páginas sucesivas: Fuerteventura, Gran Canaria y Tenerife; y La Gomera, La Palma, y El Hierro.

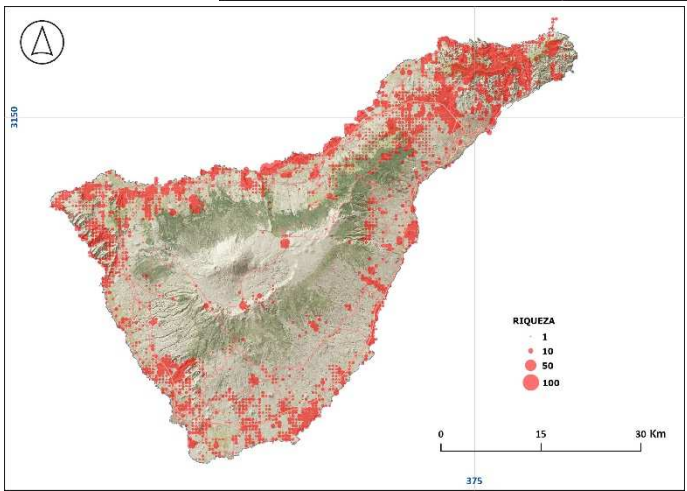
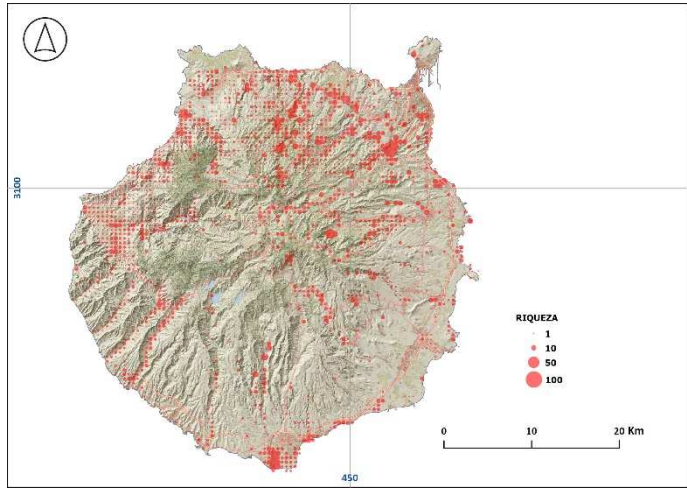
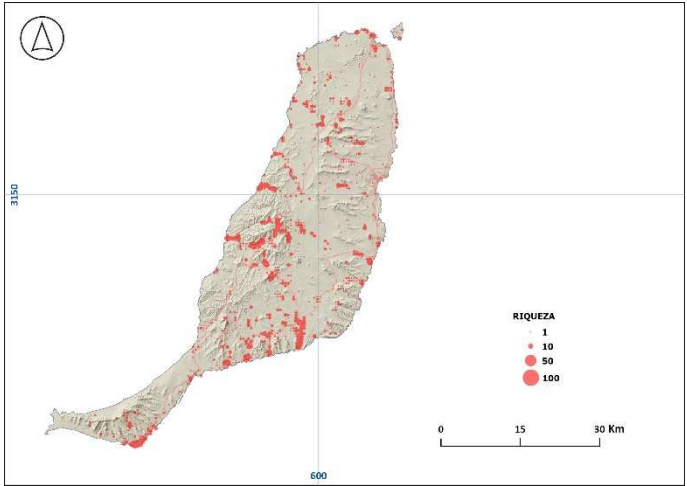


Fig. 1 (cont.)

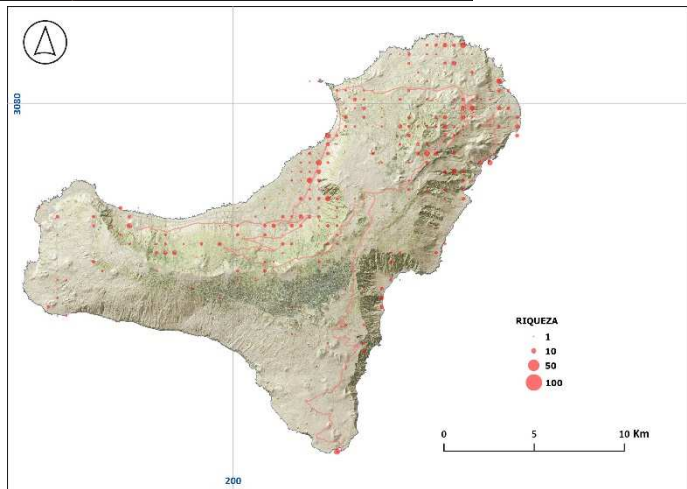
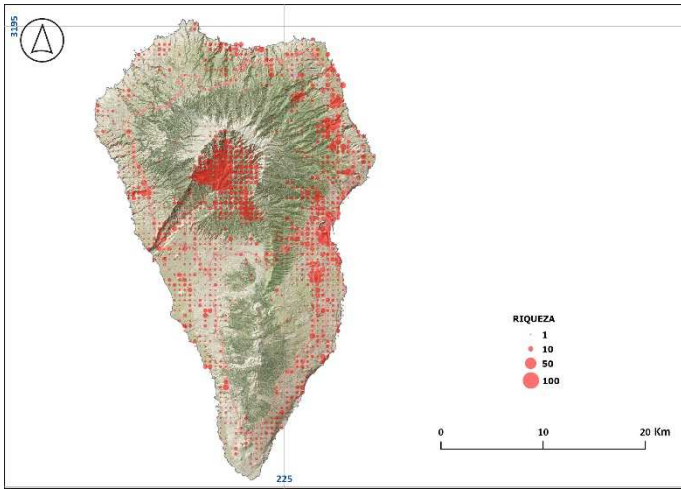
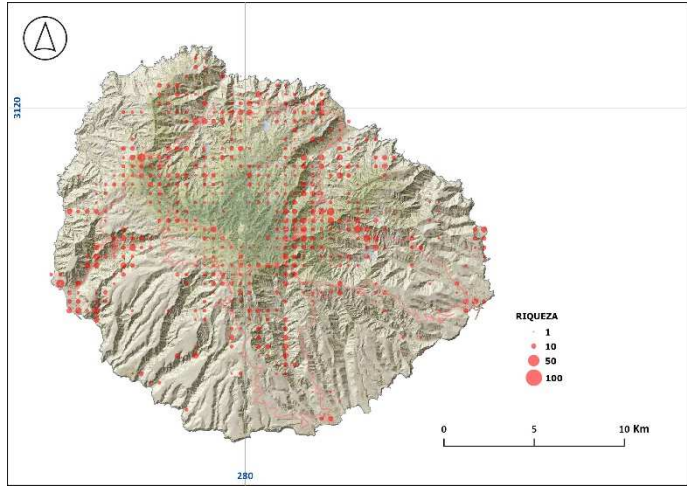


Fig. 1 (cont.)

Fox (1990) propuso que las cinco regiones con clima mediterráneo (la Cuenca Mediterránea, California, Chile central, Sudáfrica y el suroeste de Australia) se caracterizan por haber intercambiado una cantidad significativa de especies de plantas con un cierto poder invasor. Sin embargo, la Península Ibérica ha destacado como la principal fuente de flora introducida para el resto de regiones con un clima mediterráneo (Casado *et al.*, 2018). Por lo tanto, surge la pregunta de si la premisa de Fox (1990) junto con la hipótesis de «Analogía de Clima», se cumpliría para el caso de Canarias, un archipiélago con un clima subtropical mediterráneo. Además, si se cumpliera para Canarias, se esperaría que las especies de plantas de otras regiones de clima mediterráneo, en gran parte pre-adaptadas a estos entornos, tuvieran una mayor probabilidad de naturalización y propagación (Casado *et al.*, 2018; Cao Pinna *et al.*, 2021). En este sentido, anticipamos que tales fenómenos deberían haber dejado una importante huella en el archipiélago canario, que en general se debería caracterizar por la presencia de especies con una fuerte similitud climática, incrementando las afinidades florísticas con la cuenca mediterránea dentro del elemento florístico exótico invasor (del Arco-Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018).

Un origen biogeográfico inesperado

En 2020 y en el marco de un proyecto de investigación financiado por la Fundación BBVA y liderado por investigadores del iEcoEvoLab del Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (PNA-CSIC), Universidad de La Laguna y Universidad de las Palmas de Gran Canaria, se inició un proceso de revisión sobre los orígenes biogeográficos de la flora introducida invasora de Canarias. El proyecto titulado «*El Reto de las Plantas Invasoras en Islas: Hacia un Enfoque Integrador para la Conservación de la Flora de las Islas Canarias*» (INVASION; Cuadro I), duró tres años y supuso una oportunidad única para profundizar en el problema de las plantas invasoras en Canarias. Como primer paso y tras una búsqueda exhaustiva de referencias bibliográficas, incluyendo la base de datos BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024), obtuvimos una lista actualizada de las especies de plantas introducidas invasoras en las islas Canarias. En el siguiente paso, refinamos dicha lista, primero excluyendo los registros de especies para los cuales no pudimos definir con precisión un rango geográfico nativo. En una segunda fase, se descartaron las especies ampliamente cultivadas en el archipiélago debido a la idea de que los factores ambientales y antropogénicos que moldean sus distribuciones son probablemente diferentes a los de las especies introducidas no cultivadas (Monnet *et al.*, 2020).

La lista actualizada para las islas Canarias comprende 149 especies introducidas con diferentes niveles de invasión; en concreto, 101 especies invasoras y 48 especies naturalizadas con un cierto carácter invasor (Fig. 2).

Las familias con mayor diversidad de especies introducidas invasoras resultaron ser Cactaceae (18 especies), Poaceae (18), Asparagaceae (13) y Fabaceae (11), las cuales representaron el 38% de la flora introducida con un cierto carácter invasor. Géneros como *Agave*, *Opuntia* y *Cylindropuntia* alcanzan el mayor número de especies. Alrededor del 39% resultaron ser especies herbáceas, mientras que el 61% eran especies leñosas, con sólo 16 especies arbóreas. El mayor número de especies introducidas invasoras se encontró en Gran Canaria (79 especies) y Tenerife (78), mientras que el menor número se localizó en Lanzarote (35) y El Hierro (31). Los patrones de distribución de los dos grupos de especies (invasoras vs. naturalizadas) apoyan la idea de que este tipo de especies están ampliamente distribuidas a través del archipiélago, dado que la mayoría de ellas están presentes en tres o cuatro islas ($3,9 \pm 2,0$ para invasoras y $3,4 \pm 2,1$ para naturalizadas).

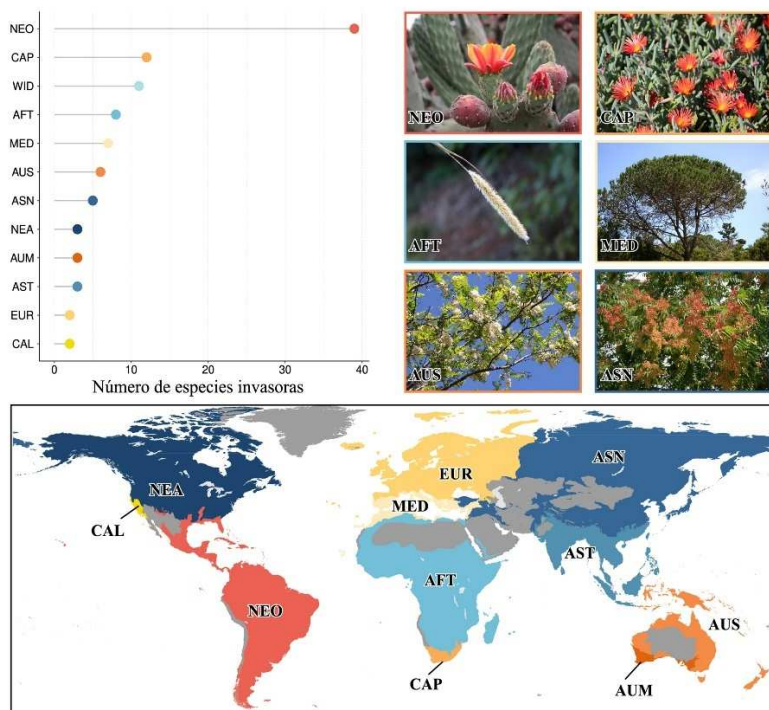


Fig. 2. Origen de las especies invasoras de los ecosistemas canarios. El gráfico de la parte superior izquierda muestra el número de especies invasoras procedentes de cada una de las regiones biogeográficas (mapa). A la derecha, fotos de especies invasoras originarias de las seis primeras regiones biogeográficas según el gráfico: *Opuntia tomentosa* (NEO), *Malephora crocea* (CAP), *Cenchrus purpureus* (AFT), *Pinus pinea* (MED), *Myoporium laetum* (AUS), *Ailanthus altissima* (ASN). NEO: Neotrópico; CAP: Región Capense; WID: especies de amplia distribución; AFT: África Tropical; MED: Cuenca Mediterránea; AUS: Australasia; ASN: Asia Paleártica; NEA: Neártico; AUM: Australia Mediterránea; AST: Asia Tropical; EUR: Europa Paleártica; CAL: California Mediterránea.

En lo que se refiere a los orígenes biogeográficos y de acuerdo a este trabajo, el mayor número de especies introducidas invasoras de Canarias tiene su origen en los Neotrópicos, es decir, en América tropical (39 especies), seguidos por la Región del Cabo en Sudáfrica (12), África tropical (8) y la Cuenca Mediterránea (7), que desempeñan roles complementarios importantes como fuentes para las islas Canarias (Fig. 2). Estas cuatro regiones representaron aproximadamente el 73% de la flora introducida invasora. Cuando se estimó la proporción de cada región biogeográfica que actúa como fuente de especies introducidas invasoras en cada isla, el patrón de sobrerrepresentación de especies de origen neotropical, seguido por Sudáfrica, África tropical y la Cuenca Mediterránea, fue consistente (Fig. 3). Es así evidente que la región Neotropical es la principal fuente de plantas invasoras en las islas Canarias, superando a otras regiones del mundo con un clima general predominantemente de tipo mediterráneo. Estos resultados proporcionan así evidencia de que regiones florísticamente distantes pueden convertirse en importantes fuentes de especies introducidas (Daehler, 2003; Fridley, 2008; Seastedt & Pyšek, 2011). Este descubrimiento apoya la idea de que explicaciones alternativas a la hipótesis de «Analogía de Clima» podrían contribuir al éxito de las invasiones en las islas.

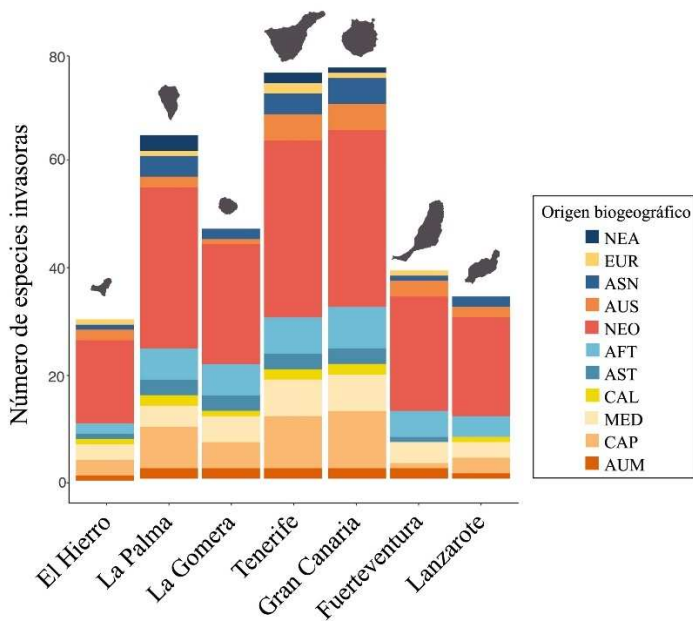


Fig. 3. Origen de las especies invasoras por isla. NEA: Neártico; EUR: Europa Paleártica; ASN: Asia Paleártica; AUS: Australasia; NEO: Neotrópico; AFT: África Tropical; AST: Asia Tropical; CAL: California Mediterránea; MED: Cuenca Mediterránea; CAP: Región Capense; AUM: Australia Mediterránea.

Cuadro I. Proyecto INVASION: Investigando los procesos de invasión de especies vegetales en Tenerife y Gran Canaria.

La introducción de especies por la acción humana es actualmente una de las mayores amenazas para la conservación de la diversidad biológica en islas oceánicas. Cuando las especies introducidas de plantas invaden nuevos territorios, modifican significativamente la estructura de las comunidades nativas y el funcionamiento del ecosistema. A la hora de entender los procesos de colonización e invasión de flora exótica surge una pregunta que no ha sido investigada en profundidad en el archipiélago canario hasta la fecha: **¿Cómo son las especies introducidas respecto a las especies de la comunidad nativa que colonizan y potencialmente invaden?, ¿Son similares o diferentes a las nativas?** A pesar de esta laguna en el conocimiento, determinadas especies introducidas y sus características ventajosas a la hora de colonizar e invadir han sido estudiadas en Canarias. Algunos ejemplos podrían ser la alta resistencia a la sequía y la alta capacidad competitiva y reproductiva del rabo de gato (*Cenchrus setaceus*) y de ciertas especies de tuneras (*Opuntia dillenii*, *O. maxima*). En 2020 nació el proyecto INVASION con el principal objetivo de responder la pregunta enunciada anteriormente y así ahondar en el conocimiento de los procesos de colonización e invasión de especies de plantas introducidas en Canarias. Dicho proyecto fue financiado por la Fundación BBVA y fue coordinado por el grupo iEcoEvoLab del Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (IPNA-CSIC).

A modo de marco conceptual del proyecto INVASION, ya en el siglo XIX Charles Darwin se planteó esta importante pregunta y enunció lo que ahora conocemos como el *Enigma de Naturalización de Darwin*. Este enigma se basa en dos hipótesis opuestas sobre el potencial de las especies introducidas para invadir las comunidades nativas que actúan como recipientes (Fig. 4). Por un lado, la «hipótesis de la naturalización» sostiene que las especies introducidas diferentes a las especies nativas tendrán ventajas a la hora de colonizar e invadir ecosistemas debido a que explotan otros recursos, ocupando nichos vacíos y evitando la competición con las especies que componen la comunidad nativa.

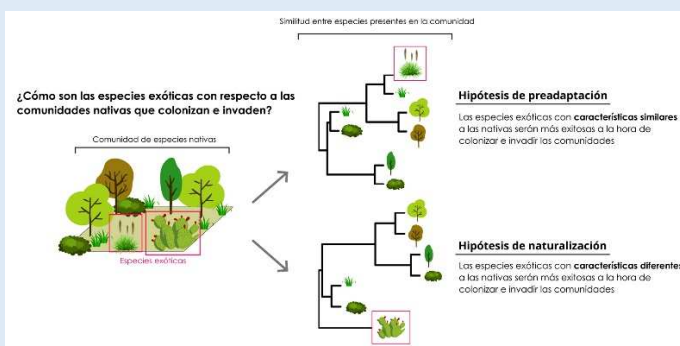


Fig. 4. Representación del Enigma de Naturalización de Darwin detallando las dos hipótesis contrapuestas que lo componen. Una especie introducida que llega a una comunidad nativa puede ser diferente o similar a las especies nativas que componen dicha comunidad. Esas diferencias entre las especies introducidas y las nativas son claves para determinar qué especies introducidas colonizarán e invadirán diferentes ecosistemas. Los brazos del diagrama representan las similitudes entre especies, siendo más similares cuando más corto sea el camino entre la especie introducida y las especies nativas. En esta representación se explican las dos hipótesis de Darwin utilizando dos ejemplos contrastados: *Cenchrus setaceus* y *Opuntia dillenii*.

En contraposición, la «hipótesis de la preadaptación» propone que las especies introducidas similares a las especies nativas tendrán ventajas a la hora de colonizar e invadir ecosistemas al poseer adaptaciones similares a las condiciones ambientales que facilitarán su establecimiento. Las diferencias entre las especies introducidas y las especies nativas se pueden calcular desde dos puntos de vista o dimensiones: funcional y filogenética o de parentesco. En primer lugar, la dimensión funcional se refiere a cuánto de similares o diferentes son las especies en relación a su morfología (ej., tamaño, forma y capacidad de retener agua de las hojas), indicativo de su función ecológica. En segundo lugar, la dimensión filogenética se refiere a las relaciones de parentesco entre las especies introducidas y nativas, cuánto de similares o diferentes son genéticamente.

El proyecto INVASION estudió los procesos de invasión en el marco del Enigma de Naturalización de Darwin en tres de los principales ecosistemas de las islas de Tenerife y Gran Canaria: el monteverde, el pinar y el cardonal. Entre otras acciones, se realizó un intensivo trabajo de campo en el cual se muestreó un total de 240 parcelas de 10x10m distribuidas en los tres ecosistemas y en las dos islas (40 parcelas por ecosistema e isla, Fig. 5). Estas parcelas fueron situadas en lugares con la presencia de flora introducida e invasora.

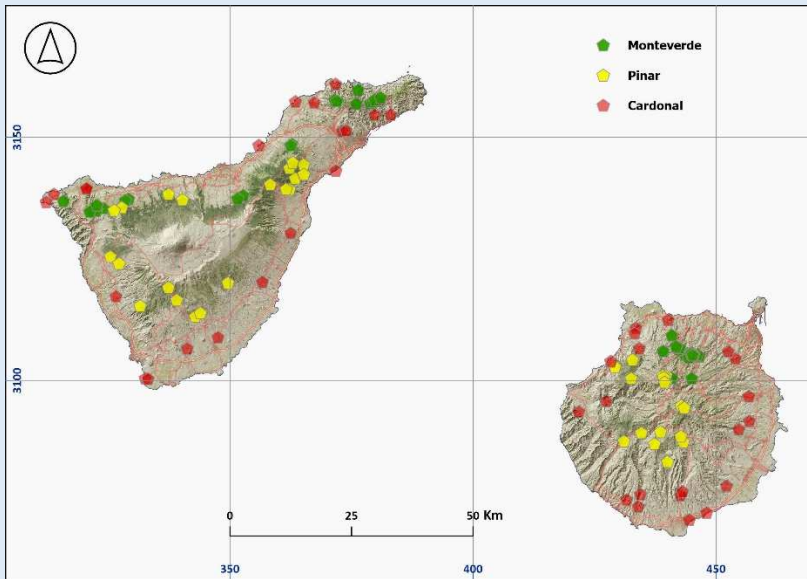


Fig. 5. Distribución de las parcelas muestreadas durante el proyecto INVASION en las islas de Tenerife y Gran Canaria. Cada punto representa la localización de dos parcelas de 10x10m (n=240). Los colores representan los tres ecosistemas considerados.

Dentro de cada parcela se realizó un exhaustivo inventario florístico y se tomaron medidas morfológicas de todas las especies presentes, tanto introducidas como nativas, para posteriormente cuantificar las diferencias/similitudes entre las especies introducidas y las nativas con las que conviven en dichas parcelas. En concreto, se tomaron medidas de cinco individuos por especie presente en cada parcela: tamaño del individuo, área foliar, peso fresco y seco de la hoja. A partir

de estas medidas, se caracterizó funcionalmente cada especie. Las distancias filogenéticas, en otras palabras, grado de parentesco, entre las especies introducidas y nativas, se obtuvieron a partir de diferente análisis macroevolutivos.

Los primeros resultados obtenidos para el monteverde de ambas islas muestran un fuerte apoyo a la hipótesis de naturalización de Darwin. Es decir, las especies introducidas que invaden este ecosistema son diferentes funcional/morfológicamente a las especies nativas que componen la comunidad, lo que indicaría que estas especies tuvieron una clara ventaja a la hora de colonizar e invadir el monteverde de Tenerife y Gran Canaria. La diferenciación funcional que se encontró fue muy fuerte entre las especies introducidas y nativas, sin embargo, la diferenciación filogenética o de parentesco no parece haber tenido tanta importancia a la hora de determinar el proceso de invasión. Además, los resultados indicaron que ciertos factores ecológicos también influyen en la colonización e invasión de las especies introducidas, estos son: la temperatura media anual, la cobertura herbácea de las parcelas, relacionada con el nivel de perturbación, y el tamaño de los árboles que componen el monteverde, relacionado con la madurez del bosque. Esto nos permitirá determinar si los patrones encontrados en el monteverde se repiten en otras comunidades vegetales, de cardonal y pinar (Fig. 6), o si, por el contrario, son contextos independientes y por lo tanto diferentes en cada ecosistema.



Fig. 6. Fotografías que ilustran el trabajo de campo en los tres ecosistemas estudiados en el proyecto INVASION.

Basándonos en un enfoque centrado así en la composición florística, demostramos que las introducciones de plantas vasculares desde regiones tropicales en América a las islas Canarias superaron a las acontecidas desde otras regiones del mundo, incluso cuando estas despliegan un bioclima mediterráneo similar. De hecho, los géneros exóticos más diversos fueron, entre otros, *Agave*, *Opuntia* y *Cylindropuntia*, todos de origen neotropical. Nuestros resultados, por lo tanto, contradicen el «Dogma Imperialista» (*sensu* Di Castri *et al.*, 1990) y los hallazgos previos que apoyan que las introducciones de plantas son predominantemente desde Europa hacia otras regiones (van Kleunen *et al.*, 2015; Seebens *et al.*, 2017; Monnet *et al.*, 2020), incluyendo el papel destacado de la Península Ibérica hacia otras regiones de tipo mediterráneo o viceversa (Di Castri *et al.*, 1990; Fox, 1990; Casado *et al.*, 2018; Cao Pinna *et al.*, 2021). Como resultado, estos patrones

proporcionan una nueva evidencia sobre la importancia de los factores socioeconómicos históricos a la hora de determinar los mecanismos subyacentes de invasión de plantas en islas (Seebens *et al.*, 2015; Chapman *et al.*, 2017).

Sin embargo, es importante recordar que el archipiélago canario es un territorio ambientalmente complejo, que exhibe importantes variaciones climáticas en longitud y altitud (del Arco-Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018). Por ejemplo, el nivel de precipitación varía desde hiperárido hasta húmedo, dependiendo de la isla, con las zonas costeras exhibiendo niveles más bajos de precipitación (es decir, 50–500 mm) en comparación con las laderas del norte (800–1300 mm; del Arco-Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018). Por lo tanto, estos resultados respaldan el papel de una región biogeográfica no mediterránea como una fuente principal de especies invasoras para el archipiélago, más que proporcionar evidencia para la aceptación o el rechazo de la hipótesis de la similitud climática.

Tres posibles limitaciones del presente estudio pueden explicar esta falta de resolución. La primera limitación estaría relacionada con el hecho de que los Neotrópicos albergan más del doble de especies de plantas que, por ejemplo, la Región del Cabo y África tropical juntas, o Asia tropical por sí sola (Raven *et al.*, 2020). Aunque nuestro estudio no tiene en cuenta estas diferencias en la riqueza de especies en todas las posibles regiones que actúan como fuentes de plantas invasoras, evidencia reciente apoya el papel crucial de las redes de transporte y comercio, así como la perturbación humana, en la explicación de los patrones globales de especies introducidas emergentes (Seebens *et al.*, 2018). En segundo lugar, utilizamos una clasificación biogeográfica de escala espacial amplia para explorar las relaciones fuente-sumidero de una flora invasora introducida en un archipiélago oceánico. Esto por supuesto conlleva ciertas limitaciones en lo que se refiere a las posibles relaciones con el clima. Además, los principales centros de transporte se encuentran en las zonas bajas, secas y cálidas del este y sureste de cada una de las islas Canarias, lo que podría haber aumentado el riesgo de introducción de especies con estos requisitos ecológicos. En conclusión, nuestro enfoque deja abierta la cuestión de hasta qué punto existe una coincidencia climática entre los principales grupos de especies fuente y el archipiélago canario, aunque emerge un patrón predominante en el elemento introducido invasor, con la mayoría de las especies que encontramos hoy en día en Canarias siendo de origen americano tropical.

Sin señales de saturación en la acumulación de especies invasoras

Dentro del marco de estudio de Morente-López *et al.* (2023) se investigó la tasa temporal de naturalización de las especies invasoras (Fig. 7). En otras

palabras, se recopiló información sobre la primera cita de cada especie en un ambiente natural. Basado en estos resultados, se identificó así un patrón temporal general inesperado de acumulación de especies de plantas introducidas invasoras en el medio natural canario. Este patrón mostró incrementos lentos pero constantes hasta aproximadamente la década de 1950, seguidos de aumentos más pronunciados posteriormente (Fig. 7). Dicha pauta de acumulación se observó en todos los grupos biogeográficos, con excepción de las especies de origen californiano debido a su reciente registro de naturalizaciones. Así, de nuestros datos emerge una conclusión sólida: la interacción entre el tiempo de naturalización y el origen biogeográfico en el número de especies introducidas invasoras que podemos encontrar en una isla determinada parece seguir un patrón común en Canarias. También consideramos el tiempo desde la introducción (es decir,

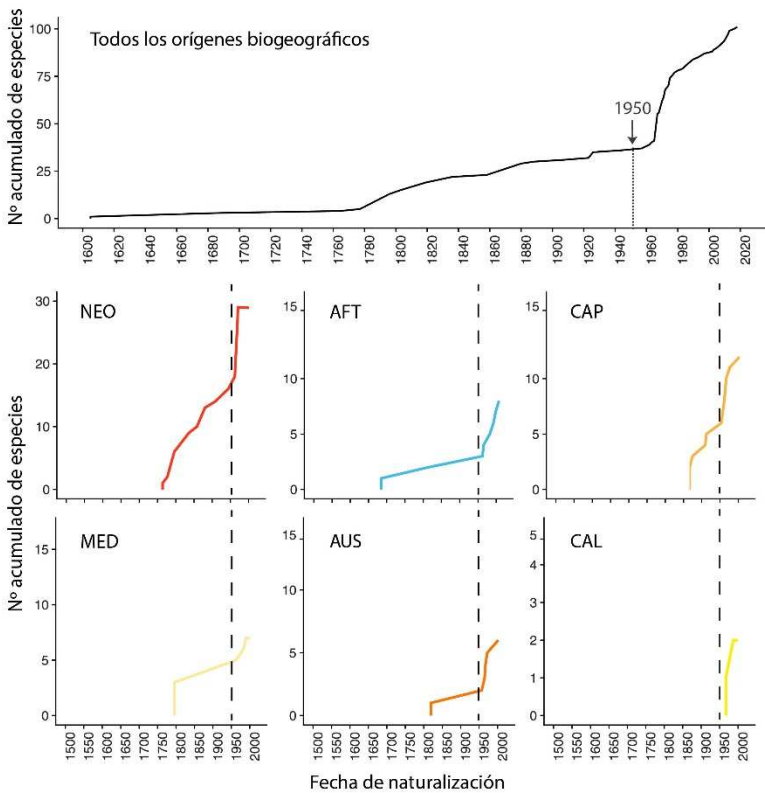


Fig. 7. Curvas de acumulación de especies invasoras según su fecha de naturalización en Canarias. En el gráfico de la parte alta de la figura se muestra la curva de acumulación para todas las especies invasoras, sin considerar su origen biogeográfico. Las curvas de acumulación de las regiones con mayor número de registros con fecha conocida de naturalización se muestran bajo la gráfica general. NEO: Neotrópico; AFT: África Tropical; CAP: Región Capense; MED: Cuenca Mediterránea; AUS: Australasia; CAL: California Mediterránea.

el primer registro ya sea en el medio natural o no), con el objetivo de estudiar el papel del tiempo de residencia en la determinación del éxito de la invasión. Sin embargo, la información disponible sobre el tiempo desde la introducción fue escasa ($n = 51$), lo que impidió alcanzar conclusiones sólidas en este sentido. Para los casos donde sí obtuvimos dicha información, la diferencia promedio entre el tiempo de introducción y el tiempo de naturalización fue de alrededor de 100 años ($92,1 \pm 60,3$ años).

Con respecto al ritmo de la invasión, se ha propuesto que las introducciones alcanzaron su punto máximo durante los últimos 200 años debido a (i) las grandes olas migratorias de colonos europeos en los siglos XVIII y XIX y (ii) la aceleración del comercio global en el siglo XX, con europeos trayendo la mayoría de las especies que necesitaban de sus lugares de origen (Hulme, 2009; Seebens *et al.*, 2015, 2017). En consecuencia, nuestro estudio demuestra que la mayoría de los grupos biogeográficos considerados, incluido el Mediterráneo, no mostraron ninguna señal de saturación; más bien, sus tasas de naturalización aumentaron durante la década de 1950 o posteriormente. Además, la magnitud del aumento en el número de especies invasoras varía considerablemente entre las regiones biogeográficas.

Basándonos en nuestros resultados, proponemos que la incidencia de naturalizaciones de plantas mediterráneas (y europeas) en el archipiélago canario durante la diáspora histórica de los europeos fue escasa. Desde los primeros viajes coloniales europeos hasta la actualidad, las rutas comerciales desde Europa se establecieron de forma bidireccional, usando las islas Canarias como lanzadera hacia América Central y del Sur, y con África tropical (Parsons, 1983; Aldrich & Connell, 1998; Bosa, 2004; Armenteros Martínez, 2018; Santana-Pérez, 2018). Esta dinámica histórica ofrece dos posibles explicaciones no necesariamente excluyentes.

La primera explicación involucra a los grupos migratorios canarios y europeos que regresaron a las islas Canarias durante distintas olas migratorias desde regiones como México, Cuba, Venezuela y Uruguay (Parsons, 1983), particularmente durante períodos de florecimiento sociopolítico en el archipiélago. Desde dónde y cuántos de estos emigrantes retornaron son preguntas aún abiertas (Parsons, 1985). Además, el archipiélago canario ha jugado un papel histórico como un centro neurálgico para las rutas comerciales entre Europa y América, con una conectividad comercial en aumento con el tiempo (Parsons, 1983; Aldrich & Connell, 1998; Bosa, 2004). Estas circunstancias de migración y comercio han producido olas de migración concentrada que probablemente han tenido un impacto en las altas tasas de invasión por especies de plantas introducidas de América Central y del Sur, principalmente con fines agrícolas y hortícolas (González, 2008; Verloove *et al.*, 2019). Todos estos cambios históricos en las redes de migración humana y comercio hacia y desde el archipiélago canario

ejemplifican la necesidad de revisar la hipótesis original del «*Dogma Imperialista*» (Di Castri, 1989; Di Castri *et al.*, 1990; Crosby, 2004), para acomodar los patrones emergentes y los desafíos derivados de las crecientes tasas de cambio global asociadas con el aumento del comercio y transporte humanos.

Pero existe una segunda explicación que no podemos dejar de mencionar. Es posible que, sin más evidencia, se hayan considerado incorrectamente como nativas algunas especies introducidas adicionales de origen en la Cuenca Mediterránea, debido a la aparente limitada distancia geográfica y ambiental entre estas regiones continentales e insulares. Esto podría reducir significativamente el número de especies categorizadas como «invasoras» o «naturalizadas» y sobreestimar el número de especies incorrectamente consideradas como «*probablemente nativas*» incluidas en la lista regional de especies de BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024). Esta posible fuente de incertidumbre demanda aproximaciones genéticas para identificar y confirmar el estatus de especies de plantas criptogénicas (i.e., de origen biogeográfico incierto; Briski *et al.*, 2016; Brandes *et al.*, 2019), especialmente si muestran capacidades eficientes de dispersión (Patiño & Vanderpoorten, 2015).

Ensayo: Las introducciones e invasiones en el siglo XXI

Todo el trabajo realizado en el proyecto INVASION nos ha permitido conocer cuáles son las características, no solo de las plantas que protagonizan el proceso, sino del proceso mismo. Como ya se puso de manifiesto, las introducciones y los mecanismos que propiciaron las invasiones biológicas en plantas de Canarias han sufrido cambios importantes a lo largo de la historia, dependiendo de los aspectos socioeconómicos de cada época. En esta sección, nos centraremos en las últimas introducciones o al menos, en las últimas naturalizaciones en las Canarias. Con este análisis pretendemos saber cuáles son las características de las plantas que se han incorporado a los listados de especies silvestres de Canarias en los últimos años y prever cuáles son los aspectos que podemos controlar para disminuir en lo posible este problema de las invasiones biológicas, en lo que al mundo vegetal se refiere.

Para ello utilizamos el Listado de Especies Silvestres de Canarias, publicado en 2001 (Izquierdo *et al.*, 2001), el cual representa el origen del actual Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias (BIOTA). En esta obra, se trató de reunir y filtrar toda la información disponible hasta la fecha de su publicación, basada en los catálogos de Hansen & Sunding (1985, 1993), así como en numerosos estudios, publicados o no, sobre la flora y fauna terrestre de las islas Canarias. Este análisis nos permite, al comparar los datos actuales

(Gobierno de Canarias, 2024) con los de entonces, extraídos de la base de datos BIOTA, recopilar un listado de las especies y subespecies que se consideran introducidas en Canarias y que se han añadido a dicha base en los últimos 24 años.

La comparación revela que hay 265 especies que se consideran introducidas y que no aparecían en la base de datos en 2001. Este número representa casi el 30% de las plantas introducidas que actualmente figuran en la base de datos (ver Fig. 8). Dicho de otra manera, en 2001, el listado incluía 662 plantas vasculares (plantas con flores y helechos), mientras que en la actualidad esa cifra ha aumentado a 927, es decir, ha crecido en 265 especies o subespecies.

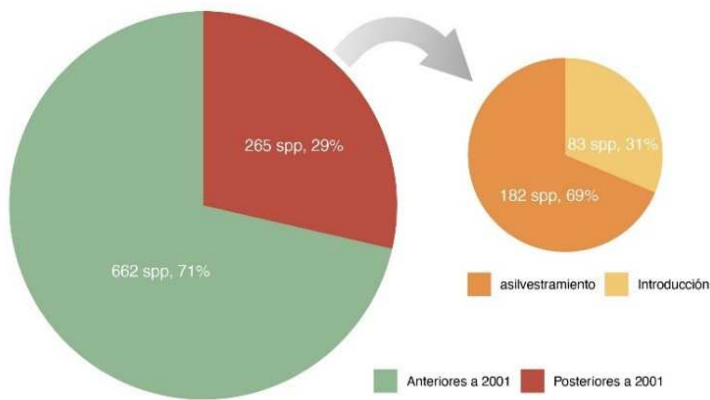


Fig. 8. Introducciones anteriores y posteriores a 2001 de acuerdo a la comparación del Listado de Especies Silvestres de Canarias, publicado en 2001, y el actual Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias (BIOTA) (Gobierno de Canarias, 2024). De las introducciones recientes, se distinguen si son el resultado de asilvestramiento de especies ya presentes en Canarias o nuevas introducciones.

Para entender mejor el significado de estas cifras, es importante destacar que, en 2001, el número total de plantas vasculares registradas en Canarias era de 1.995 (Izquierdo *et al.*, 2001). En 2024, esa cifra ha crecido hasta 2.320, lo que representa un aumento de 325 plantas. De esas 325 nuevas adiciones, 265 corresponden a especies introducidas, lo que significa que las introducciones representan el 82% de las nuevas incorporaciones al catálogo (Fig. 8). En otras palabras, gran parte del aumento en nuestra biodiversidad se debe a la llegada de especies de fuera. Si esta tendencia continúa, en 50 años, más de la mitad de nuestra flora estará formada por plantas introducidas.

Es importante aclarar que no todas las 265 especies que se han añadido a la base de datos en los últimos 24 años llegaron recientemente a las islas.

Algunas de las plantas que se han incorporado al listado actual llevan en Canarias mucho más tiempo. En total, hay 83 especies o subespecies que han estado presentes en las islas desde hace años, pero que ahora se están registrando como especies que se han asilvestrado, es decir, que han comenzado a crecer de manera espontánea fuera de jardines y huertos (Fig. 8). Entre estas plantas están el turbitto (*Schinus terebinthifolia*), varias especies de eucaliptos (géneros *Corymba* y *Eucalyptus*), varios tipos de cactus, piteras (del género *Agave*), tuneras (del género *Opuntia*), la palmera de abanico (*Washingtonia robusta*), el clavel de aire (*Tillandsia bergeri*), la chiflera (*Schefflera actinophylla*), el guayabo (*Psidium guajava*), el ombú (*Phytolacca dioica*), entre otras.

Estas plantas han estado en nuestros jardines y huertos durante muchos años. Sin embargo, ahora que hay más adultos de estas especies en las islas y que la «presión del propágulo» (es decir, la cantidad de semillas o esporas que se dispersan en el ambiente) (Lockwood *et al.*, 2005; Ward & Masters, 2007) es suficiente, están encontrando hábitats adecuados, en muchos casos con un grado de perturbación humana importante, para crecer de manera natural y asilvestrarse. Este grupo de plantas asilvestradas representa más del 30% de las nuevas incorporaciones a la base de datos de biodiversidad de Canarias, como se muestra en la figura 8. Estos números nos hablan de que las invasiones de hoy pueden derivar de las introducciones de ayer, y éstas, de los cultivos de anteaer. El problema que representarán las invasiones del futuro debemos evitarlo ahora.

Características de las nuevas introducciones

Y, ¿cómo son estas plantas que se han introducido o asilvestrado durante este último cuarto de siglo? El análisis de estas 267 plantas nos lo dice bien a las claras. En la figura 9A se presentan las principales características de este grupo de especies o subespecies. El grupo principal lo representan las 160 plantas que son ornamentales, casi el 60% del total. Otros tipos importantes son las plantas crasas, carnosas, y las plantas originarias de zonas desérticas, ambos con cerca del 20% del total, las plantas de porte graminoides (gramíneas y ciperáceas), con un poco menos del 15%, y otros grupos menores como las especies que viven o forman céspedes (*Zoysia matrella*, *Agrostis stolonifera*, *Bellis perennis*, *Youngia japonica*, etc.), y las que se introducen por su uso alimenticio o medicinal (*Brassica napus*, *Setaria italica*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Momordica charanthia*, etc.), muchas de ellas relacionadas con las nuevas tendencias en fitoterapia y los «superalimentos».

Hay que resaltar que gran parte de las nuevas aportaciones al catálogo insular de plantas introducidas suman varias de estas características: las cactáceas (géneros *Opuntia*, *Cylindropuntia*, *Austrocylindropuntia*, etc.) son en su mayoría crasas, ornamentales, y de zonas desérticas, igual ocurre con

las piteras (géneros *Agave* y *Fourcraea*), y aloes (género *Aloe*). Son 37 especies que conjugan los tres aspectos (14% del total de nuevas incorporaciones).

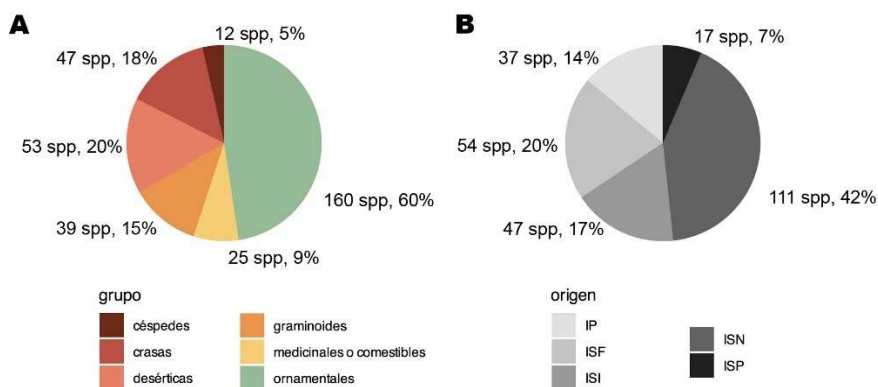


Fig. 9. Distribución de las invasiones e introducciones desde 2001 según BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024), distinguiendo los casos de acuerdo a las características funcionales o ambientales de cada especie o subespecie (A) y a la categoría de plantas introducidas que en la actualidad, septiembre del 2024, usa dicha base de datos de biodiversidad (B). Introducido Seguro No invasor (ISN); Introducido Seguro Invasor (ISI); Introducido Seguro Potencialmente invasor (ISP); Introducido Seguro con Falta de datos (ISF); Introducido Probable (IP).

Pero estos datos merecen un análisis más detallado por la enorme complejidad que integran. En la base de datos de la biodiversidad canaria de la que hemos obtenido la información, se presentan varios tipos de plantas introducidas:

- **Introducido Seguro No invasor (ISN):** Incluye aquellos taxones cuya introducción (accidental o deliberada) está registrada en la bibliografía y otros considerados cosmopolitas y de amplia distribución fuera del ámbito de Canarias. Se incluyen también los taxones introducidos de los que se ignora su carácter invasivo.
- **Introducido Seguro Invasor (ISI):** Incluye aquellos taxones que se introducen o establecen en un hábitat natural o seminatural y que suponen un agente de cambio y amenaza para la diversidad biológica nativa, ya sea por su comportamiento invasor o por el riesgo de contaminación genética.
- **Introducido Seguro Potencialmente invasor (ISP):** Incluye aquellos taxones que se introducen o establecen en un hábitat natural o seminatural y que podrían convertirse en invasores en Canarias, en especial aquellos que han demostrado ese carácter en otros países o regiones de características ecológicas semejantes a las de Canarias.

- **Introducido Seguro con Falta de datos (ISF):** Incluye aquellos taxones que se introducen o establecen en un hábitat natural o seminatural, de los que, por el momento, no se dispone de información suficiente para considerarlos invasores o potencialmente invasores, pero existen indicios de que podrían formar parte de alguna de esas categorías.
- **Introducido Probable (IP):** Incluye aquellos taxones en los que existen indicios que señalan la dificultad de que su presencia en Canarias se deba a procesos naturales no asociados al hombre. Son taxones no reconocidos como introducidos en las fuentes bibliográficas, pero con una asociación clara con ambientes antrópicos. Incluye también aquellos taxones que se intuye son introducidos en Canarias por ser invasores en otros lugares fuera del archipiélago, por su amplia distribución en las islas y fuera de ellas, o por tener formas de dispersión natural vinculadas al hombre.

En resumen, existe un grupo de plantas introducidas con toda seguridad (ISN, ISI, ISP y ISF), y las IP de las que se duda sobre su carácter de introducidas. Entre las cuatro primeras las diferencias radican en su facultad de invasoras, contrastado en las ISI, no existente en las ISN, potencial en las ISP y sin datos para confirmarlo en las ISF. Si realizamos el mismo análisis sobre las características de cada planta separándolas por esta clasificación obtenemos una visión más ajustada de la realidad sobre este grupo de especies y subespecies introducidas.

La distribución de las 265 introducciones según los diferentes tipos corológicos en el banco de datos BIOTA actual (Gobierno de Canarias, 2024) con respecto a la de 2001 se muestra en la figura 9B. La mayor parte corresponde con las introducciones seguras no invasoras, pero si sumamos las 46 invasoras seguras con las potencialmente invasoras, se alcanzan 63 novedades, presentándose una imagen poco halagüeña: cada año se introducen 11 plantas a las Canarias, de las que 2 son invasoras, y otra puede llegar a serlo. El número de las que no tenemos suficiente información para considerarlas invasoras o no (ISP) suma 54 casos, y algunos de estos acabarán por caer del lado de las invasoras (Fig. 9B).

Cuadro II. ¿Plantas suculentas o plantas crasas?: Atractivas invasoras todoterreno.

Las **plantas suculentas** son aquellas que poseen órganos carnosos con capacidad de almacenar cantidades significativas de agua extraíble de las células vivas (Griffiths & Males, 2017; Grace, 2019). Estos órganos, pueden ser las hojas, como ocurre en los bejeques (*Aeonium* spp.); pero también raíces y tallos, como ocurre en muchos cactus (Cactaceae) o en el cardón (*Euphorbia canariensis*), donde incluso sus hojas han perdido su funcionalidad fotosintética, pasando a desarrollarlos estos tallos engrosados (Griffiths & Males, 2017).

Esta característica, no ha surgido una sola vez en la evolución de las plantas sino que ha aparecido de forma independiente en al menos 32 órdenes, en múltiples familias (Nyffeler & Eggli, 2010), lo que lo convierte en un ejemplo claro de evolución convergente, denominado síndrome suculento (Griffiths & Males, 2017). Entre las familias donde este fenómeno evolutivo ha ocurrido, destacan la de los cactus, Cactaceae; la familia de las tabaibas y cardones, Euphorbiaceae; la de las piteras, Asparagaceae; la de los aloes, Xanthorrhoeaceae; la de la uña de gato, Aizoaceae; y, por supuesto, la de los bejeques y crásulas, Crassulaceae. El nombre de esta última familia proviene del latín *crassus*, que significa «espeso» o «grueso», de donde también surge la palabra «crasa», un sinónimo utilizado para referirse a las plantas suculentas.

La evolución de esta característica está asociada a la adaptación en ambientes con baja disponibilidad de agua, como pueden ser territorios áridos como los desiertos, pero también zonas costeras, donde a pesar de vivir junto a grandes masas de agua, la sal impide su fácil absorción, fenómeno que puede observarse en Canarias en plantas tan dispares como las magarzas (*Argyranthemum* spp., familia Asteraceae), el perejil de mar (*Crithmum maritimum*, Apiaceae) o el rábano marino (*Cakile maritima*, Brassicaceae).

La suculencia, es una característica que aporta gran resistencia a condiciones adversas, lo que junto a sus formas atractivas, los han convertido en especies de uso popular en la xerojardinería (Salas-Pascual, 2021; Morente-López *et al.*, 2023) propiciada como una forma de mantener jardines con alto valor ornamental pero con reducido gasto de agua. Sin embargo, la comercialización extendida de estas especies ha supuesto una importante vía de entrada al medio (Salas-Pascual, 2021), constituyendo hoy en Canarias el 37% de las especies catalogadas como introducidas invasoras según el Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias (Gobierno de Canarias, 2024). Entre ellas destacan los cactus (Fig. 10) que, junto a las gramíneas, serían las familias con mayor número de especies invasoras en el archipiélago (Morente-López *et al.*, 2023).

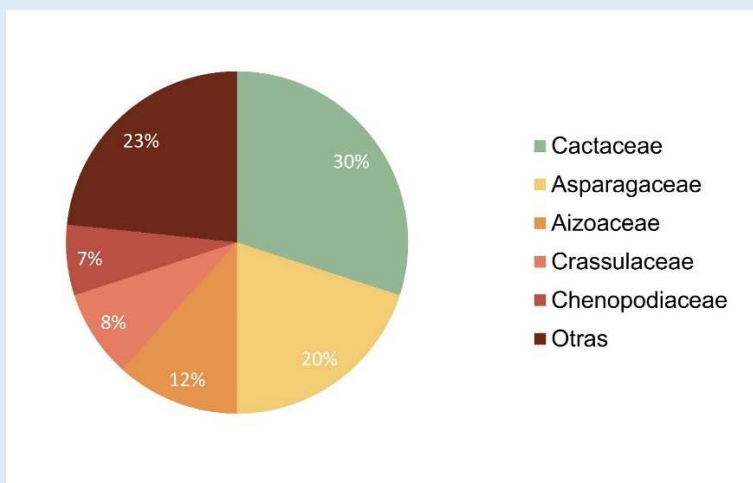


Fig. 10. Composición por familias de las especies y subespecies suculentas o parcialmente suculentas invasoras en Canarias de acuerdo a BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024).

No obstante, esta capacidad para invadir el medio natural no se debe exclusivamente a la suculencia, sino que estas plantas suelen reunir características que les permiten no solo sobrevivir sino prosperar sin la mano humana. Entre estas adaptaciones se encuentra su metabolismo fotosintético, típicamente asociado al Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM) (Fig. 11). A diferencia de las plantas C3, que captan CO_2 y realizan la fotosíntesis durante el día, las plantas CAM han desarrollado la capacidad de almacenar CO_2 por la noche, cuando la pérdida de agua es mínima. Este CO_2 almacenado es utilizado en la fotosíntesis durante el día, manteniendo los estomas cerrados para reducir la transpiración (Griffiths & Males, 2017; Winter & Smith, 2022). Estos rasgos de vida las convierte en unas plantas extraordinariamente eficientes tanto en el uso como en el almacenamiento del agua.

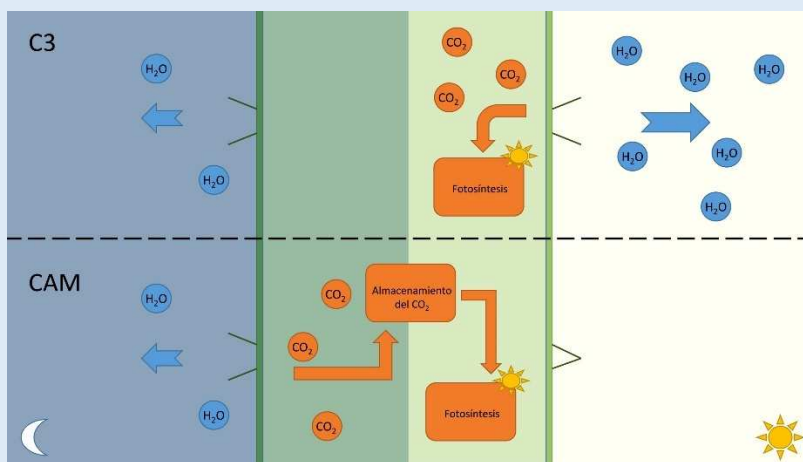


Fig. 11. Comparación del metabolismo fotosintético de las plantas C3 (arriba) y CAM (abajo) con las entradas y salidas de H_2O y CO_2 durante la noche (izquierda) y el día (derecha) junto con el cierre y apertura de estomas.

Las plantas crasas, no sólo tienen adaptaciones para la supervivencia, sino múltiples mecanismos de propagación. Entre ellos, la reproducción vegetativa está muy extendida, permitiendo el reclutamiento de muchas plantas en un corto periodo y a partir de un único individuo, ya sea por fragmentación (Fig. 12), como ocurre en las tuneras (*Opuntia* spp.); por estolones, como en la uña de gato (*Carpobrotus edulis*); por proliferación de rizomas, bulbos y tubérculos, como ocurre en la enredadera tuberosa (*Anredera cordifolia*); por bulbillos (Fig. 12), es decir, pequeños brotes que aparecen en hojas y tallos que al desprenderse forman individuos clonales, como ocurre en *Kalanchoe* spp.; o por renuevos laterales como en las piteras (*Agave* spp.). Múltiples de estos mecanismos pueden, y suelen coincidir en la misma especie, permitiendo además una efectiva propagación accidental, ya que con un trozo de hoja, tallo, o un bulbillo ya sea pegado a algún tejido, maquinaria o entre restos de suelo o podas puede dar lugar un nuevo individuo, que en esencia se comportará como un clon (Salas-Pascual, 2021).

Aunque en algunas especies, como los falsos agaves (*Furcraea* spp.), su reproducción en Canarias es limitada, en otras es extremadamente efectiva, llegando incluso a alterar las redes nativas de polinización y dispersión, como

ocurre con las tuneras (Padrón *et al.*, 2011). Por otro lado, algunas especies disocian la dispersión de sus semillas de los vectores bióticos, adoptando una dispersión anemócora, es decir, mediante el viento. Este es el caso del mato azul (*Maireana brevifolia*), cuyos frutos desarrollan alas para facilitar su transporte. En conclusión, las plantas suculentas conforman un grupo heterogéneo de especies que, al haber evolucionado en ambientes con recursos hídricos limitados, han desarrollado diversos mecanismos para su supervivencia y expansión. Estos rasgos, de manera secundaria, les han permitido prosperar en los hábitats donde han sido introducidas, especialmente en Canarias. Por ello, es crucial evaluar cuidadosamente la introducción y comercialización de estas plantas en el archipiélago.



Fig. 12. Ejemplos de reproducción vegetativa por fragmentación en graptopétalo (*Graptopetalum paraguayense*) (derecha) y por bulbillos foliares en el espinazo del diablo (*Kalanchoe x houghtonii*)

Como se puede observar en la tabla 1, hay grandes diferencias entre los distintos grupos de plantas introducidas. Las plantas catalogadas como ISN siguen un patrón común en todo el grupo de introducidas: en su mayoría son ornamentales, pero la proporción de plantas crasas (suculentas), graminoides o adaptadas a zonas desérticas es menor. Las ISI, que son las más preocupantes, así como las potencialmente invasoras y aquellas de las que se sabe poco, son bastante diferentes.

En estos grupos, las plantas ornamentales representan entre el 70% y el 94%, y las crasas y plantas de zonas desérticas llegan al 42% en las invasoras (Tabla 1). En el grupo de las plantas potencialmente invasoras, destacan las crasas (58%), ornamentales (94%) y las adaptadas a climas desérticos (70%). Por último, en el grupo de las plantas con dudas sobre su carácter de introducidas (IP), el perfil cambia completamente: el 56% de estas plantas son graminoides, y la proporción de ornamentales es mucho menor, con solo un 19% (Tabla 1). Si estudiamos sus biotipos, el resultado se muestra en la tabla 2. La mayor parte de las especies y subespecies son plantas leñosas, 54,31% entre árboles y arbustos, y los terófitos, plantas herbáceas anuales, acumulan el 22% del total. El resto se reparten entre geófitos (7,49%), pastos vivaces (14%) y helechos (1,5%).

Tabla 1. Análisis de una selección de características funcionales para cada especie o subespecie, separadas por tipo corológico de especies introducidas de acuerdo a la clasificación de BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024). Introducido Seguro No invasor (ISN); Introducido Seguro Invasor (ISI); Introducido Seguro Potencialmente invasor (ISP); Introducido Seguro con Falta de datos (ISF); Introducido Probable (IP). Número de especies (N°); Porcentaje de especies (%).

| | Crasas | Ornamentales | Graminoides | Desérticas | Medicinales comestibles | Céspedes |
|--|--------|--------------|-------------|------------|-------------------------|----------|
| Introducido Seguro No invasor (ISN, n = 111) | | | | | | |
| N° | 8 | 63 | 7 | 8 | 16 | 5 |
| % | 7,21 | 56,75 | 6,31 | 7,21 | 14,41 | 4,51 |
| Introducido Seguro Invasor (ISI, n = 47) | | | | | | |
| N° | 20 | 33 | 6 | 20 | 1 | 1 |
| % | 43,48 | 71,74 | 13,04 | 43,48 | 2,17 | 2,17 |
| Introducido Seguro Potencialmente invasor (ISP, n = 17) | | | | | | |
| N° | 10 | 16 | 0 | 12 | 0 | 0 |
| % | 58,82 | 94,12 | 0 | 70,59 | 0 | 0 |
| Introducido Seguro con Falta de datos (ISF, n =54) | | | | | | |
| N° | 9 | 41 | 5 | 10 | 5 | 3 |
| % | 16,67 | 75,93 | 9,26 | 18,52 | 9,26 | 5,56 |
| Introducido Probable (IP, n =37) | | | | | | |
| N° | 0 | 7 | 21 | 3 | 3 | 3 |
| % | 0 | 18,92 | 56,76 | 8,11 | 8,11 | 8,11 |

Entre las introducidas invasoras la proporción de plantas leñosas es todavía mayor, siendo del 65% entre las ISI, 88% entre las plantas ISP, y 69% en las ISF (Tabla 2). Por el contrario, las plantas introducidas no invasoras incluyen un 52% de leñosas, 25% árboles, y un 30% de terófitos, y las introducidas dudosas comprenden un 8% de leñosas y un 56 % de pastos perennes o terófitos graminoides. Como se aprecia hay una diferencia clara entre las introducidas invasoras y las introducidas dudosas o no invasoras. Mientras las primeras son plantas muy mayoritariamente ornamentales, crasas, xerófilas y arbustivas, las segundas son mayoritariamente árboles, terófitos y plantas cespitosas, siendo las no invasoras (ISN) ornamentales, y las dudosas (IP) graminoides (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de una selección de características relacionadas con el biotipo de cada especie o subespecie. Número de especies (N°); Porcentaje de especies (%).

| | Árboles | Arbustos | Terófitos | Geófitos | Helechos | Graminoides |
|----|---------|----------|-----------|----------|----------|-------------|
| N° | 45 | 100 | 57 | 20 | 4 | 39 |
| % | 16,98 | 37,74 | 21,51 | 7,55 | 1,51 | 14,72 |

¿Ha cambiado el origen de las plantas introducidas en las últimas décadas?

El origen biogeográfico de las plantas que han sido introducidas o se han asilvestrado en Canarias en los últimos años es también una cuestión interesante, que se liga con lo comentado anteriormente en este trabajo. Es importante explicar que el origen biogeográfico de cada especie no implica que éste deba coincidir con el lugar desde donde se trajo cada planta a Canarias. Por ejemplo, la bella margarita del Cabo tiene su origen, como indica su nombre común más empleado, en la provincia sudafricana de El Cabo, pero seguramente las primeras plantas que se trajeron a Canarias, hace ya muchos años, no procedían de su lugar de origen, sino de viveros de la Península Ibérica o del centro de Europa. Y ahora, a principios del siglo XXI, se ha detectado como asilvestrada en La Palma, Tenerife y Fuerteventura, y no tardará en serlo en el resto del archipiélago. Pero este viaje, que en esta planta está más o menos claro, no se conoce en muchas otras especies de la lista. Como ya se ha comentado anteriormente, el origen biogeográfico de una especie nos habla de las condiciones ambientales a las que está adaptada dicha planta, pero también de las relaciones históricas y socioeconómicas de los territorios fuente y sumidero. En este sentido, ya se ha comentado que no sería posible comprender la enorme proporción de plantas tropicales americanas en Canarias si no conociéramos la enorme relación histórica que existe entre las islas de Canarias y el Nuevo Continente.

Como se observa en la figura 13, excepto en las plantas de dudosa introducción (IP), en el resto, es el origen neotropical el mayoritario. Su proporción va del 33% en las no invasoras, hasta el 76% de las potencialmente invasoras. Pero esto no es novedad. Lo curioso es que el segundo aporte en importancia es el de las especies originarias de Australasia. Su porcentaje de presencia es el 18% en la flora introducida general, y alcanza el 23% en las plantas introducidas no invasoras y el 20% en las ISF, es decir, en las especies de las que faltan datos para clasificarlas como invasoras o no, que suelen ser las que llevan menos tiempo asilvestradas. En comparación con el trabajo ya comentado por Morente-López *et al.* (2023), los cuales centraron sus análisis exclusivamente en las especies introducidas consideradas invasoras por estos autores, se obtienen unos datos que exponemos en la tabla 3. Esta información, comparada con la que presentamos en este trabajo únicamente para las especies introducidas invasoras seguras (ISI) en los últimos 24 años, nos aporta una información valiosa sobre cambios importantes en los orígenes biogeográficos de dichas especies con capacidad para impactar y transformar los ecosistemas canarios.

Como se aprecia en dicha tabla 3, el aporte neotropical gana peso, casi 14 puntos porcentuales, así como el relacionado con la zona australásica, 5,4 puntos porcentuales. Las especies mediterráneas bajan 5 puntos, 4 las

sudafricanas, y el resto prácticamente mantienen sus proporciones. Como parece, en los últimos años siguen siendo las especies neotropicales las que se asilvestran con mayor facilidad, mientras que las procedentes de las regiones representadas por Australia, Nueva Zelanda y zonas limítrofes, son el aporte restante que más crece. Todo esto, recalcamos, dentro del grupo florístico de las introducidas invasoras.

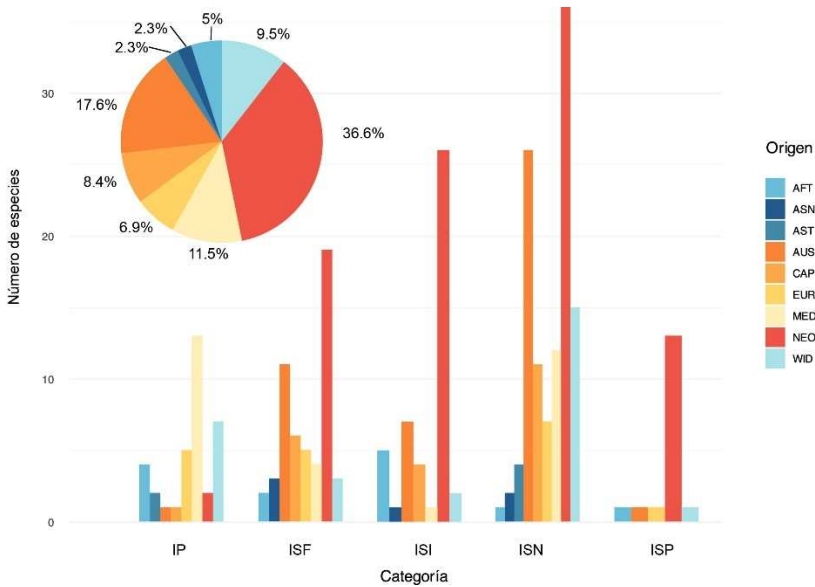


Fig. 13. Origen biogeográfico de las especies y subespecies de plantas que se han incorporado a la base de datos BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024) como introducidas desde 2001, en general (diagrama de quesos) y clasificadas a partir de las categorías de introducidas proporcionadas por BIOTA (diagrama de barras). NEO: neotropical; AUS: australasia; CAP: sudafricana; AFT: África tropical; MED: mediterránea; EUR: europea; ASN: Asia extratropical; AST: Asia tropical; WID: amplia distribución. Introducido Seguro No invasor (ISN); Introducido Seguro Invasor (ISI); Introducido Seguro Potencialmente invasor (ISP); Introducido Seguro con Falta de datos (ISF); Introducido Probable (IP).

Tabla 3. Origen biogeográfico de las especies y subespecies de plantas que se han incorporado a la base de datos BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024) como introducidas desde 2001 con una categoría de introducido seguro invasor, en comparación a los datos obtenidos por Morente-López *et al.* (2023). Los datos se proporcionan en porcentaje. NEO: neotropical; AUS: australasia; CAP: sudafricana; AFT: África tropical; MED: mediterránea; EUR: europea; ASN: Asia extratropical; AST: Asia tropical; WID: amplia distribución. Introducido Seguro Invasor (ISI).

A: presente estudio (ISI); **B:** Morente-López *et al.* (2023).

| | NEO | AUS | CAP | AFT | MED | EUR | ASN | AST | WID | NEO |
|----------|-------|-------|-------|-------|------|-----|------|-----|-----|------|
| A | 56,52 | 15,22 | 8,70 | 10,87 | 2,17 | 0 | 2,17 | 0 | 0 | 4,34 |
| B | 43,28 | 9,45 | 12,84 | 8,11 | 8,11 | 2,7 | 4,1 | 3,4 | 3,4 | 8,11 |

Es apreciable que la tendencia que apuntaban Morente-López *et al.* (2023) sobre la dominancia del origen neotropical entre las plantas invasoras en Canarias no sólo se mantiene, sino que incluso se incrementa, al mismo tiempo que disminuye aún más la importancia de la flora de procedencia mediterránea entre las invasoras en las islas. Las cactáceas y agaváceas, con 16 especies, son el principal aporte americano que han engrosado en los últimos años la lista de especies invasoras presentes en Canarias. Las acacias (*Acacia melanoxylon*, *A. salicina*), *Atriplex semilunaris*, *Maireana brevifolia* y *Hedychium gardnerianum*, son parte de las plantas invasoras de origen australásico que se han introducido y/o asilvestrado en el lapso de tiempo estudiado, desarrollando ya claras señales para su potencial invasor.

Patrones de distribución y expansión recientes

El último de los análisis que realizamos con este subgrupo de plantas que han sido introducidas en las dos últimas décadas en las islas Canarias está enfocado a sus patrones de distribución. La cantidad de islas que haya colonizado cada especie nos refleja la rapidez con la que se expande la planta y, por tanto, será un aspecto importante para conocer la peligrosidad de su introducción. La propia base de datos de la biodiversidad canaria, BIOTA, nos aporta esta información (Gobierno de Canarias, 2024).

Como era de esperar, la mayoría de las especies o subespecies que se han introducido o asilvestrado en Canarias en los últimos 24 años, se encuentran en una única isla (66%), o en dos (20%), poco más del 7% se encuentran ya en 3 islas, y casi el mismo número (6,04%) han podido colonizar 4, 5 o 6 islas (Tabla 4). No existe ni una sola especie de acuerdo a nuestro trabajo, que se haya incorporado al catálogo de especies introducidas de Canarias estos últimos 24 años y que ya se encuentre en las siete islas mayores del archipiélago canario (Tabla 4).

Tabla 4. Patrones de distribución de las especies y subespecies de plantas introducidas que se han incorporado a la base de datos BIOTA desde 2001 (Gobierno de Canarias, 2024). En concreto se muestran el número de especies y si están presentes en una única isla, en dos, tres o en más de tres, pero que no alcanzaron siete islas. Porcentaje de especies (%).

| Número de islas | Número de especies | % |
|-----------------|--------------------|-------|
| 1 | 174 | 65,66 |
| 2 | 54 | 20,38 |
| 3 | 19 | 7,17 |
| >3 | 15 | 6,04 |

Las islas donde han aparecido estas novedades florísticas son principalmente las islas centrales, Tenerife y Gran Canaria (Tabla 5), donde

crecen, respectivamente 115 y 112, de las 265 nuevas citas. Es interesante constatar la importancia de las nuevas introducciones o asilvestramientos en la isla de La Palma, con 85 nuevas especies o subespecies introducidas desde 2001, y la escasa representación en Fuerteventura, dada su gran extensión y grado de transformación (Tabla 5). Estas diferencias pueden mostrar un claro sesgo relacionado con la intensidad de la investigación realizada en cada isla. De entre las novedades, se han añadido a la flora de cada isla un número significativo de nuevas invasoras: 28 en Tenerife, 26 en Gran Canaria, entre 10 y 13 en Fuerteventura, Lanzarote y La Palma. Estos datos parecen estar relacionados con el tamaño de cada isla y su grado de aislamiento.

Tabla 5. Patrones de introducción de taxones de plantas que se han incorporado a la base de datos BIOTA como introducidas desde 2001 (Gobierno de Canarias, 2024). Se muestran el número de introducciones (y su porcentaje) y el número de nuevas especies invasoras para cada isla principal del archipiélago canario. C: Gran Canaria; F: Fuerteventura; G: La Gomera; H: El Hierro; L: Lanzarote; P: La Palma; T: Tenerife.

| Isla | C | F | G | H | L | P | T |
|-----------------------|-------|------|------|------|-------|-------|-------|
| Nuevas introducciones | 121 | 37 | 21 | 14 | 29 | 84 | 115 |
| % | 44,81 | 13,7 | 7,78 | 5,19 | 10,74 | 31,11 | 42,59 |
| Nuevas invasoras | 26 | 12 | 3 | 4 | 10 | 13 | 28 |

Especial atención merecen aquellas especies que no estaban incluidas en la base de datos de 2001 y que ahora aparecen presentes en cuatro islas o más. La aparente velocidad de colonización podría estar relacionada con la capacidad invasora de cada especie, pero no siempre es así. Estudiando caso por caso, podemos concluir que entre este grupo de 16 especies (Tabla 6) hay grupos bien diferenciados: el primero y más abundante lo representan 11 plantas de biotipo leñoso, árboles y arbustos, que se han asilvestrado después de llevar muchos años en las islas, *Corymbia ficifolia*, *Crassula ovata*, *Malephora crocea*, *Opuntia microdasys*, *Schinus terebinthifolia*, *Plumbago auriculata*, *Ficus microcarpa*, *Turnera ulmifolia*, *Washingtonia robusta*, *Agave attenuata* y *Opuntia leucotricha*; a estas plantas podríamos añadir otras ornamentales de reciente introducción, como *Cylindropuntia prolifera*, *Euphorbia hypericifolia* y *Oxalis latifolia*; un caso especial es el de *Portulaca granulatostellulata*, que seguramente lleve en las islas muchos años, pero que permanecía oculta confundida con la mediterránea *Portulaca oleracea*, y el análisis taxonómico de este grupo posibilitó reconocerla en varias islas del Archipiélago (Danin & Reyes-Betancort, 2006; Padrón-Mederos *et al.*, 2009; Otto & Verloove, 2016); y finalmente *Atriplex semilunaris*, una planta encontrada en Fuerteventura en 2005 (Reyes-Betancort & Scholz, 2004),

localizada en Lanzarote en 2008 (Padrón-Mederos *et al.*, 2009), presente en Gran Canaria desde hace unos 4 años, y en Tenerife desde 2022. En las tres primeras islas citadas se comporta como una planta muy abundante en zonas alteradas, bordes de carreteras y pistas, zonas removidas, e incluso lugares arenosos seminaturales.

Tabla 6. Relación de especies que no estaban incluidas en el listado de especies silvestres de Canarias publicado en 2001 y que ahora aparecen presentes en cuatro islas o más de acuerdo con la base de datos BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024). Además, se proporciona información sobre el tipo corológico de especies introducidas de acuerdo a la clasificación de BIOTA. Introducido Seguro No invasor (ISN); Introducido Seguro Invasor (ISI); Introducido Seguro Potencialmente invasor (ISP); Introducido Seguro con Falta de datos (ISF); Introducido Probable (IP). C: Gran Canaria; F: Fuerteventura; G: La Gomera; H: El Hierro; L: Lanzarote; P: La Palma; T: Tenerife.

| Especie | Tipo de corología | Distribución |
|------------------------------------|-------------------|--------------|
| <i>Agave attenuata</i> | ISF | P G T C L |
| <i>Atriplex semilunaris</i> | ISI | F L C T |
| <i>Corymbia ficifolia</i> | ISN | H G T C |
| <i>Crassula ovata</i> | ISI | H P G T C L |
| <i>Cylindropuntia prolifera</i> | ISI | G T C F L |
| <i>Euphorbia hypericifolia</i> | IP | H G T C F |
| <i>Ficus microcarpa</i> | ISN | P G T C |
| <i>Malephora crocea</i> | ISI | H P T C F L |
| <i>Opuntia leucotricha</i> | ISI | P T C L |
| <i>Opuntia microdasys</i> | ISI | H P T C F L |
| <i>Oxalis latifolia</i> | ISI | P T C F |
| <i>Plumbago auriculata</i> | ISF | P G T C |
| <i>Portulaca granulostellulata</i> | ISN | H P T C L |
| <i>Schinus terebinthifolia</i> | ISP | H T C F |
| <i>Turnera ulmifolia</i> | ISF | P G T C F L |
| <i>Washingtonia robusta</i> | ISN | P G T C F L |

Conclusiones

Es evidente que hay dos mecanismos principales que están aumentando el número de especies introducidas e invasoras en Canarias: por un lado, el asilvestramiento de plantas cultivadas en las islas, y por otro, la introducción de especies nuevas. Cada uno de estos mecanismos necesita estrategias de gestión y prevención diferentes. Para el caso de las plantas cultivadas que se

asilvestran, no sirven de mucho los controles fronterizos, las listas preventivas o la detección temprana, que son las herramientas clave para evitar nuevas introducciones de especies desde el exterior. Si no se toman medidas efectivas y a tiempo, el ritmo al que está aumentando la flora introducida en Canarias augura un futuro preocupante. El riesgo es que la flora introducida, especialmente aquellas plantas con potencial invasor, supere en número a la flora nativa o autóctona de Canarias. A medida que crezca el número de plantas introducidas, también aumentará el número de especies invasoras, lo que supone una amenaza cada vez mayor para la supervivencia de los endemismos canarios y la regeneración de nuestros ecosistemas.

En ambos grupos, tanto en las especies introducidas no invasoras como en las invasoras, predominan las plantas leñosas, de uso ornamental y procedentes de zonas tropicales de América. Desde un punto de vista ecológico y funcional, muchas de estas plantas son crasas, es decir, adaptadas a climas secos, lo que les permite prosperar en las zonas áridas de las islas. La creciente popularidad de la xerojardinería (jardines que requieren poca agua) y el coleccionismo de este tipo de plantas son dos fuentes importantes de introducciones. Estas prácticas deberían ser reguladas con el fin de minimizar el impacto de estas especies sobre el patrimonio natural canario. Es crucial que las administraciones públicas tomen medidas en proyectos de jardinería para evitar el uso de flora exótica no regulada o que muestra un comportamiento invasor en otros territorios. Una posible solución sería trabajar sólo con especies incluidas en listas blancas, que garantice que las especies utilizadas no representen una amenaza para los ecosistemas de Canarias.

De las introducciones que se han verificado en los últimos 24 años, la mayor parte corresponden a plantas no invasoras, pero existe una proporción importante de plantas invasoras o potencialmente invasoras, que aumenta cada año el número de estas especies que amenazan la flora local. Las introducciones se inician en su mayoría en una única isla, generalmente las más pobladas, Tenerife y Gran Canaria, y las plantas más agresivas van colonizando el resto de islas, algunas en un periodo de tiempo muy corto. La forma en que alcanzan nuestro archipiélago canario es casi siempre el ya comentado uso como plantas ornamentales y, en consecuencia, por el comercio internacional. Este hecho se podría ver agravado todavía más por el e-comercio o comercio electrónico, el cual se ha convertido en una herramienta de gran alcance para el comercio a nivel global, pero también representa un problema para la propagación de especies invasoras (Figs 14-16).

Más allá de controlar la entrada de especies invasoras a las islas Canarias, es fundamental evitar que se propaguen entre las islas del archipiélago. Al igual que ocurre en el mundo animal, con especies como la

ardilla moruna o la culebra real de California, a veces es imposible erradicar una especie de una isla una vez se ha establecido, pero sí se puede evitar su expansión al resto del archipiélago. Entre las plantas introducidas en los últimos 24 años, hay casos claros de expansión. Por ejemplo, el mato azul (*Maireana brevifolia*), que se detectó en 2001 en Fuerteventura (Brandes, 2002; Reyes-Betancort *et al.*, 2002), ahora invade grandes áreas tanto en esta isla como en Gran Canaria. Incluso se encontró en 2022 en el centro de Marruecos, posiblemente después de haberse propagado desde Canarias (Giardi & Homrani, 2023).

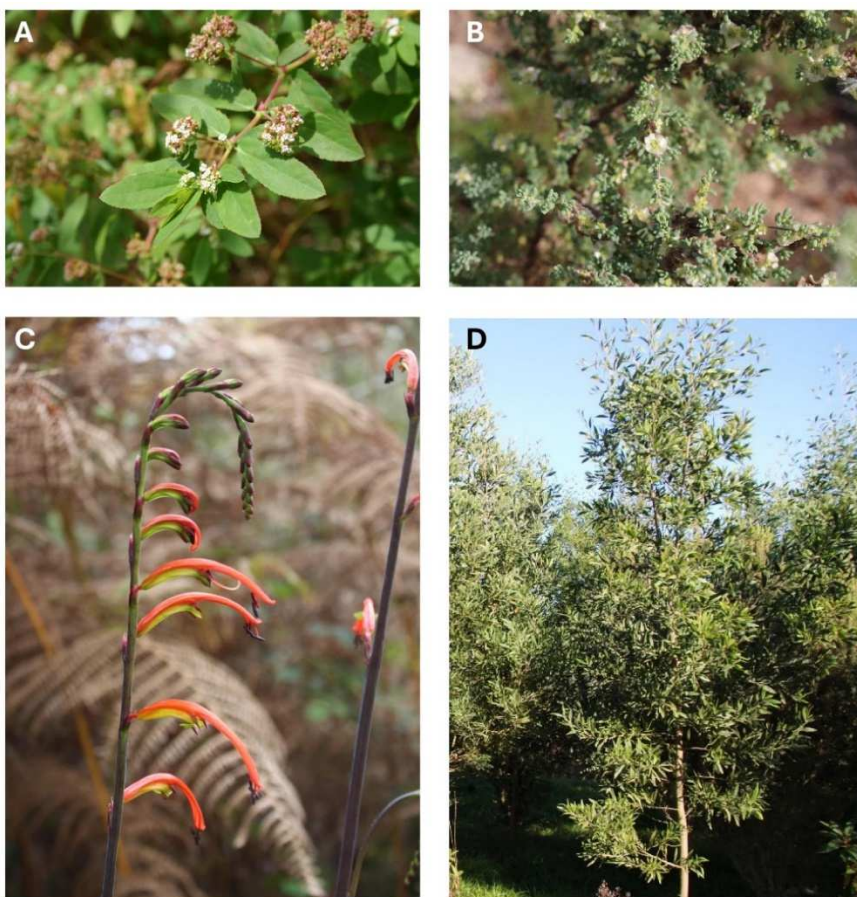


Fig. 14. **A:** *Euphorbia hypericifolia* (Hierba de las golondrinas, América tropical). Hierba extendida en jardines y zonas húmedas del sur. **B:** *Maireana brevifolia* (Mato azul, Australia). Arbusto presente en bordes de carretera y zonas removidas, así como en zonas seminaturales en Fuerteventura y Gran Canaria. **C:** *Chasmanthe bicolor* (Sudáfrica). Planta bulbosa ornamental que crece en los escasos núcleos de monteverde de Gran Canaria. **D:** *Acacia melanoxylon* (Acacia negra, Australia). especie arbórea presente en Tenerife, Gran Canaria y Lanzarote. Introducida por su valor ornamental y forestal.

Otro ejemplo es *Tetraena gaetula* subsp. *waterlotii*, descubierta en Gran Canaria en 2003 (Barone *et al.*, 2003), y que pronto dio el salto a Fuerteventura. Otras especies preocupantes incluyen *Atriplex semilunaris*, citada por primera vez en Fuerteventura en 2005, que tres años después apareció en Lanzarote, y en 2020 se localizó en Gran Canaria, llegando incluso a Tenerife en 2022. De manera similar, *Pluchea ovalis* se detectó en Tenerife en 2007 (Verloove & Reyes-Betancort, 2011), y *Tetragonia echinata* en Gran Canaria en 2006 (Padrón-Mederos *et al.*, 2009).



Fig. 15. A: *Diplotaxis tenuifolia* (Rúcula, Europa). Cultivo recientemente introducido en la gastronomía insular. **B:** *Atriplex semilunaris* (Armuelle, Australia). bi-trianual introducida recientemente y presente en cuatro islas. **C:** *Tetragonia echinata* (-, Sudáfrica). Asentada exclusivamente en Gran Canaria, donde cada vez es más frecuente. **D:** *Bellis perennis* (margarita, Europa). Introducido en los céspedes de Gran Canaria y Tenerife. **E:** *Salvinia molesta* (Helecho flotante, América tropical). Considerada una de las 100 especies invasoras más peligrosas del Planeta, presente en Gran Canaria. *Azolla filiculoides* (Helecho de agua, América tropical). De menor tamaño y también invasor. **F:** El arbusto *Pluchea ovalis* (Hierba peluda, África y Arabia). Presente en Tenerife, donde ha experimentado una gran expansión en pocos años.

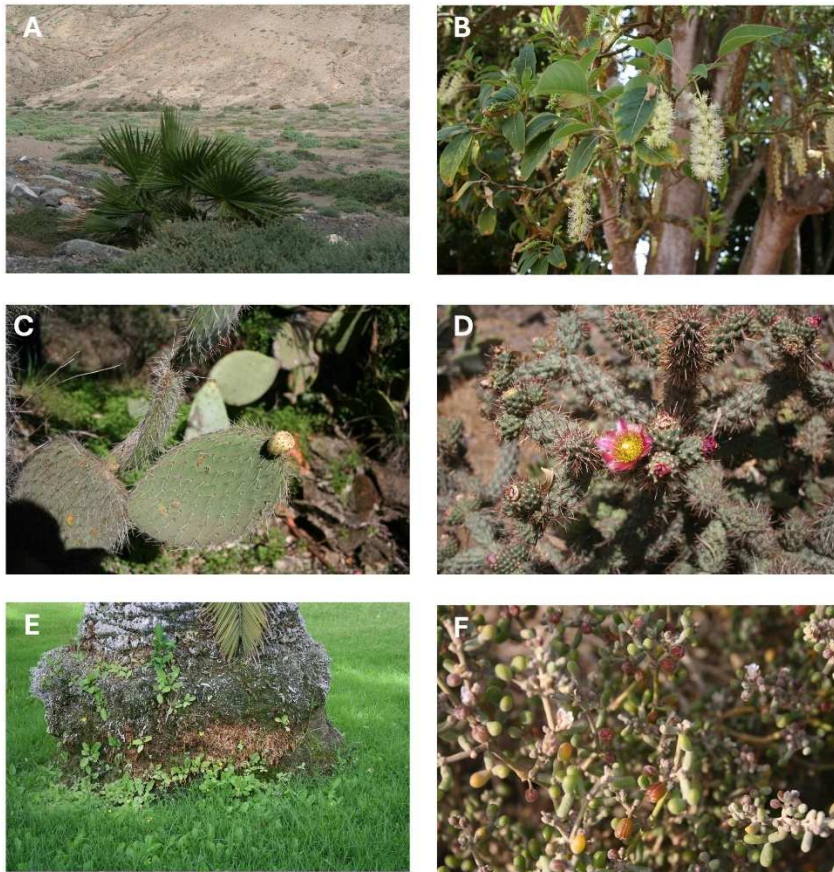


Fig. 16. A: *Washingtonia robusta* (Palmera de abanico, México). Cultivada en todo el mundo y asilvestrada en toda Canarias excepto en El Hierro. **B:** *Phytolacca dioica* (Ombú, América tropical). Árbol cultivado desde hace muchos años en Canarias y que recientemente ha empezado a asilvestrarse. **C:** *Opuntia leucotricha* (Tunera o Nopal blanco, México). Las tuneras es uno de los grupos que más ha aumentado en la flora introducida. **D:** *Cylindropuntia prolifera* (Choya californiana, Centro y Norteamérica). La xerojardinería ha despertado interés por gran cantidad de especies de cactáceas, y un número importante de estas han llegado a naturalizarse. **E:** *Youngia japonica* (lechuguilla, Asia tropical). En Canarias solo vista en céspedes, si bien es considerada invasora en todo el mundo. **F:** *Tetraena gaetula* subsp. *waterlotii* (Uva de mar, África). Introducida en el siglo XXI desde el norte de África, compete con las uvas de mar autóctonas.

Todas estas especies son consideradas invasoras y muy agresivas en Canarias, aunque son raras en otras partes del mundo, salvo en sus zonas de origen, y muchas de ellas no tienen uso ornamental. Estas especies suelen invadir áreas alteradas en las zonas más secas y calurosas de las islas, lo que

dificulta que la flora nativa pueda recolonizar estos hábitats una vez que han sido invadidos. El paso de una isla a otra está relacionado con el transporte de materiales, sobre todo áridos para la construcción, como arena y grava, así como el movimiento de vehículos y maquinaria entre islas. Por ello, es crucial implementar medidas de control más estrictas en estos ámbitos. Esperamos que dentro de 25 años sea posible hacer un trabajo similar a este, pero con conclusiones más optimistas y favorables a la protección y gestión de uno de los patrimonios más valiosos de nuestra tierra: la flora nativa de Canarias.

Bibliografía

- AFONSO-CARRILLO, J. (Ed.) (2024). *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- ALDRICH, R. & J. CONNELL (1998). *The last colonies*: Cambridge University Press. Cambridge.
- ARMENTEROS MARTÍNEZ, I. (2018). The Canary Islands as an Area of Interconnectivity between the Mediterranean and the Atlantic (Fourteenth-Sixteenth Centuries). In R. Salicrú i Lluçh (Ed.), *Entre mers - Outre-mer: Spaces, Modes and Agents of Indo-Mediterranean Connectivity*. Universität Heidelberg, Heidelberg.
- BARONE, R., M. SALAS & D. VERDE (2003). *Zygophyllum waterlotii* Maire (Zygophyllaceae), nueva cita para el archipiélago canario. *Botánica Macaronésica* 24: 173-178.
- BELLARD, C., P. CASSEY & T.M. BLACKBURN (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12(2), 20150623. doi:10.1098/rsbl.2015.0623
- BELLARD, C., J. F. RYSMAN, B. LEROY, C. CLAUD & G.M. MACE (2017). A global picture of biological invasion threat on islands. *Nature Ecology & Evolution* 1(12): 1862-1869. doi:10.1038/s41559-017-0365-6
- BOSA, M.S. (2004). The role of the Canary Islands in the Atlantic Coal Route from the end of the nineteenth century to the beginning of the twentieth century: corporate strategies. *International Journal of Maritime History* 16(1): 95-124. doi:10.1177/084387140401600107
- BRANDES, U., B.B. FUREVIK, L.R. NIELSEN, E.D. KJÆR, L. ROSEF & S. FJELLHEIM (2019). Introduction history and population genetics of intracontinental scotch broom (*Cytisus scoparius*) invasion. *Diversity and Distributions* 25(11): 1773-1786. doi:https://doi.org/10.1111/ddi.12979
- BRISKI, E., S. GHABOOLI, S.A. BAILEY & H.J. MACISAAC (2016). Are genetic databases sufficiently populated to detect non-indigenous species? *Biological Invasions* 18(7): 1911-1922. doi:10.1007/s10530-016-1134-1
- CAO PINNA, L., I. AXMANOVÁ, M. CHYTRÝ, M. MALAVASI, A.T.R. ACOSTA, S. GIULIO, ... & M. CARBONI (2021). The biogeography of alien plant invasions in the Mediterranean Basin. *Journal of Vegetation Science* 32(2), e12980. doi:https://doi.org/10.1111/jvs.12980

- CAPINHA, C., F. ESSL, H. SEEBENS, D. MOSER & H.M. PEREIRA (2015). The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* 348(6240), 1248. doi:10.1126/science.aaa8913
- CASADO, M.A., I. MARTÍN-FORÉS, I. CASTRO, J.M. DE MIGUEL & B. ACOSTA-GALLO (2018). Asymmetric flows and drivers of herbaceous plant invasion success among Mediterranean-climate regions. *Scientific Reports* 8(1), 16834. doi: 10.1038/s41598-018-35294-7
- CATFORD, J.A., R. JANSSON & C. NILSSON (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15(1): 22-40. doi:https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x
- CHAPMAN, D., B.V. PURSE, H.E. ROY & J.M. BULLOCK (2017). Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species. *Global Ecology and Biogeography* 26(8): 907-917. doi:https://doi.org/10.1111/geb.12599
- CROSBY, A.W. (2004). *Ecological imperialism: the biological expansion of Europe, 900-1900*: Cambridge University Press, Cambridge.
- DAEHLER, C.C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34(1): 183-211. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403
- DANIN, A. & J.A. REYES-BETANCORT (2006). The status of *Portulaca oleracea* in Tenerife, the Canary Islands. *Lagascalia* 26(1): 71-81.
- DE NASCIMENTO, L., S. NOGUÉ, A. NARANJO-CIGALA, C. CRIADO, M. MCGLONE, E. FERNÁNDEZ-PALACIOS & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2020). Human impact and ecological changes during prehistoric settlement on the Canary Islands. *Quaternary Science Reviews* 239, 106332. doi:10.1016/J.QUASCIREV.2020.106332
- DEL ARCO-AGUILAR, M.J., R. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, V. GARZÓN-MACHADO & B. PIZARRO-HERNÁNDEZ (2010). Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation* 19(11): 3089-3140. doi:10.1007/s10531-010-9881-2
- DEL ARCO-AGUILAR, M.J. & O. RODRÍGUEZ-DELGADO (Eds.)(2018). *Vegetation of the Canary Islands*. Springer Cham. doi:10.1007/978-3-319-77255-4_7
- DI CASTRI, F. (1989). History of biological invasions with special emphasis on the Old World, (pp. 1-29). In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (Eds.), *Biological invasions: A global perspective*. Wiley & Sons, Chichester, UK.
- DI CASTRI, F., A.J. HANSEN & M. DEBUSSCHE (1990). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (Vol. 65). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- ESSL, F., W. DAWSON, H. KREFT, J. PERGL, P. PYŠEK, M. VAN KLEUNEN, ... & M. WINTER (2019). Drivers of the relative richness of naturalized and invasive plant species on Earth. *AoB Plants* 11(5). doi:10.1093/aobpla/plz051
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., R. OTTO, J. CAPELO, J. CAUJAPÉ-CASTELLS, L. DE NASCIMENTO, M.C. DUARTE, ... & R.J. WHITTAKER (2024). In defence of the

- entity of Macaronesia as a biogeographical region. *Biological Reviews*, n/a(n/a). doi:<https://doi.org/10.1111/brv.13112>
- FOX, M.D. (1990). Mediterranean weeds: exchanges of invasive plants between the five Mediterranean regions of the world, (pp. 179-200). In F. di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche (Eds.), *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- FRIDLEY, J.D. (2008). Of Asian forests and European fields: Eastern U.S. plant invasions in a global floristic context. *PLOS ONE* 3(11), e3630. doi:[10.1371/journal.pone.0003630](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003630)
- FRIDLEY, J.D. & D.F. SAX (2014). The imbalance of nature: revisiting a Darwinian framework for invasion biology. *Global Ecology and Biogeography* 23(11): 1157-1166. doi:<https://doi.org/10.1111/geb.12221>
- GOBIERNO DE CANARIAS, G. (2024). Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias. Retrieved from <http://www.biodiversidadcanarias.es/biota>
- GOKMEN, G., W.N. VERMEULEN & P.-L. VÉZINA (2020). The imperial roots of global trade. *Journal of Economic Growth* 25(1): 87-145. doi:[10.1007/s10887-020-09174-7](https://doi.org/10.1007/s10887-020-09174-7)
- GONZÁLEZ, M.H. (2008). La emigración canaria a América a través de la historia. *Cuadernos Americanos: Nueva Epoca* 4(126): 137-172.
- GRACE, O.M. (2019). Succulent plant diversity as natural capital. *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 1(4): 336-345. doi:<https://doi.org/10.1002/ppp3.25>
- GRIFFITHS, H. & J. MALES (2017). Succulent plants. *Current Biology* 27(17): R890-R896. doi:[10.1016/j.cub.2017.03.021](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.021)
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1985). Sommerfeltia. *Flora of Macaronesia, Checklist of vascular plants*. 3.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1993). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 3. *Sommerfeltia* 1(1): 1-171.
- HULME, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46(1): 10-18. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- HULME, P.E. (2015). Invasion pathways at a crossroad: policy and research challenges for managing alien species introductions. *Journal of Applied Ecology* 52(6): 1418-1424. doi:[10.1111/1365-2664.12470](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12470)
- IZQUIERDO, I., J.L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAVALTA (2001). *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Gobierno de Canarias, La Laguna.
- JESCHKE, J.M. & D.L. STRAYER (2005). Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(20), 7198. doi:[10.1073/pnas.0501271102](https://doi.org/10.1073/pnas.0501271102)
- KALUSOVÁ, V., M. CHYTRÝ, M. VAN KLEUNEN, L. MUCINA, W. DAWSON, F. ESSL, ... P. PYŠEK (2017). Naturalization of European plants on other continents: The role of donor habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(52), 13756. doi:[10.1073/pnas.1705487114](https://doi.org/10.1073/pnas.1705487114)

- KUSUMOTO, B., Y. KUBOTA, T. SHIONO & F. VILLALOBOS (2021). Biogeographical origin effects on exotic plants colonization in the insular flora of Japan. *Biological Invasions* 23(9): 2973-2984. doi:10.1007/s10530-021-02550-3
- LAMBON, P., P. PYŠEK, C. BASNOU, M. HEJDA, M. ARIANOUTSOU, F. ESSL, ... & P.E. HULME (2008). Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia* 80(2): 101-149
- LENZNER, B., G. LATOMBE, C. CAPINHA, C. BELLARD, F. COURCHAMP, C. DIAGNE, ... & F. ESSL (2020). What Will the Future Bring for Biological Invasions on Islands? An Expert-Based Assessment. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, 280.
- LOCKWOOD, J.L., P. CASSEY & T. BLACKBURN (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(5): 223-228. doi:10.1016/j.tree.2005.02.004
- MÉDAIL, F. & P. QUÉZEL (1999). Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13(6): 1510-1513.
- MONNET, A.-C., M.S.VORONTOVA, R.H.A. GOVAERTS, J.-C. SVENNING & B. SANDEL (2020). Historical legacies and ecological determinants of grass naturalizations worldwide. *Ecography* 43(9): 1373-1385. doi:https://doi.org/10.1111/ecog.04609
- MORENTE-LÓPEZ, J., Y. ARJONA, M. SALAS-PASCUAL, J.A. REYES-BETANCORT, M.J. DEL ARCO-AGUILAR, B.C. EMERSON, ... & J. PATIÑO (2023). Biogeographic origins and drivers of alien plant invasions in the Canary Islands. *Journal of Biogeography* 50(3): 576-590. doi:https://doi.org/10.1111/jbi.14556
- MOSER, D., B. LENZNER, P. WEIGELT, W. DAWSON, H. KREFT, J. PERGL, ... & F. ESSL (2018). Remoteness promotes biological invasions on islands worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(37): 9270-9275. doi: 10.1073/pnas.1804179115
- NYFFELER, R. & U. EGGELI (2010). An up-to-date familial and suprafamilial classification of succulent plants. *Bradleya* 28: 125-144.
- OTTO, R., S. FERNÁNDEZ-LUGO, C. BLANDINO, G. MANGANELLI, A. CHIARUCCI & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2020). Biotic homogenization of oceanic islands depends on taxon, spatial scale and the quantification approach. *Ecography* 43(5): 747-758. doi:https://doi.org/10.1111/ecog.04454
- OTTO, R. & F. VERLOOVE (2016). New xenophytes from La Palma (Canary Islands, Spain), with emphasis on naturalized and (potentially) invasive species. *Collectanea Botanica* 35(e001).
- PADRÓN, B., M. NOGALES, A. TRAVESET, M. VILÀ, A. MARTÍNEZ-ABRAÍN, D.P. PADILLA & P. MARRERO (2011). Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands. *Biological Invasions* 13(4): 831-844. doi:10.1007/s10530-010-9872-y
- PADRÓN-MEDEROS, M.A., I.R. GUMA, A. SANTOS-GUERRA & J.A. REYES-BETANCORT (2009). Apuntes florísticos y taxonómicos para la flora de las Islas Canarias. *Acta Botanica Malacitana* 34: 242-251.
- PARSONS, J.J. (1983). The Migration of Canary Islanders to the Americas: An Unbroken Current Since Columbus. *The Americas* 39(4): 447-481. doi:10.2307/981248

- PARSONS, J.J. (1985). The Canary Islands and America: Studies of a unique relationship. [Primer Coloquio de Historia Canario-Americana (1976).; Segundo Coloquio de Historia Canario-Americana (1977).; Tercer Coloquio de Historia Canario-Americana (1978).; Cuarto Coloquio de Historia Canario-Americana (1980).; Primeras Jornadas de Estudios Canarias-América (1978).; Segundas Jornadas de Estudios Canarias-América (1979).; La Emigración de Las Islas Canarias en el Siglo Diecinueve, Julio Hernández García]. *Latin American Research Review* 20(2): 189-199.
- PATIÑO, J., M.A. CARINE, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. OTTO, H. SCHAEFER & A. VANDERPOORTEN (2014). The anagenetic world of the spore-producing plants. *New Phytologist* 201: 305-311. doi:10.1111/nph.12480
- PATIÑO, J. & A. VANDERPOORTEN (2015). How to define nativeness in organisms with high dispersal capacities? A comment on Essl *et al.* *Journal of Biogeography* 42(7): 1360-1362. doi:10.1111/jbi.12492
- PATIÑO, J., R.J. WHITTAKER, P.A.V. BORGES, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. AH-PENG, M.B. ARAÚJO, ... & B.C. EMERSON (2017). A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of The Theory of Island Biogeography. *Journal of Biogeography* 44(5): 963-983. doi:10.1111/jbi.12986
- PYŠEK, P. (1998). Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos* 82(2): 282-294. doi:10.2307/3546968
- PYŠEK, P., D.M. RICHARDSON, M. REJMÁNEK, G.L. WEBSTER, M. WILLIAMSON & J. KIRSCHNER (2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53(1): 131-143. doi:10.2307/4135498
- RAVEN, P.H., R.E. GEREAU, P.B. PHILLIPSON, C. CHATELAIN, C.N. JENKINS & C. ULLOA ULLOA (2020). The distribution of biodiversity richness in the tropics. *Science Advances* 6(37), eabc6228. doi:10.1126/sciadv.abc6228
- REYES-BETANCORT, J.A. & SCHOLZ, S. (2004). Neófitos en las Islas Canarias: el caso de *Atriplex semilunaris* (Chenopodiaceae). *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 16(4): 101-104.
- RICHARDSON, D.M. & W. THULLER (2007). Home away from home - objective mapping of high-risk source areas for plant introductions. *Diversity and Distributions* 13(3): 299-312. doi:https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00337.x
- RUSSELL, J.C. & C. KUEFFER (2019). Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 44: 31-60. doi:10.1146/annurev-environ-101718-033245
- SALAS-PASCUAL, M. (2021). Potencial invasor de las cactáceas y otras plantas crasas. *Conservación Vegetal* 25: 45-47.
- SANTANA-PÉREZ, J.M. (2018). The African Atlantic islands in maritime history during the Ancien Régime. *International Journal of Maritime History* 30(4): 634-648. doi:10.1177/0843871418803301
- SEASTEDT, T.R., & P. PYŠEK (2011). Mechanisms of plant invasions of North American and European grasslands. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 42(1): 133-153. doi:10.1146/annurev-ecolsys-102710-145057

- SEEBENS, H., T.M. BLACKBURN, E.E. DYER, P. GENOVESI, P.E. HULME, J.M. JESCHKE, ... & F. ESSL (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8(1), 14435. doi:10.1038/ncomms14435
- SEEBENS, H., T.M. BLACKBURN, E.E. DYER, P. GENOVESI, P.E. HULME, J.M. JESCHKE, ... & F. ESSL (2018). Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(10): E2264-E2273. doi:10.1073/pnas.1719429115
- SEEBENS, H., F. ESSL, W. DAWSON, N. FUENTES, D. MOSER, J. PERGL, ... & B. BLASIUS (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology* 21(11): 4128-4140. doi:https://doi.org/10.1111/gcb.13021
- SIMBERLOFF, D. (2004). A rising tide of species and literature: A review of some recent books on biological invasions. *BioScience* 54(3): 247-254. doi:10.1641/0006-3568(2004)054[0247:ARTOSA]2.0.CO;2
- THEOHARIDES, K.A. & J.S. DUKES (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176(2): 256-273. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x
- THULLER, W., D.M. RICHARDSON, P. PYŠEK, G.F. MIDGLEY, G.O. HUGHES & M. ROUGET (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11(12): 2234-2250. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x
- TURBELIN, A.J., B.D. MALAMUD & R.A. FRANCIS (2017). Mapping the global state of invasive alien species: patterns of invasion and policy responses. *Global Ecology and Biogeography* 26(1): 78-92. doi:https://doi.org/10.1111/geb.12517
- VAN KLEUNEN, M., W. DAWSON, F. ESSL, J. PERGL, M. WINTER, E. WEBER, ... & P. PYŠEK (2015). Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525(7567): 100-103. doi:10.1038/nature14910
- VERLOOVE, F. & J.A. REYES-BETANCORT (2011). Additions to the flora of Tenerife (Canary Islands, Spain). *Collectanea Botanica* 30: 63-78.
- VERLOOVE, F., J. THIEDE, Á.M. RODRÍGUEZ, M. SALAS-PASCUAL, J.A. REYES-BETANCORT, E. OJEDA-LAND & G.F. SMITH (2019). A synopsis of feral *Agave* and *Furcraea* (Agavaceae, Asparagaceae s. lat.) in the Canary Islands (Spain). *Plant Ecology and Evolution* 152(3): 470-498. doi:10.5091/plecevo.2019.1634
- VISSER, V., J.R.U. WILSON, L. FISH, C. BROWN, G.D. COOK & D.M. RICHARDSON (2016). Much more give than take: South Africa as a major donor but infrequent recipient of invasive non-native grasses. *Global Ecology and Biogeography* 25(6): 679-692. doi:https://doi.org/10.1111/geb.12445
- WARD, N.L. & G.J. MASTERS (2007). Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology* 13(8): 1605-1615. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01399.x
- WINTER, K. & J.A.C. SMITH (2022). CAM photosynthesis: the acid test. *New Phytologist* 233(2): 599-609. doi:https://doi.org/10.1111/nph.17790
- YANG, Q., P. WEIGELT, T.S. FRISTOE, Z. ZHANG, H. KREFT, A. STEIN, ... & M. VAN KLEUNEN (2021). The global loss of floristic uniqueness. *Nature Communications* 12(1), 7290. doi:10.1038/s41467-021-27603-y