

1. Por qué estudiar las islas. Una introducción al mundo insular y a su transformación por la actividad humana

José María Fernández-Palacios¹ y Enrique Fernández-Palacios²

¹ Catedrático de Ecología, Grupo de Investigación de Ecología y Biogeografía Insular, Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de La Laguna

² Investigador en Arqueología, Laboratorio de Micromorfología y Biomarcadores Arqueológicos (AMBI Lab) & Departamento de Geografía e Historia, Universidad de La Laguna

A pesar de ocupar apenas un 6,7% de la superficie emergida del planeta, las islas son hogar de una quinta parte de la biodiversidad mundial. Lamentablemente, también albergan la mitad de las especies amenazadas y han sido testigos de tres cuartas partes de las extinciones conocidas desde la expansión europea. Sus características geológicas y geográficas les confieren el papel dual de crisoles evolutivos y museos de especies que en el pasado estuvieron ampliamente distribuidas, lo que resulta en una endemividad significativa. La biota insular es vulnerable debido a eventos geológicos y climáticos propios de las islas y al modo en que estas han sido colonizadas. Además, la aparición de síndromes insulares, que aumentan la capacidad de adaptación de las especies a las condiciones insulares, las vuelve más susceptibles a la actividad humana. Esta vulnerabilidad ha resultado en la extinción documentada de más de 800 especies tras la expansión europea, además de un número desconocido de especies desaparecidas tras la llegada de los primeros colonos durante la prehistoria.

Introducción:

Tipos y características de las islas

Desde tiempos antiguos, las islas han cautivado la imaginación de marineros, exploradores naturales y antropólogos. Sus formas geográficas abruptas, que incluyen algunos de los volcanes más activos y espectaculares del planeta, así como la singularidad de su vida, con frecuentes ejemplos de enanismo y gigantismo, han sido fuentes de un atractivo inagotable. Además, la posibilidad de encontrar culturas autóctonas aisladas o de ser los primeros en explorar territorios vírgenes ha resultado irresistible para muchos.

Este interés ancestral ha permitido un profundo conocimiento de la naturaleza insular a lo largo de los siglos. Las islas han desempeñado y continúan desempeñando un papel fundamental en el avance de disciplinas científicas como la Vulcanología, Biogeografía, Ecología, Evolución y Antropología. En el contexto actual de crisis medioambiental global, las islas se presentan como microcosmos aislados y en miniatura, donde las consecuencias del impacto humano y de sus actividades se hacen más evidentes y pueden ser estudiadas con mayor claridad. Esto nos brinda la oportunidad de extraer valiosas lecciones para el conjunto del planeta. En este sentido, podríamos preguntarnos: ¿Qué ha despertado tanto interés de naturalistas y científicos por las islas? O más específicamente, ¿cuáles son las características que distinguen a las islas de los continentes?

En primer lugar, las islas se distinguen por tener límites bien definidos, marcados por su línea costera, lo que les diferencia de los continentes donde los límites pueden ser más subjetivos. Además, su tamaño es notablemente reducido en comparación con los continentes, especialmente en el caso de las islas oceánicas, que se forman por la actividad volcánica submarina. Por último, el aislamiento característico de las islas ha propiciado la ocurrencia de fenómenos tanto a corto como a largo plazo. A corto plazo, se observan fenómenos simplificados en sus comunidades ecológicas, dado que participan menos elementos que en áreas continentales comparables. A largo plazo, algunas especies que colonizaron las islas debido a eventos fortuitos enfrentan dificultades para intercambiar material genético con las poblaciones de origen, dando ese aislamiento lugar a la formación de nuevas especies, exclusivas de las islas.

Debido a estas características, las islas presentan un ambiente más homogéneo y simplificado que los continentes, lo que permite evidenciar con mayor claridad fenómenos biológicos, como si estuvieran contenidos en un tubo de ensayo. De hecho, cada biota insular representa un experimento en sí mismo, ya que es el resultado de una serie de características físicas, geográficas e históricas propias de la isla en la que se encuentra. Podría decirse que la naturaleza ha diseñado una serie de experimentos y nuestra labor consiste en analizar los resultados obtenidos.

Las islas representan aproximadamente el 6,7% de las tierras emergidas, alrededor de diez de un total cercano a los 150 millones de km². Sin embargo, a pesar de su escasa contribución, albergan alrededor del 20% de la biodiversidad mundial, así como una notable diversidad humana, tanto en términos culturales como lingüísticos. Además, las islas son el hogar de aproximadamente una décima parte de la población mundial, y una cuarta parte de las naciones reconocidas son islas o archipiélagos (Fig. 1), que poseen extensas zonas económicas exclusivas. Esto significa que los habitantes de las islas gestionan aproximadamente una sexta parte de la superficie terrestre y marina del planeta.

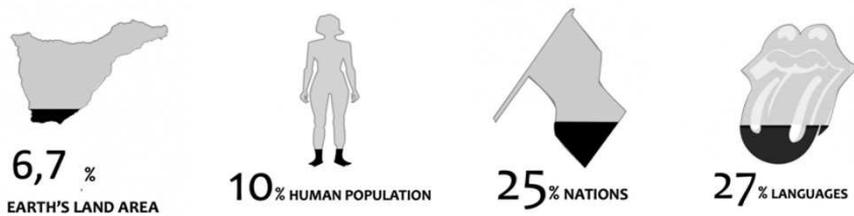


Fig. 1. Contribución insular a diferentes parámetros globales. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

Tipos de islas y sus características

En un sentido amplio, se considera que una isla es cualquier lugar hospitalario, ya sea un territorio, una cumbre montañosa, un monte submarino, etc., rodeado de un entorno hostil (Fig. 2). Para los habitantes de las islas físicas, este entorno hostil es el cuerpo de agua que las rodea, ya sean océanos, mares, lagos o ríos. En el caso de las islas de hábitat, el entorno desfavorable puede ser un terreno agrícola, un pastizal, una ciudad o cualquier tipo de infraestructura, e incluso una etapa degradada del ecosistema circundante. Los picos montañosos son considerados islas en este contexto, ya que están separados de otros picos similares por valles profundos, al igual que los montes submarinos que emergen en la zona fótica, separados unos de otros por las oscuras llanuras abisales, constituyen islas bajo el mar. Incluso una flor puede ser vista como una isla para los insectos que la frecuentan, separada de otras flores por espacio abierto, de la misma manera que un animal en movimiento es una isla para sus pulgas o parásitos. En este trabajo, sin embargo, nos centraremos exclusivamente en las islas reales, particularmente en las marinas, aunque sin olvidar que muchos de los conceptos desarrollados aquí son igualmente útiles para abordar el estudio de los hábitats aislados en entornos urbanos o naturales.

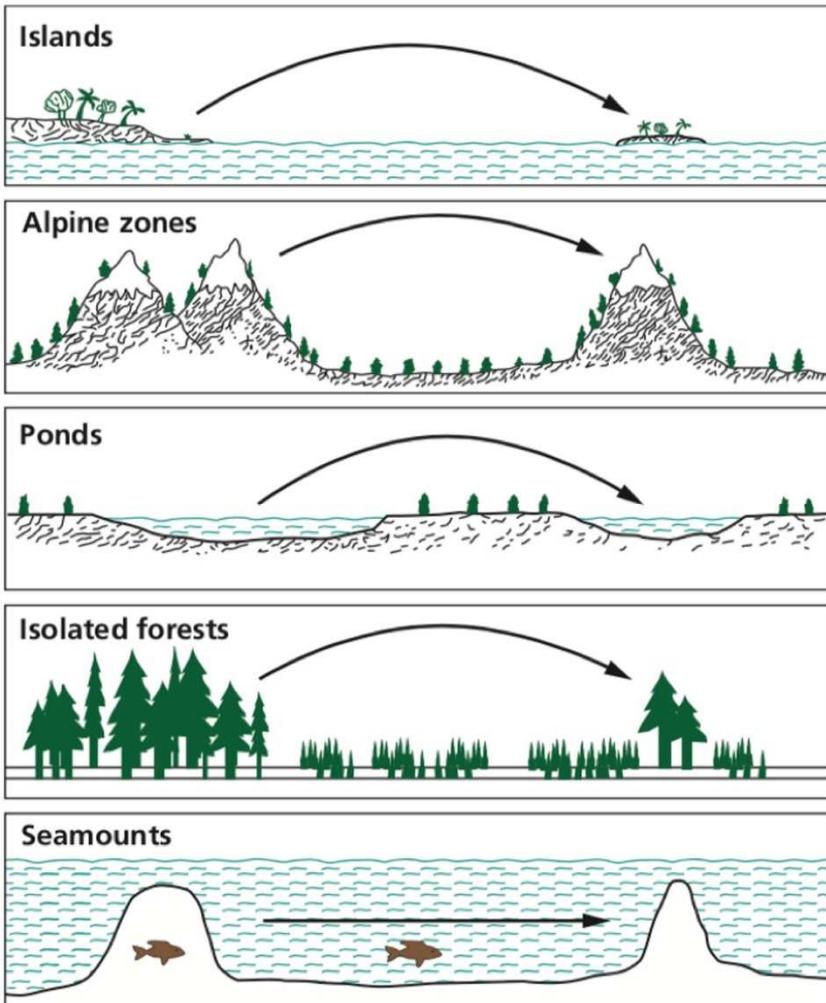


Fig. 2. Tipos de islas biogeográficas: islas reales vs. islas de hábitat (cumbres, lagos, fragmentos forestales o montes submarinos). Fuente: Whittaker *et al.*, 2023.

Las islas reales (Tabla 1) son áreas de tierra completamente rodeadas por agua, ya sea dulce (islas fluviales e islas lacustres) o salada (islas marinas). Las islas fluviales y lacustres, debido a su limitado aislamiento, suelen albergar poblaciones de especies presentes en las orillas de los ríos o lagos, pero generalmente no se diferencian notablemente de estas. A pesar de que pueden ser numerosas (por ejemplo, solo en Finlandia existen 180000 islas lacustres), carecen en gran medida de singularidad biológica.

Atendiendo a su origen geológico, las islas marinas pueden dividirse principalmente en tres grupos. En primer lugar, están las **islas volcánicas**,

que surgen como resultado de la actividad volcánica en los fondos marinos. Estas islas suelen estar ubicadas lejos de los continentes y separadas de ellos por grandes profundidades. En general, este tipo de islas pueden surgir y desaparecer en lapsos temporales que varían desde pocos días hasta unos 10-20 millones de años. Ejemplos de islas volcánicas incluyen los archipiélagos de la Macaronesia (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde), así como Galápagos, las Antillas Menores, Islandia (la mayor isla volcánica del mundo), y los archipiélagos que componen la Micronesia y la Polinesia. Se estima que existen unas dos mil islas volcánicas en el planeta.

Tabla 1. Naturaleza, características y ejemplos de los diferentes tipos de islas existentes. Elaboración propia.

Naturaleza insular	Tipo de islas	Matriz envolvente	Subtipo	Localización en la placa	Descripción	Ejemplos
Islas reales	Marina	Océano, mar	Islas continentales			Gran Bretaña, Terranova
			Fragmentos continentales			Baleares, Sicilia, Madagascar
			Islas volcánicas	Borde constructivo	Islas en dorsales centro-oceánicas	Ascensión, Azores, Tristán
				Borde destructivo	Arcos archipelágicos	Pequeñas Antillas, Aleutianas
				Intra-placa	Islas de punto caliente, atolones	Canarias, Hawái
		Origen mixto	Variable	Filipinas, Japón		
	Lacustre	Lago			Isle Royale en el lago Superior (EEUU)	
Fluvial	Río			Gurupá (Amazonas)		
Islas de hábitat	Picos	Valles			Cumbres alpinas	
	Montes submarinos	Llanuras abisales			Grand Meteor	
	Lagos	Tierra			Lago Baikal	
	Fragmentos de hábitat	Agricultura, pastos, etc.			Reservas protegidas	

Las islas volcánicas pueden tener varios orígenes, pero las más comunes son aquellas resultantes de una pluma mantélica emisora de magma muy

estable a lo largo del tiempo, ubicada dentro de una placa tectónica (punto caliente). Como resultado de la estabilidad de dicha pluma y del movimiento de la corteza terrestre, se forma una alineación de islas en donde la más antigua se encuentra más alejada y la más reciente está justo sobre el punto caliente. Si la placa se desplaza, el archipiélago será lineal, pero si gira, adoptará una forma curva. Ejemplos que cumplen estas condiciones en mayor o menor medida incluyen los archipiélagos de Hawái, Sociedad, islas del Golfo de Guinea, Madeira y Canarias.

Cuando estas islas son erosionadas y hundidas debido a la subsidencia, adoptan una forma característica de cono truncado conocida como *guyot*. Estos *guyots* son montes submarinos que indican que en el pasado fueron islas emergidas. Si la temperatura del mar que los baña supera los 23°C durante todo el año, se produce el desarrollo de arrecifes de coral en estos montes submarinos. Estos arrecifes son capaces de crecer y compensar la subsidencia, manteniéndose a nivel del mar. Este proceso da lugar a la formación de **atolones**, que son islas coralinas en forma de anillo con una laguna somera en el centro, sobre una base basáltica que representa el remanente de la isla volcánica anteriormente emergida. Los atolones son abundantes en el océano Índico (como las Laquedivas, Maldivas y Chagos) y en el Pacífico (como Tuamotu, Marshall y Gilbert), pero son menos comunes en el Atlántico. Las temperaturas superficiales en los océanos Ártico y Austral son demasiado bajas para permitir su formación.

Las islas volcánicas también pueden formarse como resultado de la subducción de una placa tectónica de corteza oceánica más antigua, fría y densa, bajo otra placa tectónica de corteza oceánica más joven en el punto donde ambas chocan. En este escenario, se forma un **arco archipelágico**, ejemplo del cual son las Aleutianas, Kuriles y Marianas en el Pacífico, las Antillas Menores en el Atlántico y Sandwich del Sur en el Austral. Finalmente, cuando las islas emergen en los márgenes constructivos de dos placas tectónicas divergentes, típicamente en las dorsales centro-oceánicas, pueden surgir islas aisladas o archipiélagos asociados a la emisión de lava desde estos puntos. Ejemplos de esto son las Azores, Ascensión o Tristán da Cunha en el Atlántico, y St. Paul y Ámsterdam en el Índico.

Un segundo grupo de islas marinas son las **islas continentales** (también conocidas como *land-bridge islands*), que comprenden aquellas islas ubicadas en las plataformas continentales de sus continentes más cercanos. Aunque actualmente están separadas de los continentes por brazos de mar estrechos y someros, durante los periodos interglaciares, cuando el nivel del mar sube, estas islas se convierten en penínsulas continentales. Debido a la corta duración de su aislamiento, los ecosistemas y las especies que habitan estas islas son prácticamente idénticos a los de los continentes de los que se separaron. Ejemplos de islas continentales incluyen las Islas Británicas, Tasmania, Terranova, Tierra del Fuego, Sri Lanka, Java, Borneo y Nueva

Guinea. El número de estas islas es incalculable y representan el 99% de las islas existentes.

Por último, están los **fragmentos continentales** o micro-continentes, que se caracterizan por estar ubicados lejos de los continentes de los que se separaron hace decenas o cientos de millones de años debido a la formación de nuevas dorsales centro-oceánicas. La singularidad de los seres vivos que habitan estos fragmentos se deriva de su aislamiento secular. Ejemplos de micro-continentes incluyen las principales islas del Mediterráneo, como las Baleares, Córcega, Cerdeña, Sicilia y Creta, así como Madagascar, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia y las Antillas Mayores. El número de fragmentos continentales no supera el medio centenar.

Un efecto interesante a considerar, que intensifica la insularidad, ocurre cuando se trata de islas dentro de islas, como las cumbres insulares dentro del conjunto insular. Esto lleva a un aumento notable de la endemidad en las cumbres de las islas oceánicas, ya que estos ecosistemas están doblemente aislados (Steinbauer *et al.*, 2016). Otro ejemplo de doble insularidad se presenta cuando una fracción del ecosistema original queda aislada debido a la aparición de una colada de lava que la separa del resto, o que destruye completamente el entorno circundante. Este fenómeno es bien conocido en áreas volcánicas y se denomina manchas o islotes en Canarias, *dágala* en Sicilia, o *kípuka* en Hawái, término polinesio que ha sido adoptado en el ámbito científico. Las *kípukas* resultan de un proceso súbito de fragmentación natural que tiene importantes implicaciones evolutivas. Aunque muchas especies que habitan en la comunidad aislada eventualmente desaparecerán debido a la reducción de la biodiversidad ligada a la imposibilidad de satisfacer en ella sus necesidades espaciales o alimenticias, aquellas que lo logren estarán sujetas a procesos de deriva genética debido a sus pequeñas poblaciones. Estos procesos pueden llevar a la formación de nuevas especies en alopatria.

La ontogenia de las islas volcánicas de punto caliente ejemplificada en Canarias

Vamos a explorar a continuación la ontogenia insular, es decir, las diferentes etapas del desarrollo de una isla originada por un punto caliente, utilizando el archipiélago canario como ejemplo (ver figs 3 y 4).

La fase inicial (A en la fig. 3), conocida como nacimiento y construcción submarina, anteriormente se pensaba que estaba representada por el monte submarino de Las Hijas, situado al suroeste de El Hierro y parte del Archipiélago Sahariano de montes submarinos. Este monte presenta actualmente una cima cónica que se encuentra a unos 1500 m de profundidad en el fondo del mar (casi la misma altura que El Hierro sobre el nivel del mar), pero aún le faltan aproximadamente 2500 m para emerger

completamente (Rihm *et al.*, 1998). Se creía que este monte submarino podría ser la próxima isla canaria en emerger. Sin embargo, una investigación reciente (van den Boogard, 2013) ha estimado la edad de este monte en alrededor de 140 millones de años, lo que descarta completamente la posibilidad de que esté en proceso de convertirse en una nueva isla, demostrando que el archipiélago de montes submarinos al que pertenece se formó en los primeros momentos de la apertura del océano Atlántico Norte.

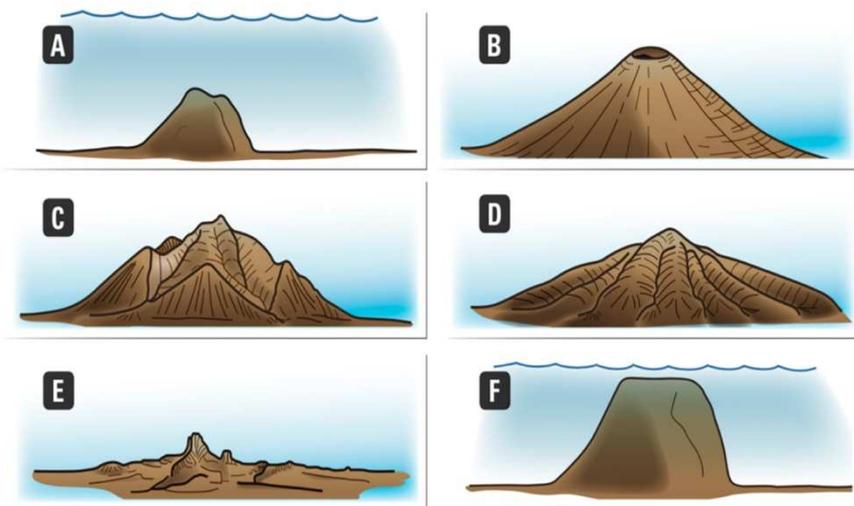


Fig. 3. Las fases de desarrollo de las islas volcánicas originadas por un punto caliente mantélico. Fuente: Fernández-Palacios & Whittaker, 2010.

La etapa de emersión y construcción subaérea (B en la fig. 3) está representada en el archipiélago por islas como La Palma, El Hierro y Tenerife. Estas islas alcanzan alturas considerables, especialmente cuando se mide desde el fondo del océano (más de 7000 m para el pico del Teide), y aún se encuentran en proceso de formación, como lo demuestran las numerosas erupciones volcánicas registradas en los últimos siglos. Por ejemplo, la última erupción en Tenerife ocurrió en 1909 (Volcán del Chinyero), mientras que la última en La Palma fue en 2021 (Volcán de Tajogaite). Estas islas recientes también están sujetas a deslizamientos gravitacionales (Canals *et al.*, 2000) debido a la gran inestabilidad de sus estructuras, causada por la rápida acumulación de grandes cantidades de material volcánico en un corto período de tiempo.

La fase de erosión (C en la fig. 3) está bien representada en el suroeste de Gran Canaria, La Gomera, así como en los macizos de Teno y Anaga en Tenerife. Estas son islas (o áreas insulares) antiguas que, en el pasado, fueron

mucho más extensas y elevadas. Hoy en día, predominan los procesos destructivos como la erosión eólica, hídrica y marina, lo que ha llevado a estas islas a alcanzar su máxima complejidad orográfica, con grandes barrancos, riscos y acantilados marinos. La fase de llanura basal (D en la fig. 3) está representada en Canarias por Mahán, la isla pleistocena que comprende Lanzarote, Fuerteventura y los islotes circundantes (García-Talavera, 1999). Aunque estas islas han experimentado actividad volcánica reciente, Mahán es el remanente de un antiguo edificio volcánico mucho más grande y alto (con una altitud de 3500 m).

La fase de desaparición terminal (E en la fig. 3) no se observa en Canarias, pero sí en las Salvajes, específicamente en Salvaje pequeña y en el islote de Fuera. Aunque políticamente no forman parte de Canarias, ya que son parte de la región autónoma portuguesa de Madeira, las Islas Salvajes pertenecen a la Provincia Volcánica Canaria, ya que fueron formadas por el mismo punto caliente que dio origen a Canarias, como lo demuestra la composición química de sus coladas. Estos islotes son muy antiguos y apenas sobresalen varias decenas de metros sobre el nivel del mar.

Por último, la fase de monte submarino en forma de cono truncado (guyot) (F en la fig. 3) está representada por los bancos de Amanay, Concepción y Dacia. Si estos guyots no han experimentado una subsidencia importante y mantienen cimas a menos de 100 m de profundidad (como ocurre en muchos de ellos), estos montes submarinos emergen y se sumergen reiteradamente durante las oscilaciones marinas ligadas a las glaciaciones, como ocurrió a lo largo del Pleistoceno. Sirven como «piedras de paso» entre los archipiélagos actualmente emergidos y los continentes europeo y africano (García-Talavera, 1999).

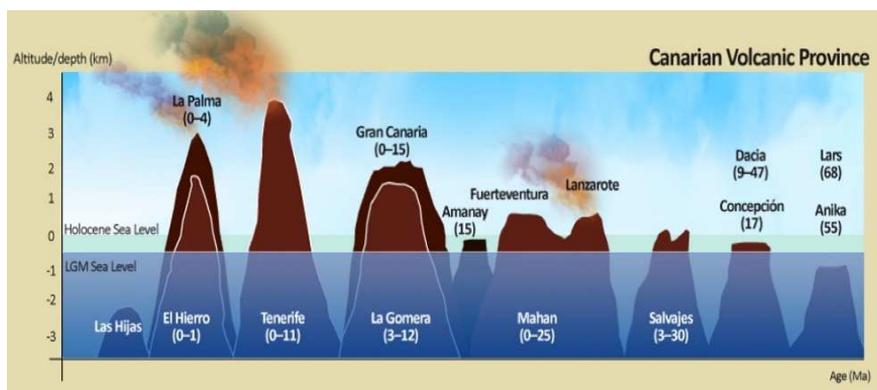


Fig. 4. Retrato de familia del archipiélago canario. Obsérvese el fuego que emanan las islas aún activas y los dos niveles del mar correspondientes al interglacial actual (Holoceno) y al último máximo glacial (LGM hace 18 ka) que fue unos 130-140 m inferior al actual. Entre paréntesis se expresa la duración de su actividad en millones de años antes del presente. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2011.

Características biogeográficas de los diferentes tipos de islas marinas

Desde un punto de vista biogeográfico, los diferentes tipos de islas marinas considerados presentan propiedades características (ver tabla 2). Mientras que tanto las islas continentales como los fragmentos continentales ya tienen ecosistemas y seres vivos propios al convertirse en islas, las islas volcánicas, ya sean altas o atolones, emergen del fondo del mar desprovistas de seres vivos, por lo que todos los seres que las habitan provienen del exterior (ya sea del continente o, comúnmente, de islas más antiguas del mismo archipiélago), o son descendientes de estos. Si la isla comienza su existencia ya poblada por seres vivos (como en el caso de islas continentales y fragmentos), no se espera empobrecimiento biológico, ni disarmonía, lo que evita la existencia de nichos vacíos. Si por el contrario la isla emerge desprovista de vida a una distancia considerable de los continentes, su proceso gradual de colonización implica una presión selectiva hacia la ocupación y explotación de recursos no utilizados, lo que con el tiempo conduce al desarrollo de biotas endémicas, radiaciones adaptativas y síndromes de insularidad.

Otro elemento crucial es la longevidad de la isla, es decir, el período que transcurre desde que adquiere su estatus insular hasta su desaparición, que puede deberse a que la isla se sumerja en el caso de las islas volcánicas, a que se una al continente en el caso de las islas continentales, o a que colisione con otro continente en el caso de los fragmentos continentales. El tiempo de existencia de la isla, que determina la ventana temporal para los procesos de diversificación, combinado con el grado de aislamiento que controla el flujo génico con las poblaciones continentales, son factores determinantes para el desarrollo de una biota endémica. Este tiempo es limitado en las islas continentales, generalmente la duración de un interglacial (10-15 mil años). Sin embargo, es significativo en los fragmentos continentales o microcontinentes, pudiendo durar decenas o incluso cientos de millones de años. Las islas volcánicas se sitúan en un punto intermedio, con duraciones que van desde horas hasta unos 20-25 millones de años, lo que les permite desarrollar una singularidad biogeográfica considerable.

El análisis de estas características nos ayuda a comprender por qué las islas volcánicas y los fragmentos continentales, a veces agrupados bajo el término **islas oceánicas**, son los principales contribuyentes a la biodiversidad mundial, a pesar de ser mucho menos numerosos que las islas continentales. Estas últimas, debido a su corta duración y proximidad a la costa continental, aportan una cantidad mínima de biodiversidad endémica, con algunas excepciones notables como Sumatra, Java, Borneo o Nueva Guinea, que gracias a su gran tamaño y ubicación en latitudes tropicales, pero no a su condición de islas, exhiben una biodiversidad exclusiva significativa.

Tabla 2. Características biogeográficas de los diferentes tipos de islas marinas. Fuente: Whittaker *et al.*, 2023.

Características biogeográficas	Islas continentales	Micro-continentes o fragmentos continentales	Islas volcánicas	Atolones
Ejemplo	Gran Bretaña	Córcega	Canarias	Tuamotu
Origen	Aumento del nivel del mar en los interglaciares	Creación de un rift centro-oceánico	Actividad volcánica submarina	Erosión y/o subsidencia de islas volcánicas en aguas cálidas
Final	Disminución del nivel del mar en el glacial	Colisión con un continente	Erosión o subsidencia	Subducción o llegada a aguas frías
Grado de asilamiento	Pequeño	Variable (pequeño para Cuba, grande para Nueva Zelanda)	Grande con excepciones (Canarias)	Grande
Tamaño	De muy pequeño a muy grande	Generalmente grande	Pequeño (excepto Islandia)	Muy pequeño
Longevidad	Corta (20–30 ka)	Muy larga (50–150 Ma)	Variable (horas–20 Ma)	Variable, dependiente de los cambios del nivel del mar
Profundidad del brazo de mar	Escasa (<130 m)	Grande (>1000 m)	Grande (>1000 m)	Grande (>1000 m)
Roca madre	Granitos	Granitos	Basaltos	Calcárea sobre basaltos
Erodibilidad	Baja	Baja	Alta	Alta
¿Agrupadas en archipiélagos?	Variable	No (con excepciones, como Seychelles o Baleares)	Sí	Sí
¿Biota original?	Presente	Presente	Ausente	Ausente
¿Relictualismo?	Ausente	Alto	Moderado	Ausente
Endemicidad	Baja en latitudes altas, alta en latitudes bajas	Muy alta	Alta	Ausente
¿Énfasis biogeográfico?	Relajación	Vicarianza	Dispersión y radiación	Subsidencia

Propiedades de las islas

Las islas y los archipiélagos ofrecen características únicas que los convierten en lugares especialmente fascinantes para la investigación biológica. Algunos de estos atributos incluyen:

i) Límites físicos definidos: Las islas tienen límites físicos claramente definidos por su línea costera, a diferencia de los límites de las regiones continentales, a menudo arbitrarios y políticos.

ii) Menor complejidad biológica: Las comunidades insulares tienden a tener una menor complejidad biológica en comparación con las continentales, ya que suelen albergar menos especies en hábitats y superficies comparables.

iii) Diversidad de características insulares: Las islas ofrecen una amplia gama de características, como origen geológico, edad, área, altitud, aislamiento, latitud, riqueza y tiempo desde la colonización humana, lo que las convierte en un campo de estudio diverso y fascinante.

iv) Replicación imperfecta: Aunque imperfectas, las islas proporcionan múltiples réplicas para el estudio, lo que permite investigaciones comparativas y análisis de patrones y procesos.

v) Modelos ideales para estudiar el impacto humano: Las islas pueden servir como modelos ideales para estudiar el impacto de los humanos en el entorno, ya que suelen estar menos afectadas por actividades humanas en comparación con los continentes.

Las islas están distribuidas en todos los océanos y zonas climáticas del mundo, con la mayoría ubicadas en las zonas tropicales. Varían enormemente en tamaño, desde grandes islas como Nueva Guinea hasta pequeñas rocas. También difieren en edad, altitud, aislamiento y latitud. Además, la edad de colonización humana varía ampliamente, al igual que la densidad de población, lo que brinda una gran variedad de condiciones para realizar estudios experimentales.

Procesos que ocurren en las islas

Existen una serie de procesos propios de las islas que son, en última instancia, responsables de la singularidad de sus biotas y de sus comunidades. Estos procesos pueden dividirse en: (i) procesos biogeográficos; (ii) procesos genéticos; (iii) procesos ecológicos, y (iv) procesos evolutivos (Tabla 3).

El resultado de la existencia de estos procesos es que en las islas se crean una serie de filtros a la dispersión y al establecimiento, que resulta en que solo unas pocas de las muchas especies continentales candidatas a colonizar

Tabla 3. Procesos biológicos que ocurren en las islas. Elaboración propia.

Tipo	Procesos
Biogeográficos	Empobrecimiento, disarmonía, relictualismo, evento fundador, doble invasión, evento boomerang
Genéticos	Cuello de botella, depresión por endogamia, deriva genética
Ecológicos	Relajación de la competencia inter-específica, intensificación de la competencia intra-específica, expansión de nicho, compensación de densidad, cambio de dieta
Evolutivos	Diversificación, anagénesis, radiación adaptativa, especiación geográfica, selección natural, síndrome(s) de la insularidad

las islas sean capaces de hacerlo, y muchas menos aún, de diversificarse para formar nuevas especies endémicas. Estos filtros pueden dividirse en seis grupos diferentes: (i) filtro a la dispersión; (ii) filtro genético-demográfico; (iii) filtro ambiental o abiótico; (iv) filtro al establecimiento o biótico; (v) contingencia, y (vi) filtro a la radiación (Tabla 4), que habría que ir superando para finalizar una colonización exitosa. Obviamente, estos filtros están íntimamente relacionados entre sí. Por ejemplo, el demográfico-genético será más fácil de superar si la especie es capaz de encontrar un hábitat propicio y establecer una adecuada red de interacciones en la isla.

El primer filtro es necesariamente el filtro a la dispersión, pues en la medida que el **proceso de colonización** insular es la suma de dos pasos diferentes, el primero, **la llegada o arribada**, y segundo, **el establecimiento**, parece evidente que las especies que carezcan de poder de dispersión, no estarán en condiciones de arribar a las islas. De hecho, eso es lo que ocurre con la mayor parte de las especies continentales, que consecuentemente, falta en las islas, a no ser que fueran posteriormente introducidas, voluntariamente o no, por los humanos.

Pero llegar no es garantía de nada, pues aún queda un segundo obstáculo a superar, el filtro al establecimiento. Para ello la población recién llegada requiere encontrar un **hábitat** adecuado a sus requerimientos ambientales, entendiendo como hábitat un lugar físico, con sus correspondientes variables abióticas (térmicas, hídricas, litológicas, edáficas, etc.) y un **nicho** apropiado, entendiendo este como la red de interacciones (polinización, dispersión, herbivoría, predación, etc.) que le permitan encontrar un hueco en la comunidad insular. Si esto no ocurre, la nueva población pronto se verá atrapada en un inevitable vórtice demográfico-genético que la llevará a su extirpación en poco tiempo. Finalmente, si la población es capaz de superar las contingencias de vivir en islas, ligadas por ejemplo a la actividad volcánica o al impacto de huracanes, estará en condiciones de prosperar y si fuera el caso, por la existencia de oportunidades, de diversificarse y radiar en

Tabla 4. Filtros existentes en las islas a la colonización. Elaboración propia.

Filtro	Causa	Depende de
Dispersión	Relacionado con la capacidad dispersiva	Especie, isla
Genético-demográfico	Relacionado con la habilidad de superar la depresión por endogamia	Especie
Ambiental (abiótico)	Relacionado con la existencia en la isla del hábitat apropiado para que la especie pueda prosperar.	Isla
Establecimiento (biótico)	Relacionado con la existencia en la isla de la red adecuada de interacciones	Comunidad
Contingencia	Relacionado con el azar, por ejemplo, por sobrevivir a la actividad volcánica o a los deslizamientos gravitacionales	Catástrofes naturales
Radiación	Relacionado con la capacidad de la especie para radiar : existencia de nichos adecuados, plasticidad genética, aislamiento, etc.	Especie, comunidad, isla

el futuro creando nuevas especies exclusivas (Fig. 5). Ahora trataremos este recorrido vital de las especies con más profundidad, desde su llegada a la isla hasta su diversificación, atendiendo a los diferentes procesos que se dan en los contextos insulares.

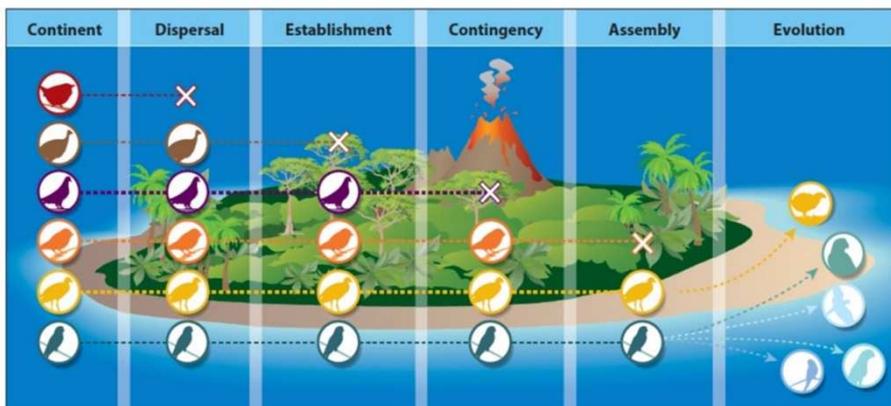


Fig. 5. Esquema de la actuación de los diferentes filtros en el poblamiento insular. Fuente: Russell & Kueffer, 2019.

Procesos biogeográficos

Como hemos visto, el aislamiento crea un **filtro a la dispersión**, de forma que solo las especies con alto poder de dispersión podrán llegar a las

islas, exceptuando aquellas que ya estuvieran en el territorio antes de que se desgajara para formar islas, como es el caso de las islas y de los fragmentos continentales. Consecuencia directa del aislamiento, aunque no exclusivamente de él, es el **empobrecimiento de especies**, por el cual un territorio insular posee menos especies que uno similar en área y condiciones ambientales del continente. El empobrecimiento insular también ocurre en especies con alto poder de dispersión cuando no encuentran en las islas un hábitat adecuado para el cual están pre-adaptadas (**filtro abiótico**) o, si lo encuentran, porque el nicho que explotan en el continente no existe en las islas o ya está ocupado por un competidor superior (**filtro biótico**). Finalmente, el empobrecimiento también puede ser producto del relajamiento de la riqueza de especies cuando una fracción de territorio ya ocupada se desgaja del continente y comienza a perder especies con el paso del tiempo. Esto es habitual en las islas continentales pequeñas y también en fragmentos discontinuos de hábitats anteriormente continuos. Esto ocurre porque muchas de ellas no pueden satisfacer sus requerimientos territoriales o tróficos en la nueva isla, lo que antes sí podían hacer cuando aún estaba conectada al continente (Fig. 6). En todo caso, como veremos más adelante, este empobrecimiento inicial de las islas, da, si se dan las condiciones, a un enriquecimiento posterior ligado a la diversificación que ocurre *in situ* y que genera neoendemismos.

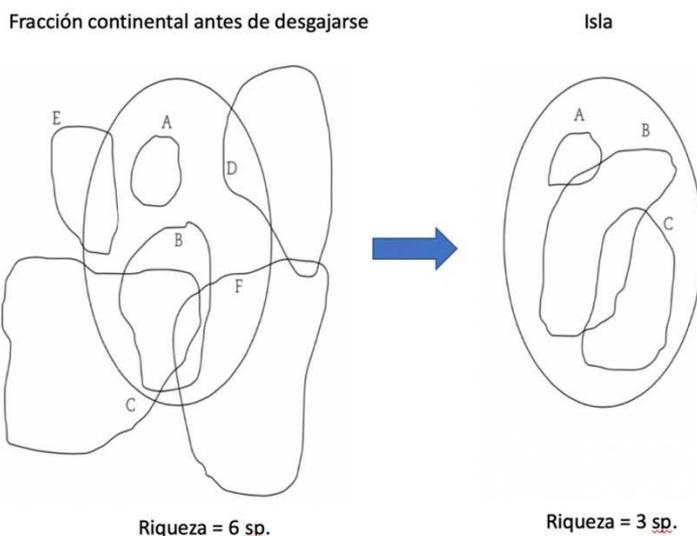


Fig. 6. Una de las causas ajenas a la falta de poder de dispersión para explicar el empobrecimiento insular es el hecho de la relajación que ocurre cuando un nuevo territorio insular se desgaja del continente y las especies que anteriormente lo habitaban, al no satisfacer en ella sus requerimientos espaciales o tróficos, acaban desapareciendo. Fuente: Fernández-Palacios, 2001.

Un segundo proceso biogeográfico insular, ligado al empobrecimiento de especies, es la **disarmonía**, por la cual en las islas determinados grupos taxonómicos continentales están sobrerrepresentados (como helechos, musgos, moluscos, etc.) o infrarrepresentados (peces de agua dulce, escarabajos peloteros, anfibios, grandes mamíferos terrestres, orquídeas, etc.) (Carlquist, 1965, 1974). La presencia o ausencia de determinados grupos taxonómicos va a depender de la habilidad de los mismos para superar el filtro a la dispersión y/o los filtros abióticos y bióticos que controlan el establecimiento. Por ejemplo, la ausencia habitual de mamíferos no voladores, anfibios, o peces de agua dulce en islas se debe a su incapacidad de llegar a ellas, mientras que la ausencia habitual de las orquídeas se debe a su incapacidad para establecerse por falta de la micorriza adecuada, dejando estos nichos vacíos. Además de este tipo de disarmonía, que conocemos como taxonómica, existe una disarmonía funcional, referida a la sobre- o infrarrepresentación de rasgos funcionales (como las formas de vida) y una disarmonía filogenética, referida a la sobre- o infrarrepresentación de linajes (König *et al.*, 2020). Un aspecto clave es que la posterior diversificación *in situ* de los grupos taxonómicos que sí han sido capaces de colonizar la isla, exacerba posteriormente la disarmonía.

Un último proceso biogeográfico característico de las islas es la **retrocolonización** o evento *boomerang*, por el cual taxones insulares endémicos derivados de colonizaciones continentales se dispersan de nuevo al continente del que proceden sus ancestros, dando lugar inicialmente a poblaciones continentales, perdiendo su estatus de endemidad y posteriormente, a endemismos continentales (Fig. 7). Durante mucho tiempo se pensó que las islas eran callejones evolutivos sin salida, pero los análisis

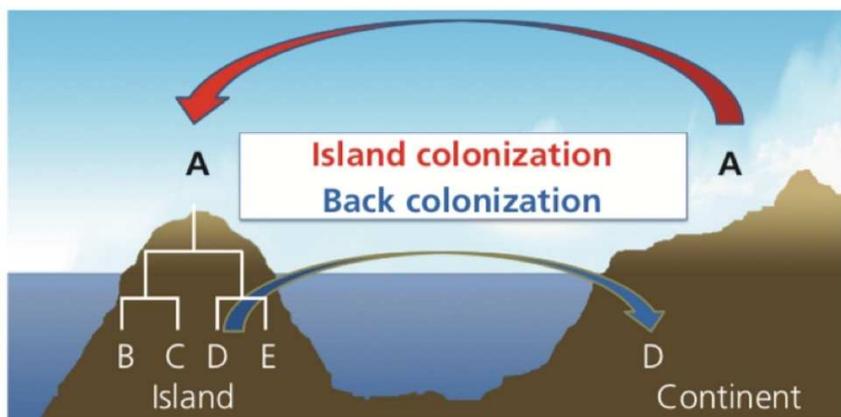


Fig. 7. Esquema de una retrocolonización o evento *boomerang*, por el cual la especie insular D coloniza el continente del que procedió su ancestro A, perdiendo de esta forma su estatus de especie endémica. Con el tiempo D se acabará convirtiendo en un endemismo continental. Fuente: Fernández-Palacios & Whittaker, 2020.

filogenéticos han permitido reconocer que muchas especies continentales están integradas en clados insulares, lo que solo puede explicarse mediante las retrocolonizaciones. De hecho, el evento *boomerang* se ha demostrado en muchas especies (Caujapé-Castells, 2011) y por ello se considera que las islas han desempeñado un papel fundamental en recuperar poblaciones continentales desaparecidas por los efectos de los cambios climáticos pleistocenos. Es decir, en cierta medida las islas actúan como refugio climático, en donde las especies continentales pueden superar el rigor de las glaciaciones en los continentes, recolonizándolos posteriormente en los interglaciales.

Procesos genéticos

Los diferentes procesos genéticos que ocurren en las islas oceánicas están fundamentalmente ligados a la forma en que estas son colonizadas, por un evento fundador, y por la escasa y fragmentada distribución espacial que adquiere posteriormente la especie, y consecuentemente, su escaso tamaño poblacional. La colonización por **evento fundador** ocurre cuando uno o pocos individuos de la población original, bien continental, o habitualmente procedente de una isla más antigua del mismo archipiélago, son capaces de colonizar una nueva isla. El grupo de individuos que protagoniza la dispersión es el **grupo fundador** y los efectos genéticos y demográficos ligados al evento y que caracterizarán a la nueva población insular desde el principio se denominan **efectos fundadores**. De esta forma, solo una fracción de la diversidad genética original llega a la nueva isla (Fig. 8).

Sin embargo, el verdadero problema que ocasiona la pérdida de diversidad genética en la nueva población insular, no es tanto el evento fundador *per se* (una pareja de individuos es capaz de incorporar a la isla el 75% de la diversidad de la población continental), como el hecho de que la nueva población no sea capaz de remontar demográficamente. De facto, la incapacidad de aumentar el tamaño poblacional erosiona la diversidad genética hasta hacerla mínima tras muchas generaciones, independientemente del punto de partida, es decir, del número de individuos fundadores.

Si la nueva población insular es capaz de remontar demográficamente, por ejemplo, por tener una alta tasa de reproducción y haber encontrado un hábitat adecuado y un nicho vacío por explotar, el aumento rápido del tamaño de población no implica el aumento simultáneo de la diversidad genética (Fig. 9), pues esta requiere que ocurran las mutaciones pertinentes a seleccionar de forma que se incremente poco a poco el acervo genético. En todo caso, sí que se sientan las bases para que el aumento de la diversidad genética ocurra en el futuro, por tanto, alejando a la población del riesgo de colapso.

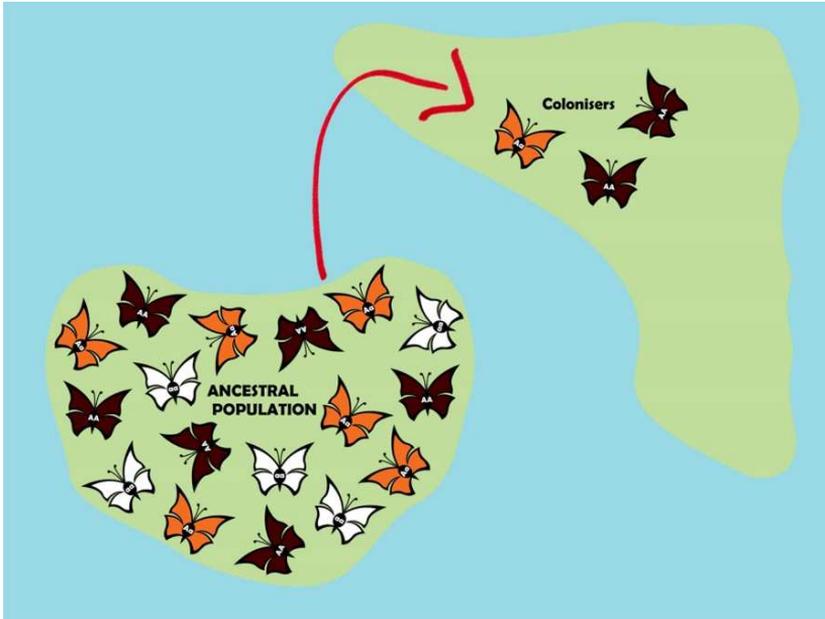


Fig. 8. Evento fundador por el cual una fracción de la población de una isla más antigua (en este caso, tres individuos de mariposa) coloniza una nueva isla, llevando consigo solo una fracción de la diversidad genética de la población original. El haplotipo blanco no está representado en el grupo fundador. Fuente: <https://www.pathwayz.org/>

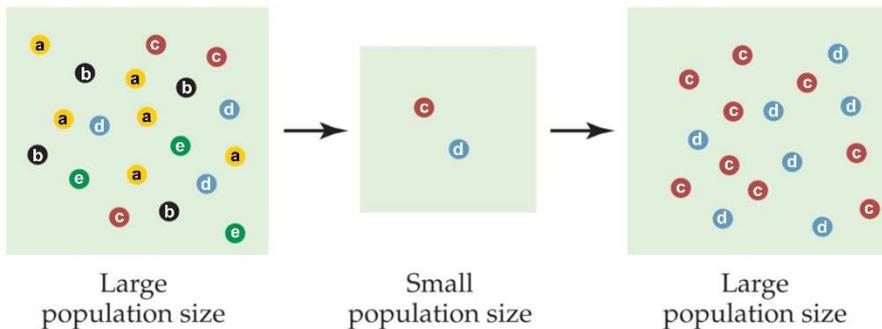


Fig. 9. El aumento del tamaño de población no implica el aumento inmediato de la diversidad genética, aunque sí sienta las bases para que ello ocurra en el futuro. Elaboración propia.

Los pequeños tamaños poblacionales aumentan el riesgo de colapso demográfico y de la **depresión por endogamia** que sufren muchas poblaciones insulares, entendiendo esta como el proceso que ocurre cuando

por la existencia de bajos tamaños poblacionales los individuos se reproducen con otros cercanos genéticamente, disminuyendo la variabilidad genética de la población y aumentando su vulnerabilidad a la extinción.

Pero, ¿por qué no son capaces estas pequeñas poblaciones de incrementar sus tamaños para superar estas consecuencias indeseables? No existe una respuesta única a esta pregunta. Por un lado, si la especie tiene una tasa neta de reproducción baja (R_0) va a ser muy complejo remontar demográficamente a corto plazo, especialmente si los requerimientos abióticos o bióticos no se cumplen (**parte demográfica del filtro**). Por otro lado, si la población no remonta el vuelo en pocas generaciones, su ruta evolutiva estará controlada por la deriva genética en vez de por la selección natural, lo que sí ocurre en poblaciones grandes (**parte genética del filtro**).

Mientras que la **selección natural** es un proceso determinístico, que tiende a maximizar la capacidad reproductiva en un determinado marco ambiental impuesto por la presión selectiva, a través de la eliminación de los alelos más desventajosos y la selección de los más adecuados, la **deriva genética** es un proceso aleatorio, mediante la cual los alelos seleccionados no son necesariamente los más adecuados para prosperar en un ambiente determinado.

Por otro lado, las poblaciones de las especies insulares endémicas han subsistido en las islas con tamaños precarios de población durante un tiempo claramente superior al de las especies no endémicas. Estas especies no endémicas o bien se han establecido más recientemente en las islas, o si este no fuera el caso, han sido capaces de mantener un flujo genético con sus poblaciones continentales que ha impedido la diversificación. Por ello, es de esperar que las poblaciones insulares de especies endémicas estén más deprimidas por endogamia y sean por ello más susceptibles a la extinción que las poblaciones de especies no endémicas por razones genéticas.

No existen razones demográficas o ecológicas obvias por las cuales las especies endémicas y las no endémicas deberían de diferir en propensión a extinguirse. Consecuentemente, ello indica que los factores genéticos, son responsables, al menos en parte, de la susceptibilidad que tienen los endemismos insulares a extinguirse (Frankham *et al.*, 2002). De hecho, las especies insulares se han extinguido mucho más frecuentemente que las especies continentales (Fernández-Palacios *et al.*, 2021).

Además, a diferencia de lo que ocurre en los continentes los archipiélagos están **fragmentados *per se***, es decir, al estar constituidos por diferentes islas, un mismo tipo de ecosistemas presente en todas las islas está necesariamente aislado en unas respecto a otras. Así pues, las especies que se establecen en estos lugares, comienzan desde la colonización una andadura independiente de otras poblaciones de la misma especie, comenzando paralelamente un camino hacia la diversificación en el que surgen combinaciones genéticas (haplotipos) exclusivos de cada población, por lo

que la diversidad genética de una especie insular está habitualmente estructurada de una forma poblacional. De facto, estas poblaciones aisladas genéticamente ya comenzaron su camino hacia la diversificación, es decir, son los endemismos del mañana (Fig. 10). Sin embargo, en los continentes, salvo en situaciones en las que, por la existencia de cordilleras, se asemejen a las islas, las combinaciones genéticas están presentes en todas las poblaciones de la especie, pues estas mantienen flujo genético entre sí.

Desde el punto de vista de la biología de la conservación, este hecho tiene una repercusión considerable, pues mientras que la pérdida de una población continental no supone necesariamente pérdida del acervo genético de la especie, cuando esto ocurre en las islas, sí suele ser el caso. Es decir, la unidad de conservación en las islas es la población, pues todas son genéticamente únicas, lo que implica tener que dedicar un esfuerzo mucho mayor en medios, tanto económicos como de personal, a la conservación de las mismas.

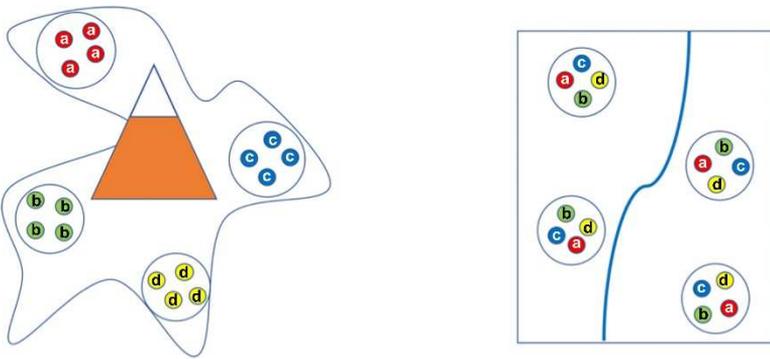


Fig. 10. Esquema comparativo de la estructura genética habitual de una especie insular y de otra continental caracterizadas ambas por poseer cuatro poblaciones con cuatro haplotipos diferentes (a, b, c, d). Mientras que en la especie continental (derecha) la diversidad genética se encuentra dentro de las poblaciones, pues todas comparten su acervo genético (los cuatro haplotipos) por mantener un flujo genético entre ellas ante la ausencia de accidentes geográficos de importancia que las aislen, en la isla (izquierda) cada población tiene una identidad genética diferenciada, es decir, la diversidad genética está entre las poblaciones, es decir, estructurada poblacionalmente, por existir un accidente geográfico insalvable que las aísla genéticamente. Elaboración propia.

Un suceso análogo desde el punto de vista genético al evento fundador, que sin embargo no requiere dispersión y que también es habitual en islas, ocurre cuando por diferentes causas una población tras haber sido diezmada hasta el umbral de su extinción comienza a recuperarse. Se dice entonces que la población ha sufrido un **cuello de botella** (Fig. 11).

El cuello de botella puede ser aleatorio, cuando por causas naturales, como sería el caso extremo de una colada de lava que arrasara a toda una población de tabaibas, excepto a los pocos individuos que por encontrarse en una cresta no fueran alcanzados, los individuos supervivientes no lo son por estar mejor adaptados a soportar el impacto al que se ven sometidas, sino exclusivamente por su ubicación física, de claro carácter aleatorio. También podría ocurrir, que los supervivientes lo sean debido a su capacidad para resistir una determinada enfermedad, por ejemplo, unos pocos conejos que resisten la mixomatosis transmitida por las pulgas que diezma a su población. En este caso, los escasos supervivientes transmitirán a las generaciones futuras su resistencia a esta enfermedad, por lo que una nueva irrupción de la misma será menos catastrófica. Este cuello de botella, al contrario que el ejemplo anterior, tiene un claro carácter determinístico.

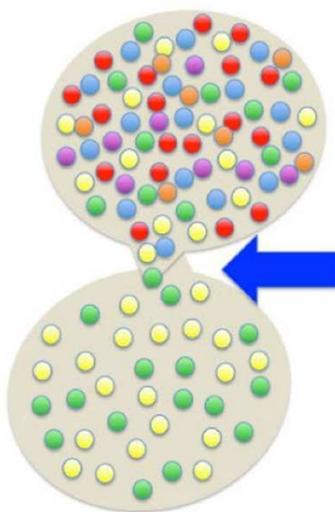


Fig. 11. Cuello de botella por el cual un impacto natural o antropogénico (flecha) diezma una población hasta un número muy pequeño de individuos, aunque sin llegar a acabar con ella. La base genética de la nueva población es más escasa porque una fracción importante de la variabilidad genética original no supera el cuello de botella. Fuente: <http://www.differencebetween.net/>

La tabla 5 nos ofrece, finalmente, un resumen comparativo de las principales características demográficas y genéticas de las poblaciones continentales frente a las insulares. Como puede apreciarse, estas diferencias son muy significativas y, en general, muestran un panorama de mayor vulnerabilidad en las poblaciones insulares, tanto por sus menores tamaños poblacionales, como por su menor variabilidad genética.

Tabla 5. Resumen comparativo de las propiedades genéticas y demográficas de las poblaciones continentales e insulares. Elaboración propia.

Características de la población	Continental	Insular
Extensión del rango de distribución	Grande	Pequeño
Rango de distribución original	Continuo	Fragmentado
Tamaño	Grande	Pequeño
Diversidad genética	Grande	Pequeña
Aislamiento geográfico	Bajo	Alto
Flujo genético	Grande	Pequeño
Fundación de la población	Difusión	Evento fundador
Distribución de la diversidad genética	Dentro de las poblaciones	Entre las poblaciones
Depresión por endogamia	Baja	Alta
Potencial adaptativo	Alto	Bajo
Riesgo de extinción/extirpación	Baja	Alta

Procesos ecológicos

Los procesos ecológicos que operan en las islas tienen su fundamento en la diferente intensidad competitiva inter-específica que existe entre continentes e islas, mucho más relajada en éstas debido tanto al empobrecimiento como a la disarmonía. Además, en las islas volcánicas, las recurrentes erupciones comportan la destrucción de los ecosistemas ya establecidos y la ganancia de nuevo territorio al mar que las circunda, que crea nuevas oportunidades para que las especies recién llegadas participen en las comunidades que han de desarrollarse en estos territorios primigenios.

En general, los procesos ecológicos tienden a que las especies recién llegadas desarrollen sus nichos fundamentales, es decir, exploten las condiciones para las que están fisiológicamente preparadas, lo que habitualmente no ocurre en los continentes, en donde su distribución está en gran medida restringida por la competencia con otras especies de requerimientos similares (nicho real). Ello dará lugar a cambios de gran magnitud que pueden incluir incrementos en la densidad, fenómeno conocido como **compensación de densidad**, debido a que recursos similares en ecosistemas comparables podrán albergar densidades de población más altas de las especies que han sido capaces de colonizar las islas, ante la ausencia de sus competidores continentales, que no pudieron hacerlo (Fig. 12). Sin embargo, la relajación de la competencia interespecífica y la compensación

de densidades genera una notable **intensificación de la competencia intraespecífica**, que es mucho más dura al poseer todos los individuos de la especie en cuestión los mismos requerimientos ecológicos para su supervivencia.

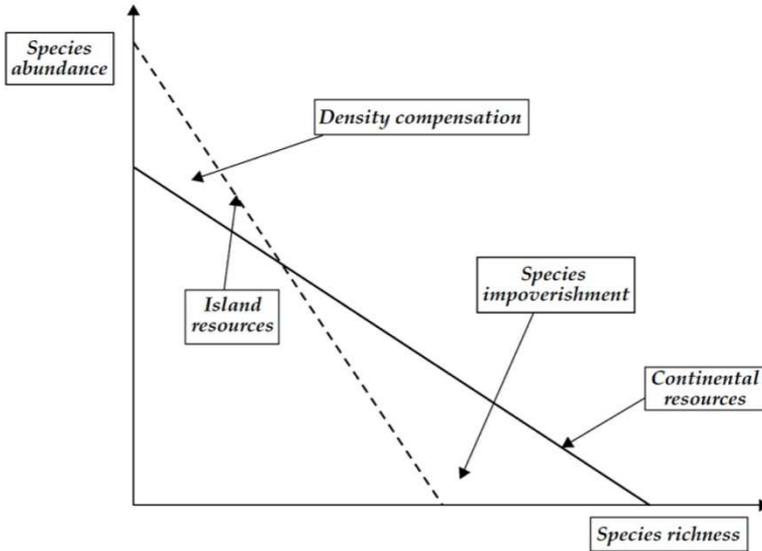


Fig. 12. La compensación de densidades surge como consecuencia del empobrecimiento insular en especies y de la existencia de recursos disponibles por la ausencia de las especies que habitualmente los explotan en el continente. Fuente: Olesen *et al.*, 2002.

Otra manifestación habitual de la **relajación ecológica** ante la ausencia de competidores es la ampliación del rango de los recursos explotados, cuantificable, por ejemplo, en una mayor variación respecto al continente, en el rango altitudinal en el que se disponen las plantas, en el tamaño de las semillas que alimentan a un herbívoro o en el de las presas que alimentan a un carnívoro.

Otro fenómeno interesante ligado a la disonancia en las plantas que han colonizado las islas es la **sustitución de polinizadores y/o dispersores** del continente que no han podido llegar, por especies que habitualmente no ejercen estos papeles en el continente. Por ejemplo, el llamativo rol de los reptiles insulares como polinizadores o dispersores, tiene su fundamento en que la competencia intra-específica, o sea la que se produce entre los individuos de la misma especie, que en las islas está sobredimensionada por las altas densidades que adquieren las poblaciones de las especies que han

logrado establecerse ante la ausencia de sus competidores continentales, empuja a los lagartos a explotar recursos desconocidos, premiando a los más originales con alimentos como el néctar de las flores (saurogamia) o los frutos de la planta (saurocoria). Por ejemplo, de los 38 casos conocidos de saurogamia, 36 proceden de islas y dos de penínsulas (Baja California y Florida) (Olesen & Valido, 2003); También se caracterizan los lagartos insulares por poseer una dieta mayoritariamente herbívora, en contraste con la mayoritariamente carnívora de los lagartos continentales (van Damme, 1999), probablemente por la necesidad de mayores recursos energéticos para mantener cuerpos más grandes. La digestión de la materia vegetal requiere mayor tiempo de reposo al sol, algo que, en las islas, por la menor cantidad de predadores presentes en estas, es más habitual.

También ocurre en las islas una **alteración significativa de la estructura de las redes de interacción entre animales y plantas**, fundamentalmente la polinización y la dispersión, por la ausencia en las islas de muchas de las especies animales que asumen estos roles en el continente. En general, el primer elemento que llama la atención es un significativo **incremento de la conectancia de las matrices de polinización y dispersión**, es decir, el hecho de que la fracción porcentual de casillas ocupadas al representar los polinizadores (o dispersores) frente a las plantas que polinizan (o dispersan) es mucho mayor en islas que en los continentes, y ello ocurre fundamentalmente por la **aparición del rol de supergeneralista** tanto en determinadas plantas insulares, que son polinizadas (y/o dispersadas) por muchos animales diferentes, como en determinados animales, que polinizan (y/o dispersan) a muchas plantas diferentes.

Otros fenómenos muy interesante ligados a las islas son el doble mutualismo y la dispersión secundaria. Por **doble mutualismo** entendemos el doble servicio que un animal presta a una planta, polinizándola primero y, posteriormente, dispersándola. Se ha demostrado que, aunque este fenómeno también se da en continentes, alcanza mayor prevalencia en islas probablemente por la mayor pobreza de polinizadores y dispersores existente (Fúster *et al.*, 2020). Finalmente, por **dispersión secundaria**, fenómeno no exclusivo, pero sí importante en las islas, se entiende la dispersión de una semilla debida a la depredación de su dispersor; por ejemplo, cuando un lagarto tras comer un fruto es depredado por un cernícalo y transportado mucho más lejos, sin que la semilla pierda viabilidad, lo que beneficia a la planta.

Por último, solo en islas se observan comportamientos tan raros como que passeriformes se alimenten de la sangre de las aves que desparasitan. Este es el caso del tordo de Tristán da Cunha (*Turdus eremita*), al que se le ha observado bebiendo sangre del pingüino de Moseley (*Eudyptes moseleyi*), o el más conocido de *Geospiza septentrionalis*, un pinzón endémico de las islas

de Wolf y Darwin (Galápagos), de pico afilado propio de insectívoros que desparasita al alcatraz de Nazca (*Sula granti*). Estas islas son tan secas que es posible que su comportamiento hematófago evolucionara por la necesidad de apagar la sed.

Procesos evolutivos

Solo las especies incapaces de mantener un flujo genético con las poblaciones continentales de las que proceden podrán diversificarse en las islas. Por ejemplo, una libélula que debido a su elevado poder de dispersión sea capaz de colonizar espontáneamente la isla, no diversificará pues las poblaciones insulares no llegan a aislarse genéticamente de las continentales. Por ello esa libélula tendrá en la isla un estatus biogeográfico de **especie nativa no endémica** y contará con poblaciones continentales e insulares. Sin embargo, un escarabajo, que solo pudo alcanzar la isla por un evento azaroso, tendrá inicialmente, cuando el evento fundador sea reciente, este mismo estatus biogeográfico, pero, al carecer de un gran poder de dispersión, y debido a la incapacidad de intercambiar material genético con las poblaciones continentales originales, comenzará con el tiempo un proceso de diversificación progresivo hasta convertirse en una o varias **especies neoendémicas** de la isla (Fig. 13).

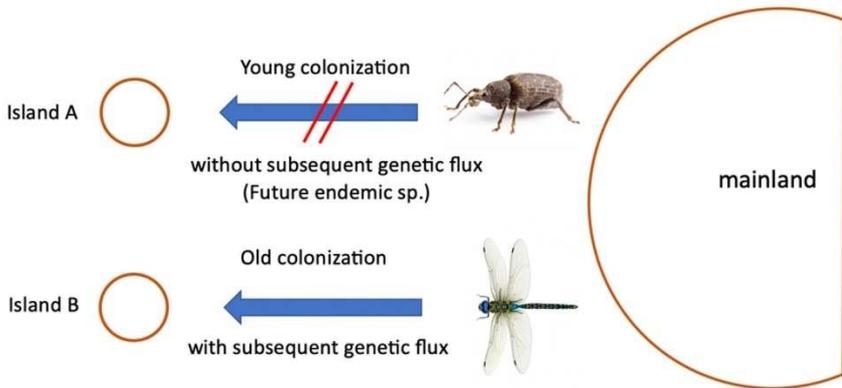


Fig. 13. Solo las especies incapaces de mantener un flujo genético con las poblaciones continentales de las que proceden podrán diversificarse en las islas. Aunque inicialmente libélula y escarabajo sean especies nativas no endémicas, con el paso del tiempo la libélula debido a su elevado poder de dispersión no se diversificará, quedando como una especie nativa no endémica que contará con poblaciones continentales e insulares, mientras que el escarabajo, que solo pudo alcanzar la isla por un evento azaroso, al carecer de un gran poder de dispersión, comenzará con el tiempo un proceso de diversificación hasta convertirse en una o varias especies neoendémicas de la isla. Elaboración propia.

Si el aislamiento reproductivo persiste a largo plazo en las islas, se inician procesos evolutivos que tienden a culminar con la formación de nuevas especies exclusivas de estas, conocidas como neoendemismos, las cuales se diferencian claramente de sus ancestros continentales. En otras palabras, la capacidad de dispersión de las especies será determinante en su evolución. Así, las especies que carecen de medios para dispersarse a larga distancia, como los grandes mamíferos, estarán siempre ausentes de las islas, a menos que sean introducidas por humanos. Por el contrario, las especies con gran capacidad de dispersión, como helechos, hongos, musgos o libélulas, podrán colonizar las nuevas islas con relativa facilidad, estableciendo nuevas poblaciones insulares de especies de amplia distribución. En estos grupos taxonómicos, la endemidad será nula o muy baja.

Sin embargo, desde el punto de vista evolutivo, el grupo más interesante es el de las especies que tienen cierta capacidad de dispersión y que, por algún evento azaroso, han logrado llegar a las islas. Dado que su limitada capacidad de dispersión impide a estos fundadores de nuevas poblaciones insulares intercambiar genes con las poblaciones continentales originales de las que proceden, se crean las condiciones de aislamiento reproductivo imprescindibles para la formación de nuevas especies. La diversificación que ocurre una vez que la población insular se aísla de la población continental ancestral puede seguir diferentes rutas (Fig. 14).

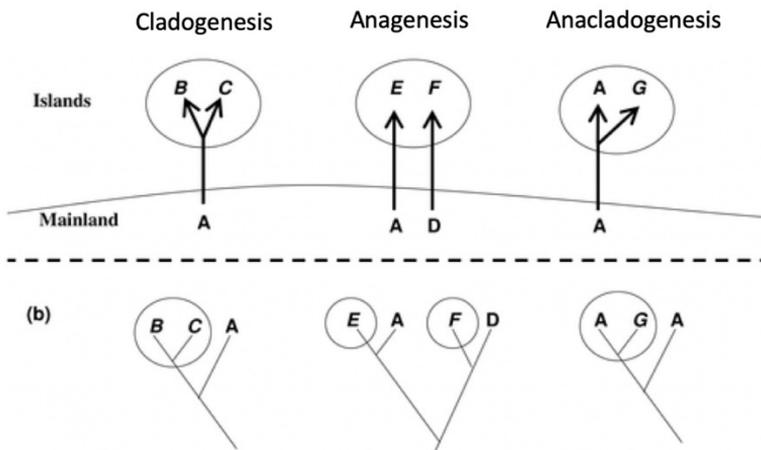


Fig. 14. Representación de los diferentes resultados posibles de la diversificación en islas y su plasmación filogenética. Fuente: Kisel & Barraclough, 2010.

Cuando el aislamiento insular es suficiente para detener el flujo genético de una especie, pero no tanto como para evitar que otros linajes colonicen la

isla y ocupen nichos vacíos, se produce un proceso evolutivo conocido como **anagénesis** o evolución filética. Este proceso implica un cambio progresivo dentro de un linaje, donde la especie progenitora (A) se extingue al dar lugar a una nueva especie (B). En realidad, no ocurre una extinción real (por ejemplo, por colapso de una población), sino que simplemente desaparece un nombre (A) para ser reemplazado por otro (B). Este tipo de extinción se denomina **pseudoextinción**. De hecho, la biodiversidad del lugar no aumenta ni disminuye, sino que una especie es sustituida por otra. La suma del progenitor y la especie descendiente a veces se conoce como **cronoespecie**. No debemos confundir un proceso cladogenético talado por extinciones, con un proceso anagenético. Para diferenciarlos, es esencial contar con información relativa a los fósiles.

Sin embargo, cuando el aislamiento insular no solo impide el flujo genético de una especie, sino también la llegada de otros linajes que ocupen nichos vacíos, ocurre un proceso evolutivo conocido como **cladogénesis** o radiación (también denominada filogénesis). En este proceso, un ancestro colonizador se diversifica en dos o más especies y se extingue. Finalmente, la **anacladogénesis** es un proceso de cambio evolutivo dentro de un linaje, menos frecuente, en el que la especie progenitora sobrevive junto a la o las especies derivadas.

La anagénesis suele ser más común en islas pequeñas, bajas y cercanas, donde hay menos nichos vacíos debido a la mayor probabilidad de ser colonizados. En cambio, la cladogénesis o radiación es más común en islas grandes, altas y aisladas. La radiación generalmente ocurre en la **zona de radiación** (MacArthur & Wilson, 1967), es decir, el rango de distancias al continente en el que la capacidad de dispersión de un taxón está cerca de su límite, lo que aumenta las posibilidades de radiación debido a la existencia de muchos nichos vacíos y la limitación del flujo genético con las poblaciones continentales.

La cladogénesis o radiación resultante puede ser **adaptativa**, cuando la selección natural dirige el proceso de diversificación, o no adaptativa, cuando es la deriva genética la que lo conduce. Mientras que la existencia de importantes recursos sin explotar genera radiación adaptativa, dando lugar a especies que comparten ancestro y que pueden coexistir al explotar recursos diferentes en un mismo lugar, el aislamiento de las poblaciones debido a la compleja orografía insular da lugar a la especiación geográfica. Esto crea nuevas especies alopátricas que comparten ancestro y explotan recursos similares en lugares diferentes (radiación **no adaptativa**).

Los archipiélagos como máquinas de diversificación

Los archipiélagos volcánicos, es decir, aquellos compuestos por dos o más islas que nunca han estado unidas a los continentes, o los **meta-**

archipiélagos, es decir, archipiélagos de archipiélagos, como Polinesia, Macaronesia o el Caribe (Whittaker *et al.* (2018), pueden considerarse auténticas *máquinas de diversificación*. Estos entornos evolucionan constantemente, dando lugar a nuevas especies (neoendemismos). ¿Por qué ocurre esto? Los archipiélagos oceánicos tienen una serie de características únicas debido a su origen geológico, ya sea por puntos calientes mantélicos o arcos volcánicos. Estas características incluyen:

1. Naturaleza fragmentada: Los archipiélagos consisten en un número variable de islas. Esto es crucial porque existe un requisito mínimo de superficie para que ocurra la especiación simpátrica en una isla, y este valor puede variar enormemente según el taxón (Kisel & Barraclough, 2010). Mientras que las plantas vasculares, los insectos ápteros o los moluscos pueden especiar en áreas pequeñas, los reptiles, aves o mamíferos requieren grandes superficies. Por ejemplo, no se conoce especiación simpátrica de aves en islas menores que Madagascar (Losos & Ricklefs, 2009). Algunos taxones que pueden dispersarse fácilmente en tierra son incapaces de cruzar cuerpos de agua, lo que permite la especiación alopátrica en archipiélagos con múltiples islas. Una vez que la especiación alopátrica consolida los mecanismos de aislamiento reproductivo, las nuevas especies pueden recolonizar la isla original y coexistir en simpatria. Este «efecto archipiélago» explica por qué islas de superficie similar tienen mayor diversidad si forman parte de un archipiélago (como La Palma) comparado con islas aisladas (como Madeira) (Price *et al.*, 2018).

2. Diversidad de características insulares: Las islas de un archipiélago pueden tener diferentes áreas, altitudes, grados de aislamiento y edades geológicas, lo que incrementa exponencialmente la variedad de hábitats, nichos, presiones ambientales y rutas evolutivas.

3. Actividad volcánica recurrente: Los procesos volcánicos, como erupciones, deslizamientos gravitacionales y tsunamis, destruyen y esterilizan parcialmente las islas, creando constantemente nuevos territorios para colonización.

4. Creación de *kípukas*: La actividad volcánica genera *kípukas* (ecosistemas originales rodeados de lava) donde especies con baja capacidad de dispersión pueden quedar aisladas y divergir alopátricamente, aumentando el nivel de endemidad.

5. Ontogénesis de islas volcánicas: Las islas formadas por puntos calientes pasan por fases de desarrollo desde su formación submarina hasta su eventual desaparición. Esta variación constante fomenta la radiación adaptativa en islas grandes y altas y la no-adaptativa en islas con topografía compleja (*General Dynamic Model*, Whittaker *et al.*, 2008).

6. Cambios eustáticos del nivel del mar: Los cambios en el nivel del mar afectan la emersión y sumersión de guyots, alterando drásticamente la configuración de los archipiélagos y su conectividad. Las fusiones y fisiones reiteradas de islas cercanas fomentan la diversificación (*Glacial Sensitive Model*, Fernández-Palacios *et al.*, 2016).

Estas características únicas hacen que los archipiélagos oceánicos sean entornos propicios para la especiación continua y la formación de nuevas especies endémicas.

Síndromes de la insularidad

La vida en las islas, como hemos visto, ocurre bajo condiciones diferenciadas de las continentales, caracterizadas por el empobrecimiento y la disarmonía. Estas condiciones aumentan la disponibilidad de recursos espaciales y alimenticios (nichos ecológicos), al tiempo que relajan la competencia interespecífica e intensifican la competencia intraespecífica. Como resultado, la vida en las islas tiende a desarrollar ciertas tendencias que se repiten sistemáticamente a lo largo de diferentes islas y taxones. Este fenómeno es conocido como la regla de la insularidad o, más específicamente, como los **síndromes de la insularidad** (Tabla 6).

Tabla 6. Síndromes evolutivos más importantes que afectan a la fauna y flora insular. Elaboración propia.

Animales	Plantas
Cambio de tamaño (gigantismo/enanismo)	Lignificación secundaria
Pérdida de la capacidad de volar	Pérdida de la capacidad de dispersión
Reducción del tamaño de la puesta	Tendencia hacia la dioecia
Mansedumbre	Pérdida de defensas anti-herbivoría
Relajación de la territorialidad	Pérdida de defensas anti-incendios
Tendencia a la partenogénesis	Anemofilia
Melanismo	Pérdida de la atracción floral

El síndrome de la insularidad en animales lleva a que las especies insulares tiendan a desarrollar comportamientos inusuales (relajación de la territorialidad, mansedumbre, disminución del tamaño de la puesta, etc.) y adaptaciones morfológicas (enanismo, gigantismo, pérdida de la capacidad de dispersión, melanismo, etc.) que las hacen mejores competidoras en las islas. En este trabajo nos centraremos en los síndromes más importantes tanto en animales:

- Cambio de tamaño (gigantismo/enanismo)
- Pérdida de la capacidad de volar

- Reducción del tamaño de la puesta
- Pérdida de la capacidad defensiva

como en plantas:

- Lignificación secundaria
- Pérdida de la capacidad de dispersión
- Tendencias hacia el dimorfismo sexual (dioecia) y anemofilia
- Pérdida de defensas frente a herbívoros o incendios

Gigantismo vs enanismo

Una de las evidencias más llamativas de cómo varían los animales insulares respecto a los continentales es en el cambio de tamaño que muchos experimentan respecto a sus parientes más cercanos en el continente. Este cambio de tamaño se puede manifestar de dos formas diferentes, que son el gigantismo y el enanismo. En general, hablamos de gigantismo insular cuando los animales insulares son mayores que sus parientes continentales más próximos, y de enanismo, cuando los animales insulares son más pequeños que los continentales. Desde que Foster (1964) formulara esta regla para los mamíferos, se ha ido comprobando cómo afecta también al resto de los vertebrados y, incluso, a ciertos invertebrados insulares.

Las islas del Mar Mediterráneo son o, mejor dicho, han sido, un excelente ejemplo de cómo estas biotas insulares han desarrollado simultáneamente tendencias hacia el enanismo y el gigantismo. Por ejemplo, el registro fósil nos ha permitido conocer que la musaraña gigante del Gárgano (*Deinogalerix koenigswaldi*) era cien veces más pesada que su pariente continental más próximo y el elefante enano de Sicilia (*Palaeoloxodon falconeri*) pesaba menos del 1% que su ancestro continental (Lomolino *et al.*, 2017).

Se han formulado muchas hipótesis para explicar estos cambios tan llamativos, pero, en general, se basan en la relajación de la competencia y de la predación que ocurre en las islas respecto a los continentes para aquellas especies que logran alcanzarlas. El tamaño que posee una especie en el continente es un compromiso entre el recurso alimenticio que explota habitualmente y la presencia de competidores y depredadores. Si el marco ecológico cambia debido a la incapacidad de muchos de esos competidores o depredadores de colonizar las islas, el tamaño de las especies insulares también variará, al verse liberado de tales ataduras y tiende a situarse en torno al tamaño óptimo para el recurso que se explota. De manera que si disuades a tus predadores continentales con un tamaño pequeño, sin la presencia de estos, desarrollas un tamaño mayor, por lo que estaríamos ante el **gigantismo insular** (propio de insectívoros, roedores, lagomorfos, etc.). Por el contrario, si tu tamaño en presencia de los predadores continentales es grande para

intimidarles, sin ellos el tamaño disminuirá hacia el apropiado para el recurso que explota, haciéndote más pequeño (**enanismo insular**), propio de elefantes, ciervos, e hipopótamos, entre otros.

Los efectos del impacto humano en la distribución original y de los tamaños de los vertebrados en las islas del Mediterráneo fue demoledor, fundamentalmente mediante la extinción de todos los mamíferos, aves ápteras y tortugas gigantes tras su llegada y con la introducción de nuevos ungulados salvajes, transformado por completo la distribución original de tamaños y borrando definitivamente el síndrome del tamaño en estas islas.

El efecto del paso del tiempo en la evolución del tamaño de los mamíferos insulares es también evidente, sobre todo, al comparar las diferencias entre poblaciones según el tiempo de residencia en las islas. Los animales introducidos por los humanos durante los últimos 400 años no muestran variaciones respecto a sus poblaciones continentales, mientras que aquellos que fueron introducidos durante el Holoceno, ya muestran un patrón, aunque ni mucho menos tan evidente como el que exhibieron los mamíferos ya extintos.

Pérdida de la capacidad de volar

La pérdida de la capacidad de volar es otro síndrome presente en muchas especies de aves y de insectos insulares. Puede parecer paradójico que estando las islas oceánicas tan aisladas existan en ellas tantas especies ápteras, pues parece evidente que solo los grandes voladores estarían en condiciones de colonizarlas. Sin embargo, una vez colonizadas existe una gran fuerza selectiva hacia la pérdida de dicha capacidad de dispersión, especialmente en aves e insectos.

Ejemplos conocidos incluyen los moas de Nueva Zelanda (*Dinornis*), el ave elefante de Madagascar (*Aepyornis*), el *kagu* de Nueva Caledonia (*Rhynochetos jubatus*), los dodos extintos de Mauricio y Rodrigues (*Raphus cucullatus* y *Pezophas solitaria*, respectivamente), el *kakapó* neozelandés (*Strigops habroptilus*, el único loro áptero) o los extintos rascones ápteros de Azores (*Rallus carvaoensis*, *R. montivagorum* y *R. nanus*) y Madeira (*Rallus lowei* y *R. adolfocaesaris*). Por su parte, los insectos ápteros están presentes en todas las islas oceánicas, incluyendo las *wetas* (Anostostomidae) neozelandesas y los escarabajos macaronésicos y subantárticos (Fernández-Palacios *et al.*, 2021).

Disminución del tamaño de la puesta

Un elemento muy interesante del síndrome de la insularidad es la disminución del tamaño de la puesta en las islas, es decir, el tener menos

descendientes que especies continentales comparables. Desde hace tiempo se sabe que el tamaño de las puestas de las aves se incrementa con la latitud y disminuye en ambientes insulares cuando son comparados con las costas continentales situadas en la misma latitud. Según Covas (2012) el tamaño de las puestas en aves disminuye con el área y con el aislamiento de la isla, mientras que en determinados linajes también con el grado de endemidad de la especie insular. Esta menor puesta podría estar propiciando una mayor inversión por individuo, y consecuentemente, propiciándoles una mayor longevidad.

Se han utilizado diferentes argumentos para explicar este hecho. Algunas hipótesis resaltan la mayor benignidad o predictibilidad del clima insular frente al continental, lo que no requiere tener grandes puestas para superar contingencias climáticas imprevisibles, mientras que otras se centran en la ausencia o menor importancia en ambientes insulares de parásitos o depredadores, y consecuentemente, una mayor opción de sacar adelante una camada inferior.

Pérdida de la agresividad

Con este término estamos analizando simultáneamente dos cambios etológicos muy significativos en las islas. Por un lado, la mansedumbre, o ingenuidad frente al predador y, por otro lado, la relajación de la territorialidad, es decir, defender territorios más pequeños o permitir la presencia de otros individuos de la misma especie en sus territorios. La mansedumbre tiene como origen la falta de contacto con los predadores (incluidos los humanos), por la ausencia de estos en las islas, de tal manera que cuando son introducidos en las islas, las presas, al verlos, carecen de medidas de protección ante ellos (como esconderse, huir, enfrentarse a ellos) sucumbiendo generalmente. Este fenómeno es el causante de muchísimas extinciones insulares.

El otro fenómeno es la relajación de la territorialidad, que puede manifestarse de diferentes formas: (i) territorios más reducidos, (ii) mayor solapamiento con territorios vecinos, (iii) aceptación de subordinados en el territorio, (iv) agresividad reducida o (v) abandono de la defensa territorial (Stamps & Buechner, 1985). Estos cambios suelen asociarse a densidades inusualmente altas, a la expansión de nichos, a la menor fecundidad o a la producción de una progenie menor, pero más competitiva. Ello puede deberse al hecho de que, al ser las densidades mayores, el esfuerzo en defender un territorio más amplio es inasumible o al hecho de que al haber más recursos disponibles, puedan satisfacer sus exigencias en superficies menores.

Lignificación secundaria

Por lignificación secundaria insular entendemos la tendencia por la cual ancestros herbáceos evolucionan hacia descendientes leñosos en las islas. Por lo tanto, aquí no entran en consideración las especies leñosas que ya alcanzaron las islas con estas características (por ejemplo, los árboles de la laurisilva macaronésica) a lo que llamaremos leñosidad o lignificación basal, sino a las especies que desarrollaron el hábito leñoso una vez en las islas tras la llegada de un ancestro herbáceo. En Canarias se ha registrado una cuarentena de transiciones independientes de ancestros herbáceos a descendientes leñosos (Zizka *et al.*, 2022). Las hipótesis que tratan de explicar esta tendencia son múltiples, entre ellas la ausencia de competidores, la ausencia de herbívoros, la inexistencia de una estación adversa a lo largo del año, la escasez de polinizadores o la resistencia al embolismo ligada al estrés hídrico (Whittaker *et al.*, 2023).

Pérdida de la capacidad de dispersión

Entendemos por pérdida de la capacidad de dispersión en islas el fenómeno por el cual las especies que fueron capaces de colonizarlas inicialmente evolucionan hacia la posesión de frutos desprovistos o con mecanismos de dispersión atenuados, debido a que invertir en ello deja de tener sentido una vez alcanzada la isla. Ello puede ocurrir por la disminución de la funcionalidad de las estructuras dispersivas (por ejemplo, vilanos más pequeños que eviten que los frutos sean dispersados al mar) o porque aumenta el peso de frutos o semillas y aunque las estructuras dispersivas no hayan variado, dejan de ser funcionales (Whittaker *et al.*, 2023).

Tendencias hacia el dimorfismo sexual (dioecia) y anemofilia

La dioecia consiste en la separación de flores con sexos diferentes en individuos diferentes (es decir, la existencia de individuos machos e individuos hembras) y se supone que es una forma de minimizar el riesgo de depresión por endogamia en poblaciones pequeñas, algo habitual en islas. Al igual que ocurre con la lignificación, la dioecia puede ser basal, cuando los ancestros que colonizaron la isla ya eran dioicos (como muchos árboles de la laurisilva macaronésica) o derivada, si el ancestro es hermafrodita, es decir, posee flores bisexuales, y da lugar a descendientes dioicos.

Por su parte, la anemofilia, es la tendencia por la cual algunos ancestros polinizados por insectos en el continente, dan lugar, debido a la general escasez de insectos polinizadores en el medio insular, a descendientes polinizados por el viento en las islas (Whittaker *et al.*, 2023).

Pérdida de defensas frente a herbívoros o incendios

Finalmente, uno de los síndromes de la insularidad más llamativos es la pérdida de mecanismos de defensa que ocurre en las plantas insulares debido a la ausencia de grandes herbívoros en las islas. De esta forma, defensas físicas que tienen sentido en los continentes para defenderse de herbívoros vertebrados, como espinas, tomento, ceras, etc. tienden a desaparecer en las plantas insulares por la general ausencia de los mismos. Sin embargo, las sustancias químicas (como alcaloides, terpenos o taninos) que los protegen de los invertebrados fitófagos en el continente sí tienden a permanecer en las plantas insulares, pues las plantas experimentan en las islas una presión similar. También se han postulado que el efecto atemperador del océano rebaja la frecuencia de incendios en medios insulares y ello conlleva que los mecanismos de protección anti-incendios se relajen, por ejemplo, produciendo los árboles insulares cortezas menos gruesas. No es este, desde luego, el caso del pino canario.

La sobresaliente biodiversidad insular

Como ya hemos visto, pese a constituir apenas un 6,7% de la superficie emergida del Planeta, las islas contribuyen de una forma desproporcionada a la biodiversidad global, con un valor en torno al 20% de las especies conocidas, muchas de ellas exclusivas de una única isla o de un único archipiélago. A esta importante biodiversidad insular podríamos incorporar la gran biodiversidad aportada por los lagos, que en realidad se comportan como islas de agua en un mar de tierra, y dentro de estos, especialmente los que han estado mucho tiempo aislados, como los grandes lagos africanos, como el lago Victoria, Tanganika y Malawi, o los asiáticos como el mar Caspio o el lago Baikal. Sin embargo, como veremos a continuación, la gran mayoría de las islas existentes no contribuyen de una forma importante a la biodiversidad global, sino solo algunas en las que se han dado procesos importantes de diversificación y, consecuentemente, presentan gran endemidad.

Pero, ¿qué hace realmente que las islas sean lugares tan excepcionales para la biodiversidad? Las islas son simultáneamente museos y laboratorios evolutivos. Las islas son museos debido a la suave afección de las glaciaciones a las islas por el efecto atemperador del océano, lo que, junto con las oportunidades de migración vertical por la importante altura de las islas volcánicas, permiten la supervivencia de especies relictas desaparecidas en los continentes, llamados paleoendemismos. Y son laboratorios evolutivos, pues el empobrecimiento ligado a un aislamiento importante y duradero crea oportunidades ecológicas que generan radiación adaptativa. La fácil erodibilidad de las rocas volcánicas hace que la erosión resulte en una

importante complejidad topográfica, que crea oportunidades de aislamiento y, consecuentemente, de especiación geográfica. Por lo tanto, la posesión de paleoendemismos debida a su carácter de museo y la producción de neoendemismos debido a su carácter de laboratorio evolutivo genera una alta biodiversidad.

Las islas como museos

Una de las características habituales que se han atribuido a las islas es su capacidad de convertirse en museos en los que se exhiben especies, e incluso comunidades enteras, otrora abundantes en los continentes y ya desaparecidas de éstos. Este fenómeno ha sido denominado **relictualismo**, y por derivación, los fósiles vivientes que se exhiben en sus vitrinas, se denominan especies o comunidades relicticas o, más correctamente, endemismos antiguos o paleoendemismos (Cronk, 1997). En general, se trata de especies o comunidades que presentaron en el pasado una distribución mucho más amplia que en el momento actual, y que, por diferentes vicisitudes, generalmente de índole climático (glaciaciones, desertizaciones) o biótico (llegada de competidores o depredadores), restringen hoy en día su distribución a alguna isla o grupos de islas, no afectadas por dichos eventos.

Habitualmente, las islas están mejor capacitadas para hacer frente a los grandes cambios climáticos que asolan los continentes (por ejemplo, las glaciaciones del Pleistoceno) por dos motivos diferenciados. En primer lugar, por el efecto atemperador que ejercen los océanos que las rodean, que posibilitan que los inviernos sean más cálidos y los veranos más frescos que en los continentes. Y, en segundo lugar, debido a que la habitual elevada altitud que poseen las islas volcánicas permite que, en las islas, las especies y comunidades pueden migrar altitudinalmente, hacia la costa o hacia la cumbre, evitando condiciones térmicas e hídricas inadecuadas en solo pocos centenares de metros.

Ello requiere que las islas alcancen una altitud determinada, pero en general los archipiélagos volcánicos suelen contar con islas altas que actuarían de refugio climático (por ejemplo, los puntos más altos de España y Portugal son los volcanes del Teide en Canarias y el Pico en Azores, respectivamente). Estas migraciones hacia refugios pueden suponer miles de km en los continentes, a lo que además habría que añadir que, en el caso de Europa, al contrario que en Norte América, los obstáculos a superar tienen una distribución longitudinal (Alpes, Pirineos, Cáucaso, Mediterráneo), lo que les hace insuperables para muchas especies.

Un tercer elemento que contribuye al relictualismo es la supervivencia en las islas de formas excluidas competitivamente por novedades evolutivas en los continentes que, por su aislamiento, nunca llegaron a las islas.

Ejemplos de estos paleoendemismos incluyen los árboles de la laurisilva macaronésica (*Apollonias*, *Heberdenia*, *Ocotea*, *Persea*, *Pleiomeris*, *Persea* y *Visnea*) (Fernández-Palacios *et al.*, 2017) (Fig. 15), la planta *Amborella trichopoda* de Nueva Caledonia, especie hermana del resto de las angiospermas que constituye el único linaje jurásico superviviente (160 M años) (Pillon & Buerki, 2017), o *Lactoris fernandeziana*, una planta del archipiélago de Juan Fernández, que constituye el único miembro del orden Lactoridales, un taxón muy primitivo (90 M años) que pudo haber desempeñado un rol importante en la evolución de las angiospermas (Stuessy *et al.*, 1998). Entre los animales paleoendémicos insulares podemos citar a los tuataras neozelandeses (*Sphenodon* spp.) o a las tortugas gigantes de Galápagos (*Chelonoides* spp.) o de Aldabra (*Aldabrachelys gigantea*) (Lomolino *et al.*, 2017).

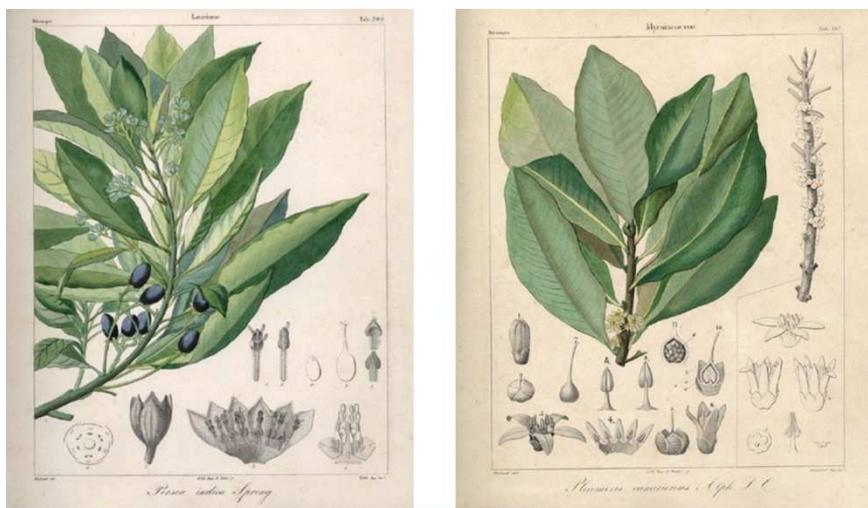


Fig. 15. A la izquierda el viñático (*Persea indica*) y a la derecha el delfino (*Pleiomeris canariensis*), dos árboles paleoendémicos de la laurisilva macaronésica, distribuidos en la cuenca mediterránea durante el Pleistoceno tardío. Fuente: Webb & Berthelot, 1836-1850.

Las islas como laboratorios evolutivos

El producto habitual del aislamiento reproductivo es el surgimiento de nuevas especies exclusivas que tienden a explotar los recursos disponibles en las islas. Este proceso de formación de muchas especies a partir de un único ancestro se denomina radiación y, como ya hemos visto, puede tener carácter adaptativo, cuando la formación de las nuevas especies ha sido guiada por la presión de la selección natural, lo que ocurre cuando las poblaciones tienen

una importante cantidad de individuos, o no adaptativo, cuando la formación de las especies ha sido guiada por el azar, o deriva genética, ligada a poblaciones de pocos individuos. Aunque la mayor parte de los linajes insulares no diversifican, aquellos que lo hacen, contribuyen de forma desproporcionada a la endemismo (Fig. 16 y tabla 7).

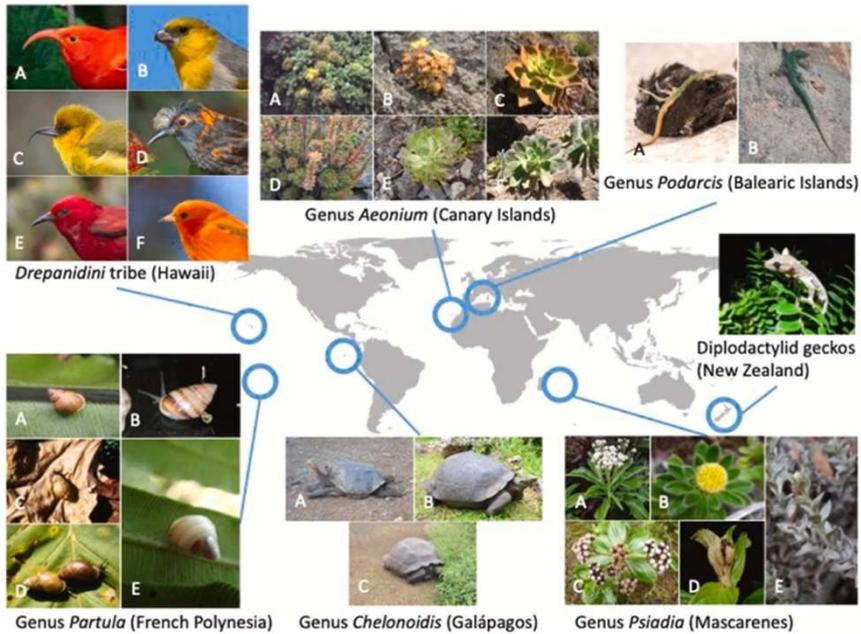


Fig. 16. Algunos ejemplos icónicos de procesos de radiación en islas. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

La combinación de todos estos factores facilita muchos procesos biogeográficos, ecológicos y evolutivos, que resultan en altas tasas de especiación. Ejemplificando en las islas Canarias, en una isla suficientemente elevada (como Tenerife o La Palma), la radiación adaptativa puede generar nuevas especies que exploten hábitats y recursos diversos distribuidos de costa a cumbre. Si, por el contrario, la isla se encuentra fuertemente diseccionada por la erosión (como Gran Canaria o La Gomera), la vicarianza entre diferentes barrancos o valles contribuirá a una radiación geográfica no adaptativa. Esta vicarianza puede surgir también como producto de las reiteradas fusiones y fisiones de islas adyacentes ligadas a las regresiones y transgresiones marinas pleistocenas (como ocurrió con Lanzarote y Fuerteventura). Cuando la dispersión entre islas del mismo archipiélago es importante, el panorama se complica aún más, con la aparición de sucesos

como: (i) la colonización de nuevas islas desde las más antiguas; (ii) las dobles invasiones, es decir, un segundo establecimiento del mismo ancestro bastante después del primero bien desde el continente o desde otra isla; y (iii) las retro-colonizaciones, es decir, el salto de una especie insular al continente del que procede su ancestro. De esta forma, las islas son muy biodiversas, y las Canarias en concreto, contribuyen a la biodiversidad global con muchas radiaciones, algunas de las cuales son ejemplos icónicos, como la de los gorgojos del género *Laparocerus*, los caracoles del género *Napaeus* o *Hemicycla*, las arañas del género *Dysdera*, los lagartos del género *Gallotia*, los bejeques del género *Aeonium* o los tajinastes del género *Echium*, algunas de las cuales también están extendidas a otros archipiélagos macaronésicos.

Tabla 7. Ejemplos sobresalientes de radiaciones ocurridas en linajes botánicos y zoológicos en islas. Entre paréntesis, el número de especies presentes y extintas de los diferentes linajes. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

Archipiélago	Taxones animales	Taxones vegetales
Caribe	Lagartos <i>Anolis</i> (ca. 150)	Palmeras <i>Coccothrinax</i> (48) y <i>Copernicia</i> (19)
Galápagos	Pinzones de Darwin (<i>Geospiza</i>) (15)	<i>Scalesia</i> (Asteraceae) (15)
Hawái	Moscas <i>Drosophila</i> (ca. 1000), grillos Trigonidiinos (173), mieleros (65)	<i>Brighamia</i> , <i>Cyanea</i> , <i>Clermontia</i> , <i>Delissea</i> , <i>Lobelia</i> , (Campanulaceae) (125), <i>Cyrtandra</i> (Gesneriaceae) (58)
Macaronesia	Gorgojos <i>Laparocerus</i> (236), caracoles <i>Napaeus</i> (74), arañas <i>Dysdera</i> (72)	Clado <i>Aeonium</i> (Crassulaceae) (60), clado <i>Sonchus</i> (Asteraceae) (35), <i>Echium</i> (Boraginaceae) (29)
Madagascar	Lemures (ca. 100), aves Vangas (21)	<i>Dombeya</i> (Malvaceae) (170), palmeras <i>Dyopsis</i> (162), <i>Psychotria</i> (Rubiaceae) (100), <i>Helichrysum</i> (Asteraceae) (100)
Mascareñas	Perenquenes <i>Phelsuma</i> (40)	<i>Psiadia</i> (Asteraceae) (26), <i>Pandanus</i> (Pandanaeae) (22)
Nueva Caledonia	Perenquenes Diplodactylidos (58), Lisas <i>Lygosomine</i> (51)	<i>Phyllanthus</i> (Phyllanthaceae) (111), <i>Psychotria</i> (Rubiaceae) (85), <i>Pittosporum</i> (Pittosporaceae) (50)
Nueva Guinea	Ranas microhylidas (215)	<i>Cyathea</i> (Cyatheaceae) (20), <i>Dolyanthus</i> (Rubiaceae) (13)
Nueva Zelanda	Cigarras (40), caracoles <i>Powelliphanta</i> (32)	<i>Olearia</i> (Asteraceae) (42), <i>Chionochloa</i> (Poaceae) (26)

La vulnerabilidad de la biota insular

Como veremos a continuación, la biota insular, además de muy singular, es también extremadamente vulnerable a una serie de eventos propios de las islas. Estos pueden deberse a: (i) la propia naturaleza de las islas; (ii) a la forma en que las islas fueron colonizadas; y (iii) a las adaptaciones evolutivas que ha desarrollado la biota insular que, aunque las hacen más competitivas en ausencia de los humanos, las dejan indefensas ante la llegada de estos y de las especies que les acompañan.

Vulnerabilidad inherente a la geología y geografía insular

En contraste con las representaciones románticas de las islas como ambientes idílicos para la vida, las características intrínsecas de las islas volcánicas desmienten esta idealización. Estas islas son escenarios dinámicos y, a menudo, hostiles debido a su actividad volcánica, que puede tener efectos devastadores, como la destrucción completa de islas o la esterilización de grandes áreas.

La **esterilización** se refiere a la destrucción total o parcial de la vida en la isla, sin afectar su estructura física. Este proceso «resetea» el comienzo de la vida en la isla, que debe ser recolonizada desde cero. Un ejemplo famoso de este fenómeno es la explosión del Krakatoa en 1883, que destruyó casi toda la vida en la isla (Whittaker *et al.*, 1989; Thornton, 1996). También se ha postulado que un evento similar ocurrió en Gran Canaria tras la explosión del volcán Roque Nublo hace unos 4 millones de años (Marrero & Francisco-Ortega, 2001) (Fig. 17). Estos eventos catastróficos demuestran que las islas volcánicas son entornos en constante cambio donde la vida debe adaptarse continuamente a condiciones extremas y a renovaciones periódicas del ecosistema.

Además, las islas volcánicas están sujetas a deslizamientos gravitacionales de las sus laderas, que ocurren por la inestabilidad que alcanzan debido a la acumulación reiterada de material lávico (Fig. 18) y que pueden desplazar al océano fracciones significativas de las islas en minutos, perdiéndose ecosistemas enteros y toda la biota asociada a estos, de forma irremediable.

Además, estos colapsos gravitacionales crean tsunamis que en pocos minutos pueden golpear las costas de las islas o continentes cercanos, destruyendo completamente sus ecosistemas costeros. Existen evidencias que estos tsunamis tienen la capacidad de desplazar rocas de considerable tamaño más de cien metros de altura, como fue el caso del tsunami generado por el deslizamiento del Valle de Güímar (Tenerife) sobre las costas de Agaete (Gran Canaria) ocurrido hace unos 0,8 Ma (Pérez-Torrado *et al.*,

2006). Sin embargo, también se ha postulado recientemente que estos colapsos de las laderas arrastran masas de agua en donde flotan diásporas de las especies afectadas pudiendo constituir una vía por la cual otras islas del mismo archipiélago puedan ser colonizadas (García-Olivares *et al.*, 2017).

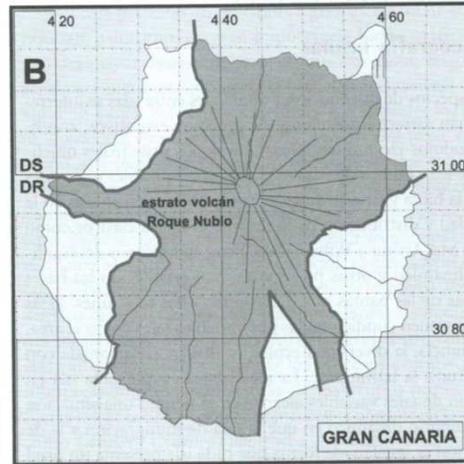


Fig. 17. Propuesta de la esterilización ocurrida en Gran Canaria a raíz de la explosión del volcán Roque Nublo hace unos 4 Ma. El territorio en gris habría sido arrasado, y la biota habría encontrado refugio en el territorio en blanco. Fuente: Marrero & Francisco-Ortega, 2001.

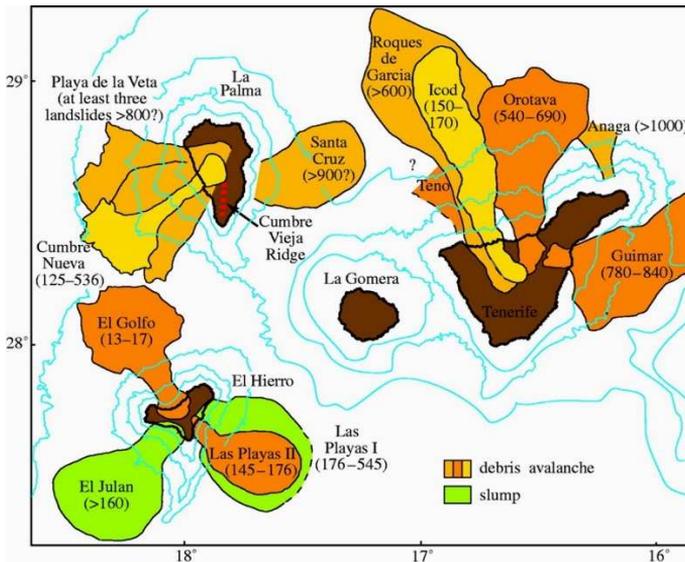


Fig. 18. Deslizamientos gravitacionales ocurridos en las Canarias occidentales desde el Pleistoceno medio. Las edades de los eventos se expresan en miles de años. Fuente: Masson *et al.*, 2002.

Finalmente, a largo plazo, las islas pueden desaparecer bajo el mar de manera temporal debido a las transgresiones marinas (Fernández-Palacios *et al.*, 2016) o de forma definitiva por la erosión y la subsidencia (Menard, 1986). No obstante, estos procesos destructivos también generan oportunidades ecológicas para nuevos colonizadores, promoviendo la colonización y, a largo plazo, la diversificación y la endemidad. La tabla 8 recoge los eventos catastróficos más habituales en las islas y sus consecuencias sobre la biodiversidad insular.

Tabla 8. Procesos naturales que ocurren en las islas y consecuencias sobre la biodiversidad. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

Actividad	Consecuencia sobre la biodiversidad
Volcanismo	Esterilización parcial o total de la isla
Deslizamientos gravitacionales	Pérdida instantánea de los ecosistemas afectados y su biota asociada
Tsunamis	Impacto en ecosistemas costeros de islas vecinas
Cambios en el nivel del mar	Fisiones y fusiones insulares, que promueven el fraccionamiento y posterior contacto de las poblaciones afectada
Subsidencia	Inmersión insular, desapareciendo sus ecosistemas terrestres
Huracanes	Eventos extremos periódicos que azotan las islas

La vulnerabilidad natural de las poblaciones y especies insulares

Las características relacionadas con la naturaleza fragmentada de las poblaciones insulares provocan que estas, salvo en casos donde las densidades se compensen, presenten rangos de distribución y tamaños efectivos de población muy limitados. Esto las expone a un alto riesgo de colapso estocástico o demográfico, así como a depresión por endogamia. Además, el establecimiento de las poblaciones insulares mediante eventos fundadores implica que, desde el principio, cuenten con una diversidad genética limitada y singular. Estas características de las poblaciones y especies insulares, ya estudiadas en apartados anteriores, hacen que la biota insular sea intrínsecamente vulnerable, incluso en ausencia de influencia humana (Frankham *et al.*, 2002) (Tabla 9).

La vulnerabilidad inherente a los síndromes de la insularidad

Como ya hemos visto, la evolución de las especies en aislamiento puede dar lugar a la emergencia de una serie de innovaciones evolutivas conocidas como síndromes de la insularidad. Estos síndromes se repiten a lo largo de islas y taxones, permitiendo a las especies insulares que los adquieren ser más efectivas en estos ambientes, pero lamentablemente también las hacen

más vulnerables ante la influencia de los humanos y la biota introducida por ellos. La tabla 10 repasa los síndromes de la insularidad más habituales y las razones que hacen a las especies que los portan más vulnerables a las actividades humanas en islas.

Tabla 9. Factores que contribuyen a la vulnerabilidad natural de la biota insular. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

Condición insular	Consecuencia en su vulnerabilidad
Distribución espacial restringida (los endemismos son habitualmente endemismos monoinsulares)	Alto riesgo de extinción debido a eventos estocásticos (vulcanismo, deslizamientos gravitacionales, etc.) Bajos tamaños de población (a no ser que haya compensación de densidad)
Rango de distribución fragmentado de forma natural	Alta diferenciación genética a nivel poblacional, lo que significa que las extirpaciones poblacionales implican pérdida del acervo genético, lo que supone que las poblaciones, y no las especies, son las unidades operacionales de conservación, lo que requerirá más recursos personales y económicos
Pequeños tamaños poblacionales (<i>N</i>)	Riesgo de colapso demográfico estocástico La deriva génica controlará los procesos de especiación, dando lugar a nuevas especies que no están en armonía con su ambiente, lo que promoverá depresión por endogamia y colapso demográfico
Origen poblacional ligado a un evento fundador	Población portadora de una diversidad genética inferior y singular

Tabla 10. Razones de la vulnerabilidad que generan las innovaciones evolutivas insulares que originan el síndrome de la insularidad tras la colonización humana. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

Innovaciones evolutivas que surgen en los contextos insulares (síndrome de la insularidad)	Razones de la vulnerabilidad tras la colonización humana
Gigantismo	Mayor recompensa por la caza, fuente de carne
Enanismo	Disminución del poder de disuasión, facilitando su caza por cazadores o por los predadores introducidos por los humanos
Pérdida de la capacidad de volar en aves e insectos	Incapacidad de escapar frente a cazadores humanos o predadores introducidos
Pérdida del poder de dispersión en plantas	Incapacidad de escapar de la destrucción de hábitat
Disminución del tamaño de la puesta	Menor capacidad de recuperación tras perturbaciones
Disminución del comportamiento defensivo/mansedumbre	Comportamiento ingenuo frente a cazadores humanos y depredadores
Lignificación secundaria insular	Menor capacidad de regeneración que hace que las especies leñosas sean más susceptibles a las perturbaciones humanas. Usadas como leña, armas, etc.
Tendencia hacia la dioecia real o funcional secundaria	Dificultad para aparearse en condiciones demográficas precarias
Pérdida de defensas frente a la herbivoría	Incremento de la palatabilidad de las especies insulares ante los mamíferos herbívoros introducidos
Otras consecuencias ligadas al asilamiento	
Ausencia de contacto con enfermedades y patógenos	Vulnerabilidad frente a las enfermedades importadas

Así pues, hemos visto cómo la biota insular es frágil y vulnerable a la extinción *per se*, debido fundamentalmente a: (i) las **características geológicas intrínsecas de las islas oceánicas**, que son impactadas por eventos geológicos o climáticos catastróficos, incluso al margen de la presencia de los humanos; (ii) las **características genéticas y demográficas intrínsecas de las poblaciones y especies insulares**, que las hacen muy vulnerables, incluso al margen de la actividad humana, aunque el impacto de las actividades humanas sobre estas aceleran los procesos de extinción; y finalmente, (iii) los **síndromes de la insularidad** que, aunque hace a las especies más aptas para la vida insular, las hace también mucho más vulnerables frente a las actividades humanas. Esta última causa de extinción no es espontánea, como las dos anteriores, sino que se debe exclusivamente al impacto de las actividades de los humanos en las islas.

El impacto de los humanos sobre la biota insular

El impacto de los primeros homínidos sobre la biota de las islas que habitaban parece ser que fue moderado y, en todo caso, difícil de discernir de los cambios ambientales ocurridos (Louys *et al.*, 2021). No fue hasta el comienzo del Holoceno, tras una serie de cambios significativos en las estrategias de las sociedades humanas (transición de cazadores-recolectores a agricultores y pastores, organización política, desarrollo tecnológico, invención de la navegación, etc.), cuando la biota de las islas oceánicas, la última frontera de la expansión de los humanos modernos por el mundo, se vio visiblemente afectada. Muchos de los archipiélagos oceánicos fueron colonizados solo algunos milenios antes del presente (como Baleares, Canarias, El Caribe, Madagascar, Melanesia remota o Polinesia occidental), durante el último milenio (como Hawái, Islandia, Nueva Zelanda o Polinesia oriental), o apenas hace algunos siglos (como Azores, Cabo Verde, Galápagos, Madeira, Mascareñas o Tristán da Cunha). Es por ello que la extinción de la megafauna continental del final del Pleistoceno, que comenzó con la llegada de los humanos a Australia y a las Américas, mantiene un episodio final en las islas oceánicas del mundo, en las que una fracción significativa de su flora y fauna ha sido llevada a la extinción tras la colonización humana (Hume, 2017; Whittaker *et al.*, 2017; Wood *et al.*, 2017; Nogué *et al.*, 2021; Nogué *et al.*, 2022).

Existen al menos cuatro causas directa o indirectamente relacionadas con las actividades humanas que producen erosión de la biodiversidad insular: (i) pérdida del hábitat; (ii) sobreexplotación de recursos; (iii) introducción de especies exóticas, y (iv) cambio climático. Cada una de estas causas supone una gran presión, aunque todo se agrava cuando actúan en sinergia.

Pérdida de hábitats

La pérdida de hábitats, ya sea por destrucción, degradación, modificación o fragmentación, ocurre cuando estos son transformados para servir a las necesidades humanas. Es, tras la introducción de especies exóticas (ver más abajo), la mayor causa de pérdida de diversidad en islas. Formas habituales de pérdida de hábitats en islas incluyen la deforestación para la obtención de áreas agrícolas o pastos, como el caso de los bosques termófilos (Fernández-Palacios *et al.*, 2024) y la laurisilva (Fernández-Palacios *et al.*, 2017) macaronésica, la desecación de humedales o la expansión urbana y de las infraestructuras. La pérdida de hábitats en las islas comienza con el establecimiento de los primeros humanos que utilizan el fuego desde el primer momento para transformar los ecosistemas y crear áreas agrícolas y pastos (Burney, 1997; McWethy *et al.*, 2009; Rick *et al.*, 2013; de Nascimento *et al.*, 2020, Castilla-Beltrán *et al.*, 2024). Muy pronto tras la colonización europea, las zonas bajas y las medianías de muchas islas fueron completamente transformadas para sostener una agricultura intensiva de exportación, como la caña de azúcar, incluyendo la obtención de las grandes cantidades de madera necesaria para el funcionamiento de los ingenios (como ocurrió u ocurre en Hawái, La Reunión o Santo Antão), plátanos (La Palma), piñas (Filipinas), olivos (Cerdeña, Creta, Chipre y Sicilia), palma aceitera (Borneo y Sumatra), té (Sri Lanka) y vainilla (Madagascar), entre otras. En otras islas, grandes extensiones de vegetación natural fueron sustituidas por pastos (Azores, Hawái y Nueva Zelanda), plantaciones (Azores y Nueva Zelanda) o por grandes infraestructuras (aeropuertos, puertos, carreteras, urbanizaciones, campos de golf, etc.) necesarias para el mantenimiento del turismo de masas (Gran Canaria, Madeira, Mallorca, Mauricio, Oahu, Sal o Tenerife).

La transformación de los ecosistemas naturales implica la desaparición de las especies allí existentes. En Canarias, la laurisilva grancanaria fue eliminada hasta el 1% que resta en la actualidad (del Arco *et al.*, 2010), mientras que los bosques termófilos tinerfeños fueron incluso eliminados en mayor proporción. En Azores, los bosques originales fueron sustituidos por pastos y plantaciones de la exótica *Cryptomeria*, mientras que Porto Santo fue totalmente deforestada (Rocha *et al.*, 2017).

Sobreexplotación de recursos

La sobreexplotación y el uso insostenible de los recursos vivos, incluyendo la tala, la caza, la pesca y la recolección, ocurren cuando la biodiversidad es explotada a una mayor velocidad que su regeneración natural, lo que a la larga resultará en la extinción de especies. Sin embargo, la sobreexplotación de recursos abióticos, como la de los acuíferos, puede

generar también extinciones de especies ligadas a los manantiales y a los humedales a ellos asociados, que en las islas contienen muchas especies exclusivas. La sobreexplotación de recursos abióticos también ha sido causa de destrucción insular, como ocurrió con Nauru y Banaba, islas del Pacífico, irreversiblemente dañadas por la minería de sus ricos depósitos de fosfatos.

Aunque el papel de los humanos en la extinción de la megafauna del Caribe o del Mediterráneo es aún controvertido (Turvey, 2009), existe sobrada evidencia acerca de cómo la sobreexplotación de los humanos supuso la extinción de la megafauna malgache y neozelandesa. Las aves elefante (*Aepyornithidae*) y los moa (*Dinornithidae*), las mayores aves que han existido, fueron cazadas hasta la extinción por los primeros pobladores malgaches y maoríes (Fig. 19), respectivamente, en un periodo de tiempo muy corto después de la colonización de estos territorios, tal y como hicieron algunos siglos más tarde marineros portugueses y holandeses con el dodo de Mauricio *Raphus cucullatus* (Cheke & Hume, 2008) o los cazadores de pieles rusos con la vaca marina de Steller *Hydrodamalis gigas* en la isla de Bering (Anderson, 1995).

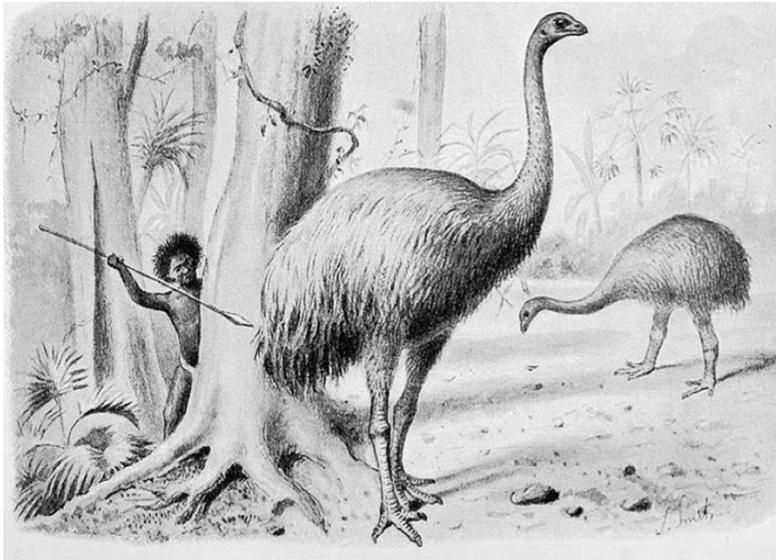


Fig. 19. Recreación de la caza de moas por maoríes, que los llevo posteriormente a la extinción. Obsérvese la mansedumbre de los mismos, que no tratan de escapar al cazador, testimonio del síndrome de la pérdida del comportamiento defensivo. Fuente: <https://www.sciencenews.org/>

Por otra parte, el coleccionismo para museos ha llevado también a algunas especies a la extinción, como ocurrió con la espectacular huia

Heteralocha acutirostris neozelandesa (Johnson & Stattersfield, 1990). Algo menos dramática, pero también muy aleccionadora es la historia del pinzón azul de Gran Canaria *Fringilla polatzeki*, descubierto en 1905. Inmediatamente tras su descubrimiento, museos de historia natural de toda Europa enviaron naturalistas para recolectar ejemplares de la nueva especie para nutrir sus colecciones. En pocos años se capturaron más de un centenar de individuos, con una única persona recogiendo 76 entre enero y abril de 1909. Este hecho tuvo tal impacto sobre la población del pinzón azul que aún en la actualidad se le considera en peligro crítico (Rodríguez & Moreno, 2004).

Especies exóticas invasoras

Las especies exóticas invasoras son la mayor causa de pérdida de biodiversidad insular. Estas especies se caracterizan por haber superado los límites de su distribución natural, mediante la ayuda (voluntaria o no) de los humanos, y posteriormente son capaces de invadir ecosistemas bien conservados y generan impactos negativos sobre los mismos. Estas especies también pueden causar pérdidas económicas o ambientales considerables o afectar negativamente la salud humana. Las especies invasoras pueden perjudicar a la biota nativa de forma muy diferente, actuando como especies depredadoras, parásitas, vectores de enfermedades, disruptores de mutualismos o competidores por hábitats y recursos (Williamson, 1996). En muchos casos las especies invasoras que llegan a las islas dejando detrás a sus depredadores o parásitos originales, de manera que sus poblaciones carecen de controles naturales. Los mayores vectores para la introducción de especies exóticas en islas son el comercio, el transporte y el turismo, todos los cuales han crecido enormemente estas últimas décadas.

Algunas de las especies exóticas más perniciosas han sido deliberadamente introducidas en las islas, ya que formaban parte del kit de supervivencia de los colonizadores. Entre ellas podemos incluir cultivos (cereales, legumbres, taro, etc.) o animales domésticos (cabras, ovejas, cerdos, perros, gallos, etc.) También llegaron con los primeros colonizadores especies sinantrópicas que fueron introducidas de forma involuntaria como ratas o ratones. Posteriormente se introdujeron plantas ornamentales (como *Hedychium gardnerianum*, *Hydrangea macrophylla*, *Lantana camara*, etc.) que con el paso del tiempo se escaparon de los jardines, pues estos constituyen importantes reservorios de especies invasoras (van Kleunen *et al.*, 2018), pero también animales para controles biológicos (sapo de la caña o mangostas) o especies cinéticas (conejos, zorros, ciervos, etc.).

Las introducciones también pueden ser accidentales, como las especies que llegan en contenedores, como ocurrió con la boa canela (*Boiga irregularis*) introducida en Guam desde las islas Salomón por los militares

norteamericanos durante la segunda guerra mundial, y que ha dado lugar a la extinción de una decena de vertebrados, tanto aves, como murciélagos y reptiles (Rodda *et al.*, 1999). Otro ejemplo dramático es la introducción deliberada del caracol lobo *Euglandina rosea* para controlar las poblaciones de otra especie introducida, el caracol gigante africano *Lissachatina fulica*, que ya ha causado la extinción inadvertida de 28 de las 55 especies endémicas del género *Partula* en las islas de la Sociedad (Gerlach, 2016).

Algunas especies introducidas, como los mosquitos, pueden ser también vectores de enfermedades, como la malaria aviar o la viruela aviar, que han causado estragos entre las poblaciones de aves no expuestas a ellas previamente, y consecuentemente, carecen de capacidad defensiva. Este ha sido el caso de los mieleros de Hawái, diezmados tras la introducción involuntaria de larvas de mosquito procedentes de México en los bidones de agua dulce de los barcos de los europeos (Fig. 20).



Fig. 20. Un mosquito alimentándose de la sangre de un *apapane* (*Himatione sanguinea*), una especie endémica de mielero hawaiano. Fuente: <https://www.fws.gov>.

La invasión de Azores y Hawái por el jengibre del Himalaya (*Hedychium gardnerianum*) está transformando por completo la cobertura del bosque húmedo, con altos impactos a los musgos, helechos y, particularmente, a los invertebrados (Borges *et al.*, 2017). La invasión masiva de los bosques montanos de niebla tahitianos por el arbusto *Miconia calvenscens* ha resultado en la incorporación de 50 especies endémicas a las listas de especies amenazadas (Meyer & Florence, 2016). Los roedores están entre las primeras y, posiblemente, más ampliamente extendidas especies invasoras en las islas.

Los herbívoros introducidos, como la cabra o el conejo, han producido también una alteración profunda de los ecosistemas insulares, pues las plantas endémicas son consumidas preferentemente por su relativa falta de defensas ante la ausencia secular de grandes herbívoros de las islas (Cubas *et al.*, 2019). Consecuentemente, en muchas islas las plantas endémicas, más palatables, han visto sus poblaciones radicalmente mermadas y restringidas a los lugares inaccesibles a estos herbívoros introducidos, que también amenazan indirectamente a otros animales por competir por los mismos recursos, como ocurre en Galápagos tras la introducción de las cabras, que compiten ventajosamente frente a las tortugas gigantes endémicas, desplazándolas (Tye, 2006).

Las especies invasoras pueden además ejercer impactos de forma sinérgica al actuar junto a otras invasoras, intensificándose sus respectivos impactos. La faya (*Morella faya*) es un buen ejemplo de ello, pues fue introducida en Hawái en donde, al ser fijadora de nitrógeno, cuadruplica la disponibilidad de nitrógeno de los lugares que invade. Esto facilita la subsecuente invasión de especies continentales, que compiten más eficazmente que las endémicas en este nuevo contexto rico en nitrógeno, una invasión que también se ve favorecida por la actividad erosiva del suelo causada por los cerdos introducidos (Vitousek & Walker, 1989).

Cambio climático antropogénico

El cambio climático es una amenaza creciente para la biodiversidad global y, en particular, para la insular (Bellard *et al.*, 2012). Alterando de una forma rápida los patrones térmicos e hídricos a los que las especies están adaptados, el cambio climático fuerza a las especies a la migración altitudinal o a tener que adaptarse a las nuevas condiciones. La migración altitudinal puede no ser viable para muchas especies insulares, pues dependerá de la altitud de la isla, de la existencia de corredores de hábitat con disposición costa-cumbre y del poder de dispersión de las especies (Harter *et al.*, 2015). Desafortunadamente, la migración vertical solo es una opción en islas muy extensas configuradas de norte a sur, como Japón, Madagascar o Nueva Zelanda.

Otra consecuencia importante del cambio climático es el aumento del nivel del mar. Aunque la pérdida de biodiversidad asociada a la desaparición de los atolones no será significativa, pues sostienen pocos endemismos, las consecuencias socio-económicas y culturales sí serán muy importantes, pues los modelos postulan que para el año 2080 estarán todos inevitablemente sumergidos (Dickinson, 2009). Además, tanto los atolones como las islas elevadas sufrirán el aumento en la frecuencia e intensidad de los ciclones tropicales consecuencia del cambio climático antropogénico (Chu *et al.*, 2020).

Otro motivo de preocupación relacionado con el cambio climático es cómo va a afectar este al mar de nubes, de gran importancia en muchas islas, pues crean refugios de humedad en donde las formaciones forestales pueden guarecerse de un clima árido permanente o estacional. Constituyen ejemplos sobresalientes la laurisilva de Canarias o los bosques montanos de niebla de La Reunión o Hawái. Se prevé que el cambio climático afecte a la localización altitudinal, frecuencia y espesor del mar de nubes, aunque las proyecciones existentes son aún inciertas, con algunas postulando su ascenso (Still *et al.*, 1999) y otras su descenso en altitud (Sperling *et al.*, 2004). Un ascenso del mar de nubes supondría un riesgo muy serio para islas en donde este ya cubre su cumbre, como en La Gomera, pues podrían perderlo. Por otra parte, su descenso en altitud implicaría tener que ocupar áreas ya transformadas por cultivos y poblaciones que impedirían la reubicación de los bosques de niebla. Finalmente, el cambio climático está aumentando la frecuencia y la extensión de fenómenos meteorológicos extremos, como las olas de calor, los incendios forestales, o los huracanes (Fig. 21), siendo estos últimos especialmente impactantes sobre la biota insular.



Fig. 21. Presencia simultánea de cinco huracanes en el Atlántico Norte, hecho sin precedentes conocidos, ocurrido en verano de 2020. Fuente: CNN

La deuda de extinción

Las extinciones de especies por ocurrir, resultantes de impactos pasados, se conocen como **deuda de extinción**. La deuda ligada a la destrucción cultural de hábitats se ha calculado para algunos archipiélagos macaronésicos, como Azores (Triantis *et al.*, 2010) o Canarias (Otto *et al.*, 2017), y los resultados que se obtienen son muy preocupantes, con una proporción importante de la biota de algunos ecosistemas profundamente

endeudada. Los esfuerzos dirigidos a la conservación de estas especies amenazadas, aunque indispensables para su supervivencia a corto plazo, lo único que harán es posponer su extinción, a no ser que se restaure una extensión suficiente de los hábitats desaparecidos en la mayor brevedad posible. Aunque la recuperación completa de los hábitats que se han perdido no es posible, tampoco sería deseable, pues las sociedades insulares han de modificar los paisajes naturales para satisfacer sus necesidades económicas (agricultura, pastos, infraestructura, asentamientos, *resorts* turísticos, etc.). Sin embargo, muchos de los hábitats que fueron en el pasado profundamente degradados están en la actualidad abandonados y la restauración ecológica de estos lugares, en algunos casos ya en marcha de forma espontánea, no solo proporcionará una oportunidad para no pagar la deuda de extinción, sino que se restaurarán servicios ecológicos perdidos (regulación del clima y del agua, fijación del suelo, etc.), ayudando también a la mitigación del cambio climático a través de la fijación de CO₂ como biomasa (Aronson *et al.*, 2013).

La pérdida de las interacciones bióticas y de las funciones ecológicas

Con la extinción de una especie también se pierden un conjunto de interacciones bióticas (polinización, dispersión, herbivoría, predación, parasitismo, etc.), así como los roles biogeoquímicos y las funciones (fijación de nitrógeno, descomposición, reciclado de nutrientes, provisión de hábitat o de recursos, etc.) que la especie desaparecida proporcionaba al ecosistema en que habitaba. De esta manera, algunas especies que no fueron afectadas directamente por la actividad humana, pero que han perdido un compañero de interacción indispensable, pueden desaparecer posteriormente por un proceso denominado **cascada trófica**. Un ejemplo paradigmático fue la extinción del águila de Haast (*Harpagornis moorei*) tras que los maoríes cazaran hasta la extinción a la media docena de especies de moa (Dinornithidae), su único recurso alimenticio (Townes *et al.*, 2011) (Fig. 22).

Una manera de recuperar las funciones perdidas en los ecosistemas es a través de la **renaturalización** o *rewilding*, consistente en la introducción de un taxón emparentado con el extinto y funcionalmente análogo. Experimentos controlados de renaturalización están siendo desarrollados en varios islotes alrededor de Mauricio, en donde las extintas tortugas endémicas (*Cylindraspis* spp.) fueron exitosamente sustituidas por la tortuga gigante de Aldabra (*Aldabrachelys gigantea*), potenciando la dispersión y recuperación de árboles nativos que tras la extinción de las tortugas habían quedado desprovistos de su mejor dispersor (Griffiths *et al.*, 2010). No obstante, en algunos casos, la diversidad y las funciones ecológicas de la fauna extinta fue sustituida por las propias especies introducidas, especialmente las más generalistas, como ha ocurrido en Hawái.



Fig. 22. Recreación artística de un águila de Haast (*Harpagornis moorei*) atacando a moas (*Dinornithidae*) en Nueva Zelanda. Fuente: Bunce *et al.*, 2005.

Especies insulares amenazadas y extinguidas: algunas estadísticas

La contribución desproporcionada de las islas a la biodiversidad global es superada con creces por su contribución a las especies amenazadas, y, aún más, por la contribución de las islas a las especies extintas. De hecho, aproximadamente el 50% de las especies reconocidas por la IUCN en alguna de las categorías de amenaza son insulares y esta contribución se expande hasta el 75% de las aproximadamente 800 especies que se reconocen como extintas desde la expansión de los europeos por el globo, que podríamos fechar en el comienzo del siglo XVI.

Este patrón es consistente entre los grupos taxonómicos presentes en las islas, todos ellos contribuyendo con más de un 50% de las extinciones. De hecho, la contribución de algunos de ellos supera incluso el 90%, como ocurre con las aves y los reptiles (Fig. 23). Dicho de otra forma, la probabilidad de que una especie insular se extinga debido a la actividad de los humanos es doce veces más alta que la de que se extinga una continental.

Si repasamos cuáles son los lugares del Planeta en los que se concentran las especies amenazadas y las especies extinguidas, observaremos inmediatamente que los territorios insulares son los que acaparan todas las estadísticas. Además, muchas especies insulares fueron extinguidas por

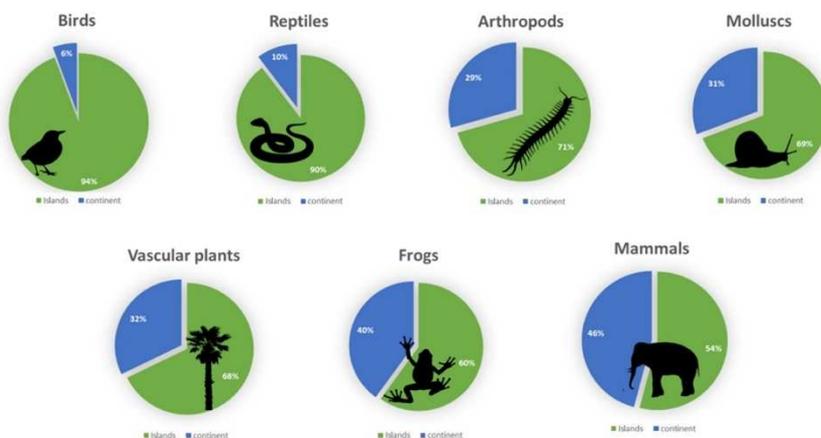


Fig. 23. Contribución de la biota insular (en verde claro) en comparación con la continental (en azul oscuro) a las extinciones registradas desde la expansión de los europeos (que comenzó a comienzos del siglo XVI) en diferentes grupos taxonómicos. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

actividades humanas mucho antes de que fueran registradas y descritas por los naturalistas europeos, y son solo conocidas por restos fósiles, siendo denominadas como **extinciones pre-descripción**. Si estas extinciones, no consideradas en la estadística de la IUCN, pues solo contabiliza las especies que se han extinguido una vez descritas formalmente para la ciencia (denominadas **extinciones post-descripción**), fueran incluidas, el número de extinciones insulares aumentaría con seguridad en, al menos, un orden de magnitud. Por ejemplo, Johnson *et al.* (2017) cuantifican que el 58% de las extinciones de géneros de vertebrados debidas a los humanos en los últimos 40000 años, es decir, desde antes del máximo glacial hasta la actualidad, han ocurrido en islas (Fig. 24).

Por su parte, Slavenko *et al.* (2016) concluyen que de las 82 extinciones conocidas de reptiles que han ocurrido en el Planeta en los últimos 50000 años, 73 (es decir, un 89%) eran especies insulares. Aún más, de las 268 extinciones de mamíferos ocurridas durante el Holoceno (últimos 11500 años), 225 (es decir, el 84%) ha ocurrido en islas. Finalmente, Duncan *et al.* (2013) han calculado que la colonización humana de las islas más remotas del Pacífico ha causado la extinción de cerca de un millar de especies de aves no passeriformes, cantidad a la que habría que añadir la debida a extinciones de aves marinas y passeriformes, aún no contabilizadas. Estas extinciones pueden ser atribuidas bien a los aborígenes que habitaron las islas antes del contacto con los europeos, como sería el caso de los guanches en Canarias, los taínos, caribes y arawak en el Caribe, o los micronesios, melanesios o

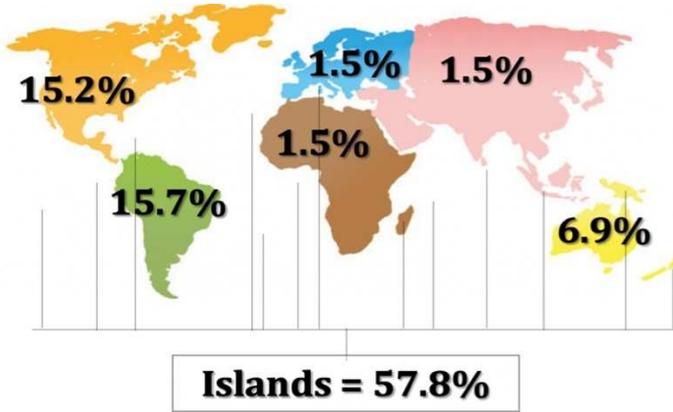


Fig. 24. Reparto por territorios de las extinciones antropogénicas de géneros endémicos de vertebrados desde el Cuaternario tardío (últimos 40 ka BP). Fuente: Johnson *et al.*, 2017.

polinesios en las islas del Pacífico, o a los propios europeos tras su llegada (Fig. 25). En esta figura puede observarse cómo, en contra de lo tradicionalmente considerado, el impacto de los aborígenes sobre la biota insular, mucho antes de que llegaran los europeos, fue considerable. Por ejemplo, los casos más numerosos de extinciones de géneros endémicos se concentran en islas ya habitadas por humanos cuando fueron colonizadas por europeos (Hawái, Nueva Zelanda, Caribe y Madagascar). Los europeos, sin embargo, son los responsables de las extinciones de especies insulares cuando son los primeros en llegar a islas deshabitadas (Mascareñas o islas del Atlántico Sur).

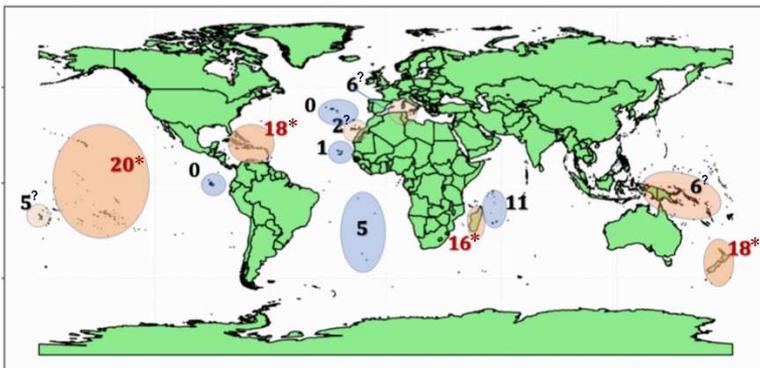


Fig. 25. Número de géneros endémicos de vertebrados cuya extinción ha sido atribuida a las actividades humanas (Johnson *et al.*, 2017). Con asterisco, las extinciones atribuidas a los aborígenes, el resto atribuidas a los europeos. En algunos casos (con interrogante), como ocurre con los roedores endémicos de Canarias, la responsabilidad de las extinciones aún no está totalmente aclarada.

Extinciones de especies insulares carismáticas por actividades humanas que ocurrieron antes de la llegada de los europeos incluirían, entre otras muchas, 17 lemures gigantes (Lemuridae), 4 aves elefante (Aepyornithidae), y 3 hipopótamos enanos (*Hyppopotamus* spp.) en Madagascar; 6 especies de moa (Dinornithiformes) en Nueva Zelanda; numerosos mieleros (Drepanidinae), cuervos (Corvidae), patos (Anseriformes) en Hawái; la cabra-rata balear *Myotragus balearicus*; varias especies de perezoso gigante (Megalocnidae) del Caribe; así como el lagarto gigante extinto de Tenerife *Gallotia goliath*; o la palmera de la isla de Pascua *Paschalococos disperta* (Turvey, 2009).

Extinciones ligadas a la expansión de los europeos por el mundo incluirían varias especies de tortugas (*Cylindraspis*) de las Mascareñas; el dodo de Mauricio *Raphus cucullatus*; el solitario de Rodrigues *Pezophaps solitaria*; el ibis de La Reunión *Threskiornis solitarius*; la vaca marina de Steller de la isla de Bering; cerca de 30 especies de caracoles del género endémico *Partula* de las islas de la Sociedad; varias especies de girasoles arbóreos (Asteraceae) de Santa Helena y, más recientemente, el escinco gigante de Cabo Verde *Chioninia coctei* o el lobo marsupial de Tasmania *Thylacinus cynocephalus* (Turvey, 2009) (Fig. 26). Junto a estas, otras muchas especies menos conspicuas, pero que indudablemente también desempeñaron funciones importantes en sus respectivos ecosistemas, entre ellas plantas vasculares, artrópodos, moluscos y otros invertebrados, desaparecieron también ante el empuje de los humanos.

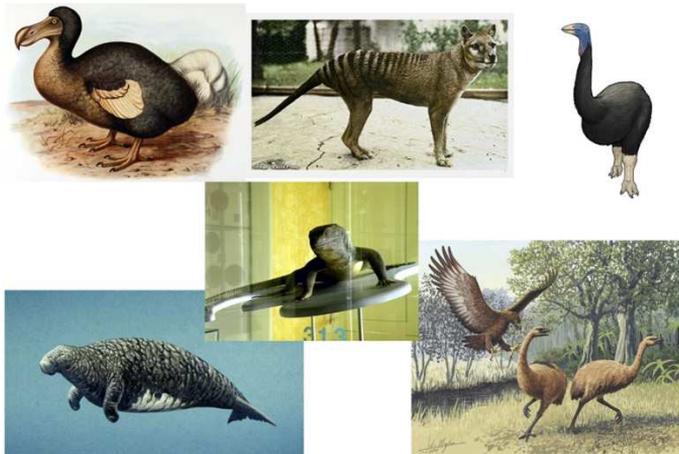


Fig. 26. Algunas especies insulares carismáticas extinguidas por los humanos. De arriba a la izquierda y en sentido horario: (i) el dodo de Mauricio (*Raphus cucullatus*), (ii) el tilacino o lobo marsupial de Tasmania (*Thylacinus cynocephalus*); (iii) el ave elefante de Madagascar (Aepyornithidae); (iv) El águila de Haast (*Harpagornis moorei*); (v) moas (Dinornithidae) de Nueva Zelanda; (vi) La vaca marina de Steller de la isla de Bering (*Hydrodamalis gigas*) y, en el centro, (vii) el lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia goliath*).

La isla de Lord Howe, ubicada en el Pacífico occidental, constituye un ejemplo paradigmático de la extinción insular. Esta pequeña isla australiana de apenas 10 km², situada entre Nueva Caledonia, Australia y Nueva Zelanda, es un vestigio del continente hundido de Zelandia. Desde la llegada de los europeos, Lord Howe ha acumulado once extinciones de aves endémicas, una cifra que supera la suma de las extinciones en África y Asia combinadas.

Si Lord Howe es el paradigma de la isla afectada por extinciones, el dodo (*Raphus cucullatus*) es el paradigma de la especie extinguida. Esta ave, endémica de la isla de Mauricio, descendía probablemente de palomas de Nicobar que llegaron a las Mascareñas (Heupink *et al.*, 2014). En aislamiento, desarrolló los típicos síndromes de las aves insulares: pérdida de la capacidad de volar, gigantismo y mansedumbre. Estas características lo hicieron presa fácil para los marineros portugueses y holandeses y los animales que estos introdujeron. En menos de un siglo, entre 1574 y 1662, el dodo fue extinguido. Por su triste historia, el dodo se considera el símbolo de la conservación.

También la región macaronésica se ha visto afectada por extinciones de especies de vertebrados, tanto debidas a las actividades de los aborígenes canarios, como a las de los colonos portugueses de Azores, Madeira y Cabo Verde, o normandos y castellanos que se asentaron en Canarias. La Fig. 27 recoge una selección de especies de vertebrados extinta.

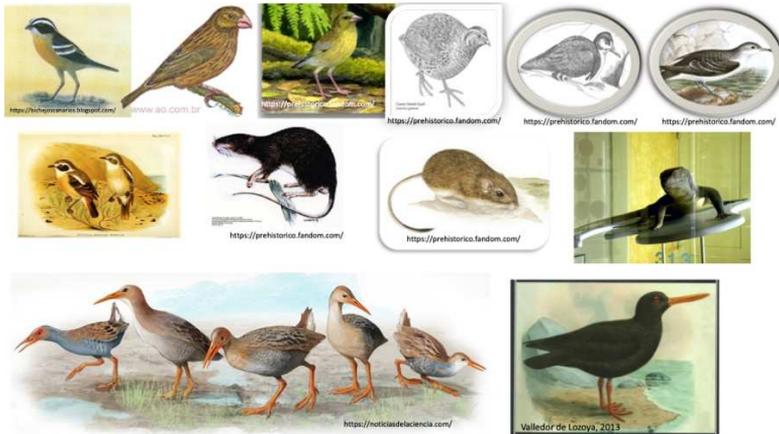


Fig. 27. Recreación de algunas especies de vertebrados macaronésicos extinguidas. De izquierda a derecha y de arriba abajo: (i) Escribano patilargo (*Emberiza alcoveri*), (ii) Verderón de Trías (*Chloris triasii*), (iii) Verderón de Aurelio (*C. aurelio*), (iv) Codorniz canaria (*Coturnix gomerae*), (v) Pardela del Malpaís (*Puffinus holeae*), (vi) pardela de Olson (*P. olsoni*), (vii) tarabilla de Alegranza (*Saxicola dacotiae murielae*), (viii) rata gigante de Tenerife (*Canariomys bravo*), (ix) ratón del Malpaís (*Malpaysomis insularis*), (x) lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia goliath*), (xi) rascones endémicos de Azores y Madeira (*Rallus* spp.) y (xii) ostrero unicolor (*Haematopus meadewaldoi*).

Todos estos ejemplos ilustran adecuadamente por qué entre los 36 puntos calientes de biodiversidad del Planeta identificados por la ONG *Conservation International* (2005), que en solo un 2,3% del área emergida de la Tierra albergan a más de 50% de las plantas vasculares y al 42% de los vertebrados terrestres del mundo, nueve puntos calientes están constituidos exclusivamente por islas: El Caribe, Madagascar y satélites (Comoras, Mascareñas y Seychelles), Melanesia Oriental, Japón, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda, Filipinas, Polinesia-Micronesia y Wallacea, mientras que en tres más, Cuenca Mediterránea incluyendo Macaronesia, Ghats occidentales y Sri Lanka, y, finalmente, Sundalandia (incluyendo a Sumatra, Borneo y Java), las islas juegan un rol muy destacado (Fig. 28).

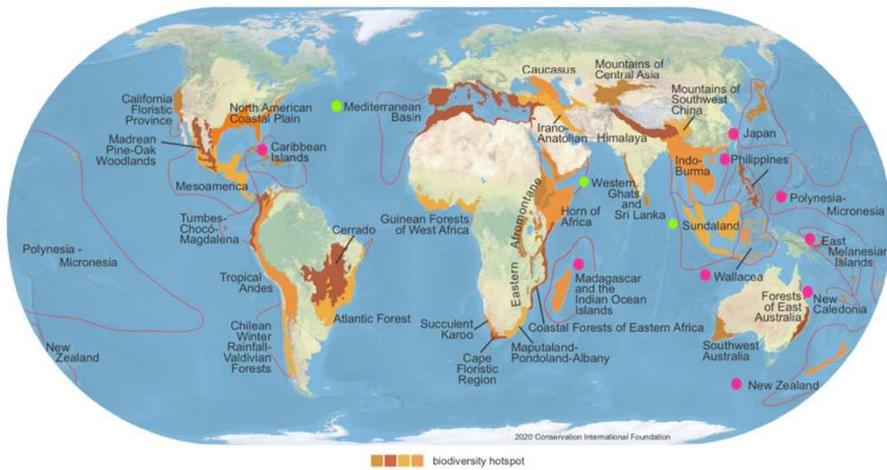


Fig. 28. Puntos calientes de biodiversidad. Fuente: <https://www.conservation.org/priorities/biodiversity-hotspots>).

Epílogo

Como hemos visto, las islas son un tesoro de biodiversidad y, aunque ya han desaparecido muchas de sus especies únicas, son muchas más las que se pueden perder en las próximas décadas si no se actúa rápidamente para proteger este patrimonio de la humanidad. Esta desprotección es especialmente alarmante en las islas y archipiélagos del mundo en desarrollo (léase Indonesia, Filipinas, Papúa Nueva Guinea, etc.), en las que se siguen descubriendo constantemente especies nuevas para la ciencia. Para remediar esta situación es fundamental contar con el compromiso económico y logístico de las organizaciones internacionales para abordar la catalogación completa de la biota, la evaluación del estatus de amenaza de la misma, la incorporación de la biota amenazada a catálogos y la creación de espacios

protegidos, de forma que estas especies puedan ser gestionadas de forma efectiva. En todo caso, esto no será posible sin formar inicialmente a especialistas locales, que dirigirán a medio plazo el esfuerzo de la conservación.

En noviembre de 2023, el Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias dedicó la Semana Científica que organiza en homenaje al profesor Telesforo Bravo a divulgar el papel de las islas como espléndidos laboratorios naturales (Afonso-Carrillo, 2024). El presente trabajo recopila las principales ideas que presentamos en dichas jornadas.

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.
- ANDERSON, P. (1995). Competition, predation, and the evolution and extinction of Steller's sea cow, *Hydrodamalis gigas*. *Mar. Mammal Sci.* 11: 391-394.
- ARONSON, J., N. GOODWIN, L. ORLANDO *et al.* (2020) A world of possibilities: six restoration strategies to support the United Nation's Decade on Ecosystem Restoration. *Restor. Ecol.* 28: 730-736.
- BELLARD, C., C. BERTELSMEIER, L. LEADLEY *et al.* (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15: 365-377.
- BORGES, P.A.V., L. LAMELAS-LÓPEZ, I.R. AMORIM *et al.* (2017). Conservation status of the forest beetles (Insecta, Coleoptera) from Azores, Portugal. *Biodiv. Data J.* 5: 14557.
- BUNCE, M., M. SZULKIN, H. LERNER *et al.* (2005). Ancient DNA provides new insights into the evolutionary history of New Zealand's extinct giant eagle. *PLoS Biol.* 3: e20.
- BURNEY, D.A. (1997). Tropical islands as paleoecological laboratories: gauging the consequences of human arrival. *Human Ecol.* 25: 437-457.
- CARLQUIST, S. (1965). *Island Life*. Chicago: Academic Press.
- CARLQUIST, S. (1974). *Island Biology*. Nueva York: Columbia University Press.
- CASTILLA-BELTRÁN, A., E. FERNÁNDEZ-PALACIOS, L. VRYDAGHS *et al.* (2024). Phytoliths from modern plants in the Canary Islands as a reference for the reconstruction of long-term vegetation change and culture-environment interactions. *Veg. Hist. Archaeobot.* <https://doi.org/10.1007/s00334-024-00995-9>
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (2011). Jesters, red queens, boomerangs and surfers: a molecular outlook on the diversity of the Canarian endemic flora. In: D. Bramwell & J. Caujapé-Castells (Eds.) *The Biology of Island Floras*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 284-324.
- CHEKE, A.S. & J.P. HUME (2008). *Lost Land of the Dodo: An Ecological History of Mauritius, Réunion and Rodrigues*. A & C Black, Londres.

- CHU, J.E., S.S. LEE, A. TIMMERMANN *et al.* (2020). Reduced tropical cyclone densities and ocean effects due to anthropogenic greenhouse warming. *Sci. Adv.* 6: eabd5109.
- CLIFT, P., & J. ACOSTA (Eds.) (2003). *Geophysics of the Canary Islands. Results of Spain's Exclusive Economic Zone Program*. Springer, Nueva York.
- CONSERVATION INTERNATIONAL (2005). <https://www.conservation.org/priorities/biodiversity-hotspots>.
- COVAS, R. (2012). Evolution of reproductive life histories in island birds worldwide. *Proc. Roy. Soc. B* 279: 1531-1537.
- CRONK, Q.C.B. (1997). Islands: stability, diversity, conservation. *Biodiv. Cons.* 6: 477-493.
- CUBAS, J., S. IRL, R. VILLAFUERTE *et al.* (2019). Endemic plant species are more palatable to introduced herbivores than non-endemics. *Proc. Roy. Soc. B* 286: 20190136.
- DARWIN, C. (1859). *On the Origin of Species*. Murray, Londres.
- DE NASCIMENTO, L., S. NOGUÉ, A. NARANJO-CIGALA *et al.* (2020). Human impact and ecological changes during prehistoric settlement on the Canary Islands. *Quaternary Sci. Rev.* 239: 106332.
- DEL ARCO, 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. *Biodiv. Cons.* 19: 3089-3140.
- DICKINSON, W.R. (2009). Pacific Atoll living How long already and until when. *GSA Today* 3: 4-10.
- DUNCAN, R.P., A. BOYER & T. BLACKBURN (2013). Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 110: 6.436-6.441.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, E., M. JAMBRINA ENRÍQUEZ, S.M. MENTZER *et al.* (2023). Reconstructing formation processes at the Canary Islands indigenous site of Belmaco Cave (La Palma, Spain) through a multiproxy geoarchaeological approach. *Geoarchaeology* 38: 713-739.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, E., A.V., HERRERA-HERRERA, S.P. GILSON *et al.* (2024). Distinguishing between sheep and goat in archaeological fumiers through faecal lipid biomarkers: The case of Belmaco Cave (Canary Islands, Spain). *Quat. Int.* 683-684: 135-144.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2001). Introducción a las islas. In: J.M. Fernández-Palacios & C. Morici (Eds.), *Ecología Insular/Island Ecology*. Asociación Española de Ecología Terrestre/Cabildo Insular de La Palma. pp: 21-55.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2010). Why islands? In: V. Pérez-Mellado & C. Ramón (Eds.), *Islands and Evolution*. Institut Menorquí d'Estudis. Recerca, 19: 85-109.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & R.J. WHITTAKER (2008). The Canaries: an important biogeographical meeting place. *J. Biogeogr.* 35: 379-387.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & R.J. WHITTAKER (2010). Prólogo. In: J.L. Martín Esquivel (Eds.), *Atlas de Biodiversidad de Canarias*. Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.

- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., K.F. RIJSDIJK, S.J. NORDER *et al.* (2016). Towards a glacial-sensitive model of island biogeography. *Global Ecol. Biogeogr.* 25: 817-830.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS & R.J. WHITTAKER (2020). Early recognition by Ball and Hooker in 1878 of plant back-colonization (boomerang) events from Macaronesia to Africa. *Front. Biogeogr.* 12: e45375.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., L. DE NASCIMENTO, R. OTTO *et al.* (2011). A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic Island laurel forests. *J. Biogeogr.* 38: 226-246.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., J.R. ARÉVALO, E. BALGUERÍAS *et al.* (2017). *La Laurisilva. Canarias, Madeira y Azores*. Macaronesia Editorial, Santa Cruz de Tenerife.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., H. KREFT, S. IRL *et al.* (2021). Scientists' warning – The outstanding biodiversity of islands is in peril. *Global Ecol. Cons.* 31: e01847.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., J.R. ARÉVALO, R. BARONE *et al.* (2024). *Los bosques termófilos. Canarias, Madeira y Cabo Verde*. Macaronesia Editorial. Santa Cruz de Tenerife.
- FLORENCIO, M., J. PATIÑO, S. NOGUÉ *et al.* (2021). Macaronesia as a fruitful arena for ecology, evolution, and conservation biology. *Front. Ecol. Evol.* 9: 718169.
- FOSTER, J.B. (1964). Evolution of mammals on islands. *Nature* 202: 234-245.
- FRANKEL, O.H. & M.E. SOULÉ (1981). *Conservation Genetics*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- FRANKHAM, R., J.D. BALLOU D.A. & BRISKOE (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FUSTER, F., C. KAISER-BUNBURY, J.M. OLESEN & A. TRAVESSET (2020). Global patterns of the double mutualism phenomenon. *Ecography* 42: 826-835.
- GARCÍA-OLIVARES, V., H. LÓPEZ, J. PATIÑO *et al.* (2017). Evidence for megalandslides as drivers of island colonization. *J. Biogeogr.* 44: 1053-1064.
- GARCÍA-TALAVERA, F. (1999). La Macaronesia. Consideraciones geológicas, biogeográficas y paleoecológicas. In: J.M. Fernández-Palacios *et al.* (Eds.), *Ecología y cultura en Canarias*, Organismo Autónomo de Museos y Centros, Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife. pp. 39-63.
- GERLACH, J. (2016). *Icons of Evolution: Pacific Islands Tree-snails of the Family Partulidae*. Phelsuma Press, Nueva York.
- GRANT, P. & R. GRANT (2008). *How and why species multiply. The radiation of Darwin's finches*. Princeton University Press, Princeton.
- GRIFFITHS, C.J., C.G. JONES, D.M. HANSEN *et al.* (2010). The use of extant non-indigenous tortoises as a restoration tool to replace extinct ecosystem engineers. *Restor Ecol* 18: 1-7.
- HARTER, D., S. IRL, B. SEO *et al.* (2015). Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands –projections, implications and current knowledge. *Perspect. Plant Ecol.* 17: 160-183.
- HEUPINK, T.H., H. VAN GROUW & D.M. LAMBERT (2014). The mysterious Spotted Green Pigeon and its relation to the Dodo and its kindred. *BMC Evol. Biol.* 14: 136.

- HUME, J.P. (2017). *Extinct Birds*, 2ª Ed. Helm, Londres.
- IM-AEMET (2012). *Atlas climático de los archipiélagos de Canarias, Madeira y Azores*. Lisboa, Madrid.
- JAMES, J.E., R. LANFEAR & A. EYRE-WALKER (2016). Molecular Evolutionary Consequences of Island Colonization. *Genome Biol. Evol.* 8: 1876-1888.
- JOHNSON, C.N., A. BALMFORD & B.W. BROOK *et al.* (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356: 270-275.
- JOHNSON, T.H. & A.J. STATTERSFIELD (1990). A global review of island endemic birds. *Ibis* 132: 167180.
- KISEL, Y. & T.G. BARRACLOUGH (2010). Speciation has a spatial scale that depends on levels of gene flow. *Am. Nat.* 175: 316-334.
- KÖNIG, C., P. WEIGELT, A. TAYLOR *et al.* (2020). Source pools and disharmony of the world's island floras. *Ecography* 44: 44-45.
- KUEFFER, C., D. DRAKE & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2016). Island Biology. In: D. Gibson (Ed.), *Oxford Bibliographies in Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- LOMOLINO, M.V., B.R. RIDDLE & R.J. WHITTAKER (2017). *Biogeography*, 5ª Ed. Sinauer, Sunderland.
- LOSOS, J.B. & R.E. RICKLEFS (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457: 830-836.
- LOUYS, J., T.J. BRAJE, C.H. CHANG *et al.* (2021). No evidence for widespread island extinctions after Pleistocene hominin arrival. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 118: e2023005118.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MARRERO, Á. & F.J. FRANCISCO-ORTEGA (2001). Evolución en islas: la metáfora espacio-tiempo-forma. In: J.M. Fernández-Palacios & J.L. Martín Esquivel (Eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa Ed. Santa. Cruz de Tenerife. pp: 133-140.
- MASSON, D.G., A.B. WATTS, M.J.R. GEE *et al.* (2002). Slope failures on the flanks of the Western Canary Islands. *Earth Sci. Rev.* 57: 1-35.
- MCWETHY, D.B., C. WHITLOCK, J.M. WILMSHURST *et al.* (2009). Rapid deforestation of South Island, New Zealand, by early Polynesian fires. *Holocene* 19: 883-897.
- MENARD, H.W. (1986). *Islands*. Scientific American Library, Nueva York.
- MEYER, J.Y. & J. FLORENCE (1996). Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae). *J. Biogeogr.* 23: 775-781.
- NOGUÉ, S., A.M.C. SANTOS, H.J.B. BIRKS *et al.* (2021). The human dimension of biodiversity changes on islands. *Science* 372: 488-491.
- NOGUÉ, S., A. CASTILLA-BELTRÁN, L. DE NASCIMENTO *et al.* (2022). Human Impacts on Islands. In: S.A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* 3rd Ed., Vol. 3: 567-568.
- OLESEN, J.M. & A. VALIDO (2003). Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends Ecol. Evol.* 18: 177-181.

- OLESEN, J.M., L.I. ESKILDSEN & S. VENKATASAMY (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super-generalists. *Divers. Distrib.* 8: 181-192.
- OTTO, R., V. GARZÓN-MACHADO, M.J. DEL ARCO *et al.* (2017). Unpaid extinction debts for endemic plants and invertebrates as a legacy of habitat loss on oceanic islands. *Divers. Distrib.* 23: 1031-1041.
- PÉREZ TORRADO, F.J., R. PARIS, M. CABRERA *et al.* (2006). Tsunami deposits related to flank collapse in oceanic volcanoes: The Agaete Valley evidence, Gran Canaria, Canary Islands. *Mar. Geol.* 227: 135-149.
- PILLON, Y. & S. BUERKI (2017). How old are island endemics? *Biol. J. Lin. Soc.* 121: 469-474.
- PRICE, J.P., R. OTTO, M., MENEZES DE SEQUEIRA *et al.* (2018). Colonization and diversification shape species–area relationships in three Macaronesian archipelagos. *J. Biogeogr.* 45: 2027-2039.
- RANDO, J.C., H. PIEPER & J.A. ALCOVER (2014). Radiocarbon evidence for the presence of mice on Madeira Island (North Atlantic) one millennium ago. *Proc. R. Soc. B* 281: 20133126.
- RICK, T.C., P.V. KIRCH, J.M. ERLANDSON & S.M. FITZPATRICK (2013). Archaeology, deep history, and the human transformation of island ecosystems. *Anthropocene* 4: 33-45.
- RIHM, R., C.L. JACOBS, S. KRSTEL *et al.* (1998). Las Hijas Seamounts - the next Canary Island? *Terra Nova* 10: 121-125.
- ROCHA, R., M. MENEZES DE SEQUEIRA, M. DOUGLAS *et al.* (2017). Extinctions of introduced game species in oceanic islands: curse for hunters or conservation opportunities? *Biodiv. Cons.* 26: 2517-2520.
- RODDA, G.H., T.H. FRITTS, M.J. MCCOID & E.W. CAMPBELL III (1999). An overview of the biology of the brown treesnake (*Boiga irregularis*), a costly introduced pest on Pacific Islands, In: G.H. Rodda *et al.* (Eds.), *Problem snake management: the habu and the brown treesnake*. Cornell University Press, Ithaca. pp. 44-80.
- RODRÍGUEZ, F. & Á. MORENO (2004). Pinzón Azul de Gran Canaria. *Fringilla teydea polatzeki*. In: A. Madroño *et al.* (Eds.) *Libro Rojo de las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid. pp. 370-372.
- RUSSELL, J.C. & C. KUEFFER (2019). Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annu. Rev. Env. Resou.* 44: 31-60.
- SLAVENKO, A., O.J.S. TALLOWIN, Y. ITESCU *et al.* (2016). Late quaternary reptile extinctions: Size matters, insularity dominates. *Global Ecol. Biogeogr.* 25: 1308-1320.
- SPERLING, F.N., R. WASHINGTON & R.J. WHITTAKER (2004). Future climate change of the subtropical North Atlantic: implications for the cloud forests of Tenerife. *Climatic Change* 65: 103-123.
- STAMPS, J.A. & M. BUECHNER (1985). The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *Q. Rev. Biol.* 60: 155-181.
- STILL, C.J., P.N. FOSTER & S.C. SCHNEIDER (1999). Simulating the effects of climate change on tropical mountain cloud forests. *Nature* 398: 608-610.

- STEINBAUER, M., R. FIELD, J.A. GRYNES *et al.* (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecol. Biogeogr.* 25: 1097-1107.
- STUESSY, T.F., D.J. CRAWFORD, G.J. ANDERSON & E.R.J. JENSEN (1998). Systematics, biogeography and conservation of Lactoridaceae. *Perspect. Plant. Ecol.* 4: 267-290.
- SZIEMER, P. (2000). *Madeira's natural history in a nutshell*. Francisco Riberiro & Filhos, Funchal. 288 pp.
- THORNTON, I. (1996). *Krakatau. The destruction and reassembly of an Island Ecosystem*. Harvard University Press, Harvard.
- TOWNS, D.R., P. DE LANGE & M.C. CLOUT (2011). New Zealand: Invasions, In: D. Simberloff & M. Rejmánek (Eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press. Los Angeles. pp: 475-484.
- TRIANIS, K.A., P.A.V. BORGES, R. LADLE *et al.* (2010). Extinction debt on oceanic islands. *Ecography* 33: 285-294.
- TURVEY, S.T. (Ed.) (2009). *Holocene extinctions*. Oxford University Press, Oxford.
- TYE, A. (2006). Restoration of the vegetation of the dry zone in Galápagos. *Lyonia* 9: 29-50.
- VAN DAMME, R. (1999). Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *J. Herpetol.* 33: 663-674.
- VAN DEN BOOGARD, P. (2013) The origin of the Canary Island Seamount Province - New ages of old seamounts. *Sci. Rep.* 3: 2107.
- VAN DER GEER, A.A., M.V. LOMOLINO & G.A. LYRAS (2018). On being the right size. Do aliens follow the rules? *J. Biogeogr.* 45: 515-529.
- VAN KLEUNEN, M., F. ESSL, J. PERGL *et al.* (2018). The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions. *Biol. Rev.* 93: 1421-1437.
- VITOUSEK, P.M. & L.R. WALKER (1989). Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: Plant demography, nitrogen fixation, and ecosystems effects. *Ecol. Monogr.* 59 247-265.
- WALLACE, A.R. (1881). *Island Life*. Nueva York: Harper & Brothers.
- WEBB, P.B. & S. BERTHELOT (1836-1850). *Histoire naturelle des Îles Canaries*, 15 Vol. Bethune, París.
- WEIGELT, P., W. JETZ & H. KREFT (2013). Bioclimatic and physical characterization of the world's islands. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 110: 15307-15312.
- WHITTAKER, R.J., M.B. BUSH & K. RICHARDS (1989) Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecol. Monogr.* 59: 59-123.
- WHITTAKER, R.J., J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, T.J. MATTHEWS *et al.* (2017). Island biogeography: taking the long view of nature's laboratories. *Science* 357: eaam8326.
- WHITTAKER, R.J., J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, T.J. MATTHEWS *et al.* (2018). Archipelagos and meta-archipelagos. *Front. Biogeogr.* 10: e41470.
- WHITTAKER, R.J., J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS & T.J. MATTHEWS (2023). *Island Biogeography. Geo-environmental dynamics, ecology, evolution, human impact and conservation*. Oxford University Press, Oxford.

- WHITTAKER, R.J., K.A. TRIANTIS & R.J. LADLE (2008). A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *J. Biogeogr.* 37: 977-994.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological Invasions*. Chapman & Hall, Londres.
- WOOD, J.R., J.A. ALCOVER, T.M. BLACKBURN *et al.* (2017). Island extinctions: processes, patterns, and potential for ecosystem restoration. *Environ. Conserv.* 44: 348-358.
- ZIZKA, A., R.E. ONSTEIN, R. ROZZI *et al.* (2022). The evolution of insular woodiness. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 119: e2208629119.