

3. Biogeografía funcional de plantas en islas

**Rüdiger Otto Dittmann¹, Martha Paola Barajas Barbosa²
y Natalia Sierra Cornejo³**

¹ *Profesor Ayudante Doctor, Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de La Laguna*

² *Investigadora, German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig, Leipzig, Germany*

³ *Investigadora del Grupo de Ecología y Biogeografía Insular. Universidad de La Laguna.*

Como rasgos funcionales entendemos las características morfológicas, fisiológicas, químicas o fenológicas de una planta que expresan una función en el ecosistema. Se consideran herramientas importantes para investigar procesos biogeográficos, ecológicos y evolutivos. No obstante, la biogeografía funcional en islas es un campo de investigación muy reciente y todavía falta mucha información sobre rasgos funcionales de plantas insulares. En este artículo presentamos datos sobre los síndromes de insularidad relacionados con los rasgos funcionales más destacados a nivel global y los relacionamos con estudios recientemente realizados en Canarias sobre este tema.

Conjuntamente, intentamos responder preguntas clave como: ¿Cómo se diferencia la flora de una isla oceánica como Tenerife de floras continentales respecto a la composición y diversidad de

rasgos funcionales?, y ¿Cuáles de los síndromes insulares se confirman para el archipiélago canario? Contestando a estas preguntas queremos aportar conocimientos fundamentales sobre procesos biogeográficos, ecológicos y evolutivos que influyen en el ensamblaje y funcionamiento de las comunidades insulares y dar nuevas ideas para futuras investigaciones sobre biogeografía funcional en islas.

Introducción:

Biogeografía de islas y rasgos funcionales de plantas

La **biogeografía** se divide tradicionalmente en diferentes ramas según el enfoque temporal que reciba. La **biogeografía histórica** generalmente estudia cómo los procesos históricos, procesos evolutivos o tectónicos, influyen la distribución de los seres vivos y la diversidad, e intenta averiguar las causas de estos cambios. Mientras, la **biogeografía ecológica** investiga cómo los procesos ecológicos actúan sobre la distribución de los seres vivos a corto plazo, intentando identificar los factores físicos que explican los patrones actuales de la distribución de la biota. Además, la biogeografía se puede agrupar según las características de las propias especies. Por un lado, la **biogeografía taxonómica** se centra en estudiar la distribución espacial de los taxones, su composición y diversidad y, por otro lado, la **biogeografía filogenética** investiga los grupos o clados filogenéticos en un contexto geográfico. La **biogeografía funcional** relaciona los patrones geoespaciales de grupos de especies que muestran los mismos rasgos funcionales con procesos ecológicos y evolutivos que determinan la composición y las características de los ecosistemas que las componen. Finalmente, la **biogeografía funcional de islas** podemos definirla como la disciplina que estudia los procesos ecológicos y evolutivos que controlan la estructura, la diversidad y el funcionamiento de las comunidades insulares mediante el enfoque en los rasgos funcionales y las estrategias ecológicas de las especies (Schrader *et al.*, 2021).

Como **rasgos funcionales** de las plantas entendemos las características morfológicas, fisiológicas, estructurales, químicas o fenológicas de una planta que expresan una función en el ecosistema relacionada con su rendimiento o *fitness*, que depende de procesos como el crecimiento, la reproducción o la estrategia de supervivencia. Por lo tanto, en muchos casos los rasgos funcionales reflejan adaptaciones evolutivas de las especies a factores abióticos, a factores bióticos como competencia, facilitación etc. y/o a perturbaciones naturales. En general, los rasgos funcionales que se estudian en los individuos son aquellos que resultan cuantificables. Es importante seleccionar los rasgos que mejor representen las funciones objeto de estudio,

así como tener en cuenta la capacidad de llevar a cabo su medición. Los rasgos funcionales muestran variaciones intra- e interespecíficas, es decir, entre individuos de la misma especie y entre individuos de diferentes especies. Para un rasgo como la forma o el peso de la hoja, para ciertas especies, las variaciones intraespecíficas pueden resultar mayores que las variaciones interespecíficas. Otros rasgos como el tipo de dispersión o la forma de polinización no varían entre individuos, sino entre especies.

Los rasgos funcionales se pueden investigar por separado o en conjunto. Por ejemplo, nos puede interesar exclusivamente el tipo de dispersión de una comunidad o de todas las plantas de una isla, o bien analizar la combinación de varios rasgos de hojas y tronco de todas las especies de una comunidad (por ejemplo, forma, área, biomasa, contenido de carbono y nitrógeno de las hojas, densidad de la madera, altura del individuo, etc.), y los cambios composicionales relacionados con estrés ambiental o perturbaciones. En general, los rasgos funcionales de plantas representan unas herramientas efectivas para investigar filtros o procesos biogeográficos a diferentes niveles de organización, por ejemplo, a nivel de especies, poblaciones, hábitats/ecosistemas o islas enteras. Los rasgos también nos ayudan a entender procesos como las adaptaciones de las especies, el ensamblaje y la dinámica de las comunidades vegetales en islas.

Según Schrader *et al.* (2021), los rasgos funcionales de plantas relevantes en biogeografía insular se pueden relacionar con cinco funciones: (i) capacidad de dispersión, (ii) reproducción y persistencia, (iii) explotación de recursos, (iv) ocupación del espacio, y (v) resistencia/tolerancia frente a estrés y perturbaciones (Tabla 1). Entre estos rasgos podemos mencionar: modo de dispersión, características del propágulo, sistema de reproducción, sistema de polinización, características morfológicas y químicas de la hoja y de la raíz, altura de la planta, densidad de la madera, dormancia en semillas, o capacidad de defensa.

La biota de islas, especialmente de islas oceánicas (Fernández-Palacios & Fernández-Palacios, 2024), es el resultado de tres procesos fundamentales (MacArthur & Wilson, 1967; Whittaker *et al.*, 2008). Las **tasas de inmigración y colonización** determinan el número de especies que pueden formar una población suficientemente grande y estable para mantenerse un cierto tiempo en la isla. La **especiación** es un proceso evolutivo que da lugar a la aparición de nuevas especies insulares capaces de explotar nichos desocupados. La **extinción o extirpación** de una especie se refiere a la pérdida total hasta el último individuo de una especie de la isla. Siguiendo la teoría del equilibrio de la biogeografía insular de MacArthur & Wilson (1967; fig. 1), existe un equilibrio entre la tasa de colonización y la de extinción, las cuales determinan el número de especies que pueden coexistir en una isla. Ese número o riqueza depende principalmente del aislamiento y el tamaño de la isla.

Tabla 1. Rasgos funcionales de plantas relevantes en biogeografía de islas (según Schrader *et al.*, 2021).

Función	Rasgo
Capacidad de dispersión	Modo de dispersión (endo-/epizoocoria, anemocoria, hidro-/talasocoria, autocoria). Características del propágulo (masa, tamaño, forma, cantidad, longevidad).
Reproducción / Persistencia	Reproducción sexual o vegetativa. Características del propágulo (masa, tamaño, forma, cantidad, longevidad). Capacidad de rebrotar o de formar un banco de semilla (tamaño, longevidad). Sistema de reproducción (autocompatibilidad, hermafrodita, monoecia, dioecia). Sistema de polinización (zoofilia, anemofilia, hidrofilia).
Explotación de recursos, uso adquisitivo o conservador	Características morfológicas y químicas de la hoja (área foliar, área foliar específica, grosor, contenido de materia seca, contenido de nitrógeno, fósforo, carbono). Altura de la planta, densidad de la madera. Características de las raíces (longitud específica radicular).
Ocupación del espacio	Modo de dispersión (endo-/epizoocoria, anemocoria, hidro-/talasocoria, autocoria). Altura de la planta, forma de vida, longevidad.
Resistencia / tolerancia frente a estrés y perturbaciones	Altura de la planta, densidad de la madera, dormancia y desecación en semillas. Características de la hoja (área foliar específica, grosor, contenido de materia seca). Capacidad de regeneración vegetativa, de rebrotar o formar un banco de semillas. Capacidad de defensa (características mecánicas/estructurales como espinas o características químicas como taninos y fenoles).

Más recientemente, Whittaker *et al.* (2008) introdujeron la historia geológica en un modelo biogeográfico insular representando la importancia de los tres procesos mencionados durante la ontogenia de una isla oceánica (Fernández-Palacios & Fernández-Palacios, 2024). Según este modelo, la diversidad de especies y, posiblemente también la diversidad funcional, tienen una relación unimodal con la edad geológica de la isla, llegando a un máximo en edades intermedias cuando la heterogeneidad topográfica de la isla es más alta (Fig. 2).

Los procesos de colonización, adaptación, evolución y extinción de las especies en interacción con las condiciones físicas de las islas, como tamaño, altitud, geología o aislamiento, caracterizan las comunidades insulares. Las más llamativas entre estas características son: el empobrecimiento y la disarmonía de la biota, el relictualismo y el síndrome de la insularidad (Fernández-Palacios & Fernández-Palacios, 2024). Este último término se

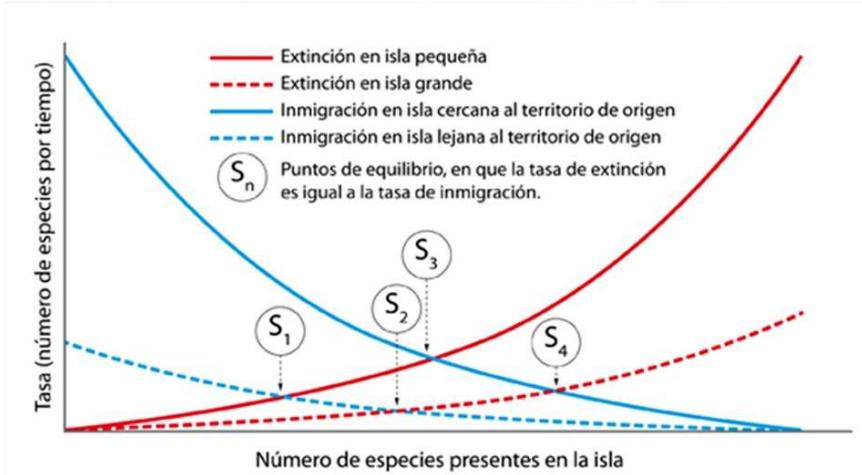


Fig. 1. Modelo de MacArthur & Wilson (1967) mostrando puntos de equilibrio de riqueza de especies insulares relacionados con las tasas de inmigración y extinción que, a su vez, dependen del aislamiento y del tamaño de la isla. Fuente: <https://blog.creaf.cat/es/conocimiento/paraisos-perdidos>.

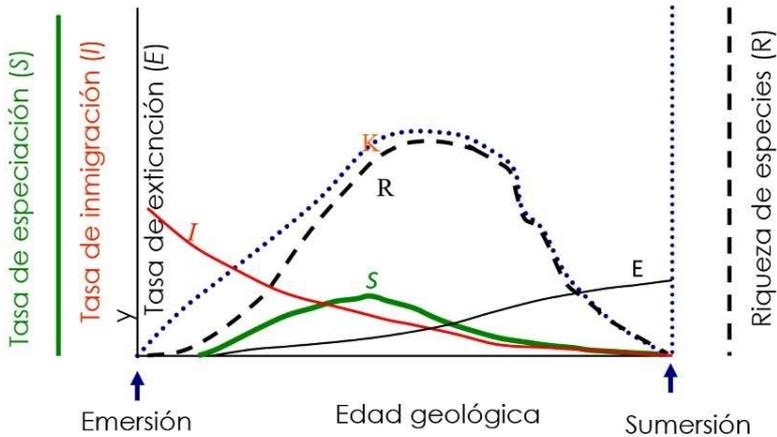


Fig. 2. Modelo biogeográfico de la ontogenia de una isla oceánica (Whittaker *et al.*, 2008). Cambios de la riqueza de especies y de las tasas de especiación, inmigración y extinción a lo largo de la historia geológica de la isla desde la emersión hasta su sumersión. K = Capacidad de carga de la isla.

refiere a la tendencia de las especies insulares a desarrollar comportamientos y adaptaciones morfológicas particulares debido a nuevas o diferentes condiciones ecológicas (nuevos nichos) que las hace más competitivas en el ambiente insular. Debido a estos procesos biogeográficos y evolutivos, se

espera que los rasgos funcionales de plantas en islas y la composición de estos en los ecosistemas insulares se distingan de alguna forma de los de la flora continental.

Los síndromes de insularidad en plantas y la necesidad de estudiar sus rasgos funcionales en islas oceánicas

En las últimas décadas, el campo de la ecología funcional, es decir, el estudio de comunidades y ecosistemas a partir de rasgos fenológicos, fisiológicos y morfológicos medibles a nivel de individuo, y mediante los cuales interactúan con su entorno biótico y abiótico, ha tenido un gran avance gracias a estudios y revisiones exhaustivas (Wright *et al.*, 2004; Violle *et al.*, 2007; Díaz *et al.*, 2016). La integración de rasgos funcionales en las teorías generales de la biogeografía insular está a la vanguardia de la investigación actual. Por ejemplo, Schrader *et al.* (2023) revelaron que también existe un equilibrio dinámico de diversidad de rasgos funcionales de plantas en pequeñas islas continentales frente a la costa australiana, confirmando así la teoría de MacArthur & Wilson (1967). Por lo tanto, igual que la riqueza taxonómica, el número o riqueza de diferentes rasgos funcionales en una isla se mantiene estable en el tiempo, a pesar del continuo recambio o «turnover» de rasgos.

No obstante, el progreso en la biogeografía funcional de islas se encuentra actualmente frenado por la falta de disponibilidad de información sobre rasgos funcionales, ya que las especies insulares, muchas de ellas endemismos, no están bien representadas en los grandes bancos de datos globales como TRY, AUSTRALITS, DRYAD o GRooT. En la actualidad, se dispone de pocos datos y limitados únicamente a algunos rasgos funcionales de una flora completa de una isla oceánica: Islas Juan Fernández (Takayama *et al.*, 2018). Por esta razón, Barajas Barbosa *et al.* (2023) propusieron en 2017 un proyecto de investigación con el objetivo de llenar este vacío, que ha permitido proporcionar la primera caracterización completa del espacio de rasgos funcionales aéreos de plantas nativas de una isla oceánica. El siguiente paso consistió en comparar este espacio funcional insular con el espacio funcional global previamente publicado (Díaz *et al.*, 2016). La hipótesis de partida era la siguiente: como resultado del empobrecimiento, la disarmonía de las floras insulares, nuevos nichos ecológicos y procesos evolutivos, se esperaba la aparición de nuevos rasgos funcionales y la extensión del espacio funcional en las islas oceánicas. Es decir, se postuló que los diferentes filtros que participan en el poblamiento insular limitarían la diversidad funcional en una isla, mientras que los procesos evolutivos aumentarían el espacio funcional con la generación de nuevos rasgos (Fig. 3).

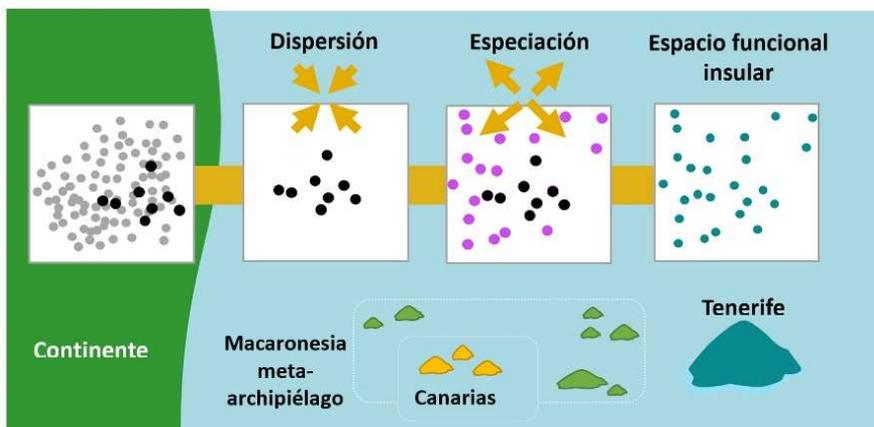


Fig. 3. Hipótesis de trabajo: los diferentes filtros en el poblamiento insular, especialmente el filtro de dispersión, limitan la diversidad funcional en una isla, mientras que los procesos evolutivos como la especiación aumentan el espacio funcional insular con la generación de nuevos rasgos. Fuente: elaboración propia.

Para comprobar la hipótesis se seleccionó la isla de Tenerife como modelo ideal de una isla oceánica madura con una gran variedad de ecosistemas altitudinales. Se analizaron muestras de material vegetal de 348 especies de plantas con semillas, el 80% de la flora nativa segura (Izquierdo *et al.*, 2010), recogidas en 500 sitios distribuidos por toda la isla, desde la costa hasta los 2700 m de altitud (Fig. 4, tabla 2). Se eligieron ocho rasgos funcionales importantes relacionados con la reproducción, la explotación de los recursos, el crecimiento de la planta y la tolerancia al estrés ambiental y a las perturbaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Los ocho rasgos funcionales muestreados en el trabajo de Barajas Barbosa *et al.* (2023).

Rasgo funcional	Abreviación	Unidad	Número de especies muestreadas
Altura de la planta	H	dm	421
Área foliar	LA	cm ²	348
Contenido de biomasa foliar seca	LDMC	mg g ⁻¹	344
Biomasa seca por unidad de área foliar	LMA	g m ⁻²	344
Grosor de la hoja	Lth	mm	344
Contenido de nitrógeno de la hoja	Nmass	mg g ⁻¹	316
Peso de la semilla	SM	g 1000 semillas	322
Densidad de la madera	SSD	mg mm ⁻³	330

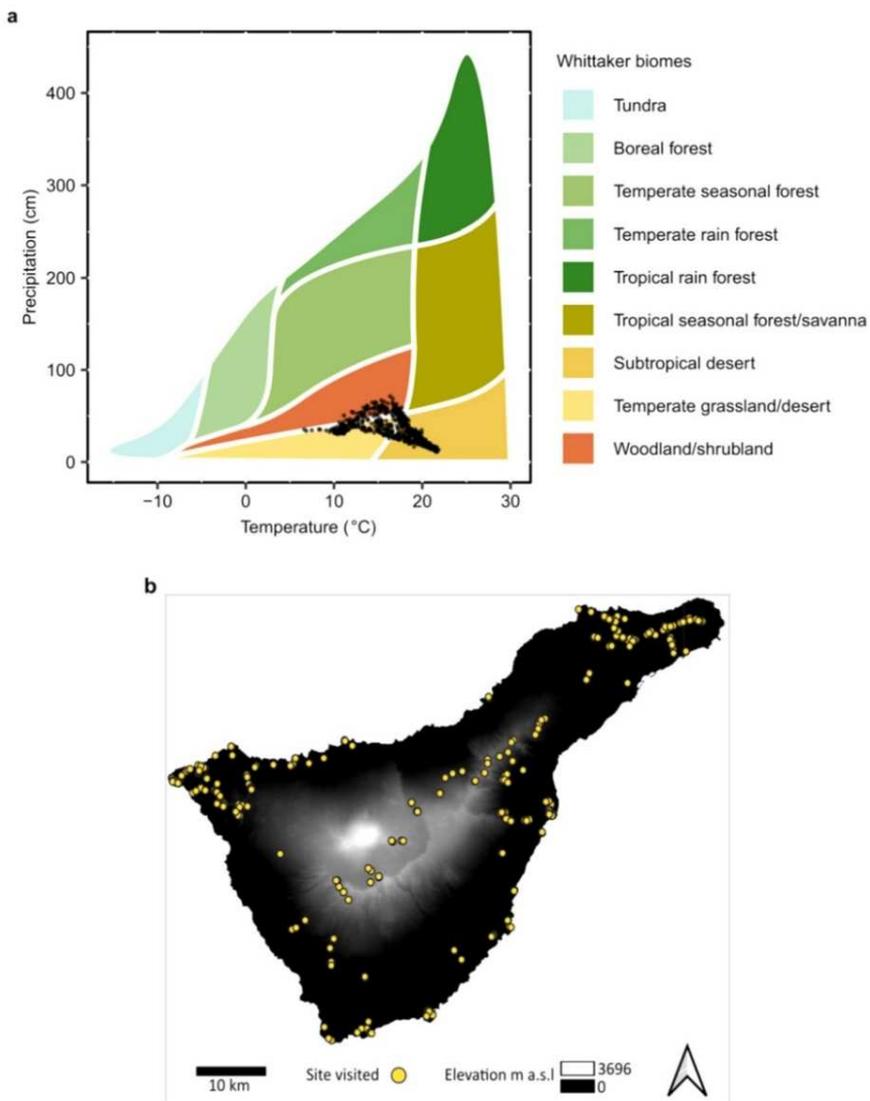


Fig. 4. a) Ubicación de la isla de Tenerife en un espacio climático (temperatura y precipitación media anual), representando los principales biomas del mundo de Whittaker. b) Localización de los 500 sitios de muestreo de los rasgos funcionales de plantas nativas en Tenerife. Fuente: Barajas Barbosa *et al.*, 2023

En concreto, se determinaron: (i) la altura de la planta (extraída de la bibliografía), (ii) el área foliar, (iii) el contenido de biomasa foliar seca, (iv) la biomasa seca por unidad de área foliar, (v) el grosor de la hoja, (vi) el contenido de nitrógeno de la hoja, (vii) el peso de la semilla, y (viii) la

densidad de la madera. Se recolectaron entre tres y cinco individuos por especie en diferentes lugares de la isla y, dependiendo del tamaño de las hojas, entre 15 y 30 hojas por individuo. Las hojas recolectadas además de estar expuestas al sol, debían ser enteras, maduras y sanas. Las especies fueron agrupadas según su estatus corológico, en cinco grupos: (i) endemismos macaronésicos (especies relícticas), (ii) endemismos canarios, (iii) endemismos tinerfeños, (iv) endemismos resultados de diversificación (cladogénesis), y (v) especies nativas no-endémicas.

El espectro global de los rasgos funcionales de plantas y el caso de una isla oceánica

El espectro global de los rasgos funcionales de plantas está caracterizado por dos grupos o dos nubes en el diagrama de un análisis de componentes principales (PCA, fig. 5; Díaz *et al.*, 2016). A la derecha, se encuentran los árboles con semillas grandes y, frecuentemente, con hojas grandes; mientras que las plantas herbáceas con tallos pequeños, hojas y semillas pequeñas se agrupan a la izquierda. El segundo eje del PCA está relacionado con la proporción o *ratio* entre biomasa seca y área foliar (LMA) y el contenido de nitrógeno foliar, y representa las estrategias de explotación de recursos (estrategia adquisitiva y conservadora). Por lo tanto, abajo a la derecha en el diagrama, nos encontramos a las gimnospermas que presentan acículas relativamente pesadas en relación con su área foliar y con bajo contenido de nitrógeno, representando la estrategia conservadora.

Barajas Barbosa *et al.* (2023) revelaron que el espacio de rasgos funcionales de Tenerife es sorprendentemente similar al espectro funcional global de las plantas (Fig. 6), pero con una marcada sobrerrepresentación de arbustos leñosos. Se observa un máximo de distribución de especies tinerfeñas en el centro del diagrama PCA, que representan arbustos. Esta observación es consistente con el síndrome de insularidad descrito como **leñosidad insular** o «*island woodiness*», una de las peculiaridades más sorprendentes de las floras de las islas oceánicas (Lens *et al.*, 2013; Nürk *et al.*, 2019; Zizka *et al.*, 2022). Se ha propuesto que este síndrome ha surgido como una adaptación al clima mediterráneo, mayoritariamente árido, de Canarias, ya que se reduce el riesgo de estrés hídrico durante el período seco (Zizka *et al.*, 2022), al tiempo que permite a linajes leñosos diversificados ocupar un mayor espacio funcional (Nürk *et al.*, 2019). La leñosidad insular también se denomina **lignificación secundaria** dado que se trata de una lignificación adquirida o derivada relacionada con procesos evolutivos. Es decir, el ancestro es una especie herbácea que evolucionó en la isla hacia una especie leñosa (Fernández-Palacios & Fernández-Palacios, 2024).

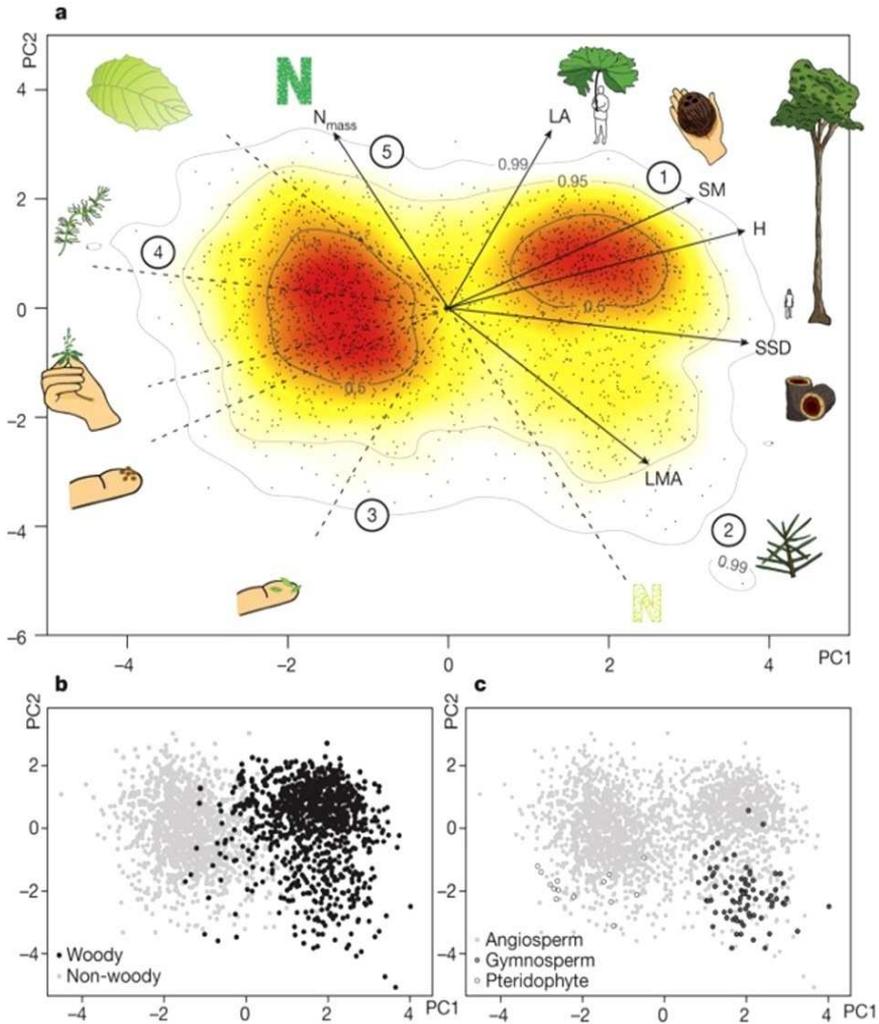


Fig. 5. Proyecciones de las dos primeras dimensiones de un análisis de componentes principales (PCA) de seis rasgos funcionales de plantas a nivel global. Las abreviaciones siguen las de la tabla 2. a) distribución de las especies según la combinación de seis rasgos funcionales, b) distribución de las plantas leñosas vs. no leñosas, y c) distribución de las angiospermas, gimnospermas y pteridofitas. Fuente: Díaz *et al.*, 2016.

En Canarias, la leñosidad insular o lignificación secundaria ha surgido en 38 ocasiones independientes en 34 géneros dentro de 15 familias, lo que constituye un récord mundial entre las 258 islas que han sido estudiadas (Lens *et al.*, 2013; fig. 7). Muchos de los linajes más diversificados/radiados como *Sonchus*, *Echium*, *Argyranthemum* o *Aeonium* están incluidos en este grupo (Fig. 8).

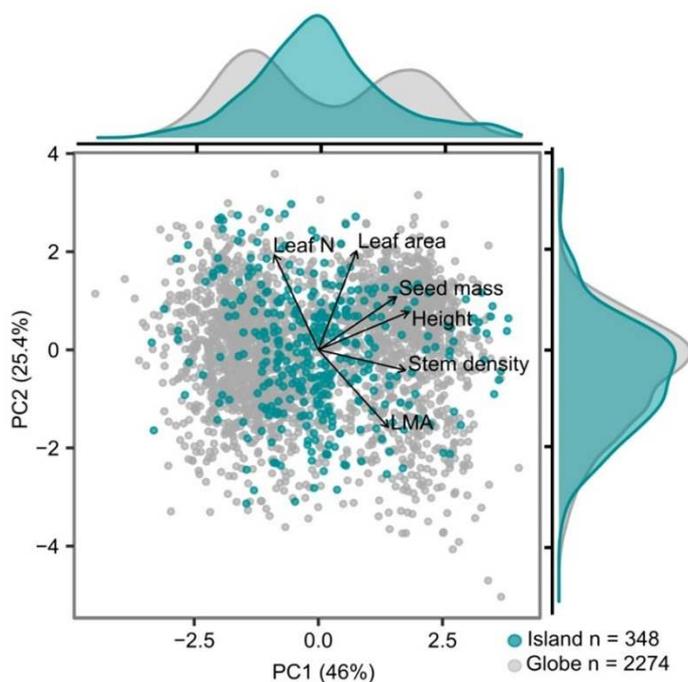


Fig. 6. Comparación del espectro global de plantas representadas por la combinación de seis rasgos funcionales (color gris) con el espacio funcional de las plantas nativas de Tenerife (color turquesa). Fuente: Barajas Barbosa *et al.*, 2023.

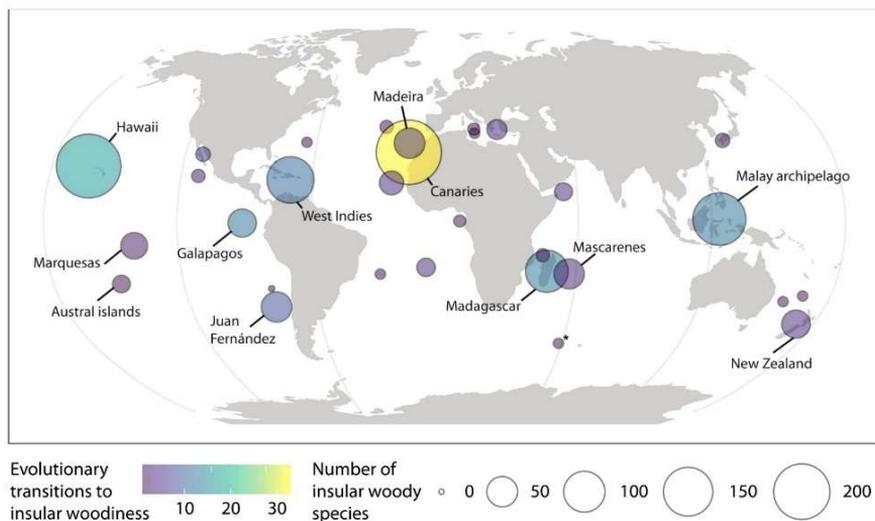


Fig. 7. Síndrome de lignificación secundaria («*island woodiness*») a nivel global (número de transiciones evolutivas hacia lignificación insular). Fuente: Zizka *et al.*, 2022.



Fig. 8. *Sonchus canariensis*, una de las especies arbustivas más altas del linaje diversificado. Fuente: <http://endemicascanarias.com>

Otro resultado interesante e inesperado fue que la expansión del espacio funcional en la isla de Tenerife está relacionada principalmente con las plantas nativas no-endémicas, es decir, especies que colonizaron Tenerife sin sufrir especiación (Barajas Barbosa *et al.*, 2023). Se trata de especies de llegada reciente o de especies que tienen una gran capacidad de dispersión, por lo que mantienen cierto flujo genético entre poblaciones insulares y poblaciones continentales, lo que evita el aislamiento reproductivo necesario para el comienzo de una especiación *in-situ*.

Por el contrario, los endemismos canarios, los tinerfeños y las especies diversificadas (por cladogénesis) están claramente ubicados en el centro del espacio funcional, representando una convergencia evolutiva hacia especies arbustivas sin mostrar cambios en sus rasgos funcionales, sino que se han radiado dentro de un rango limitado de variación funcional. Solo en linajes como *Aoenium* y *Polycarpaea* la especiación *in-situ* (cladogénesis) ha aumentado el espacio funcional, si se compara con las especies no-diversificadas. El rasgo funcional novedoso son las hojas suculentas (Fig. 9, parte baja del diagrama f). El análisis de la diversidad funcional basado en características morfológicas extraídas de la bibliografía también proporcionó evidencia de que las especies endémicas de Canarias se agrupan alrededor de puntos críticos funcionales y que las especies nativas no-endémicas son las principales responsables de la expansión del espacio funcional (Hanz *et al.*, 2022).

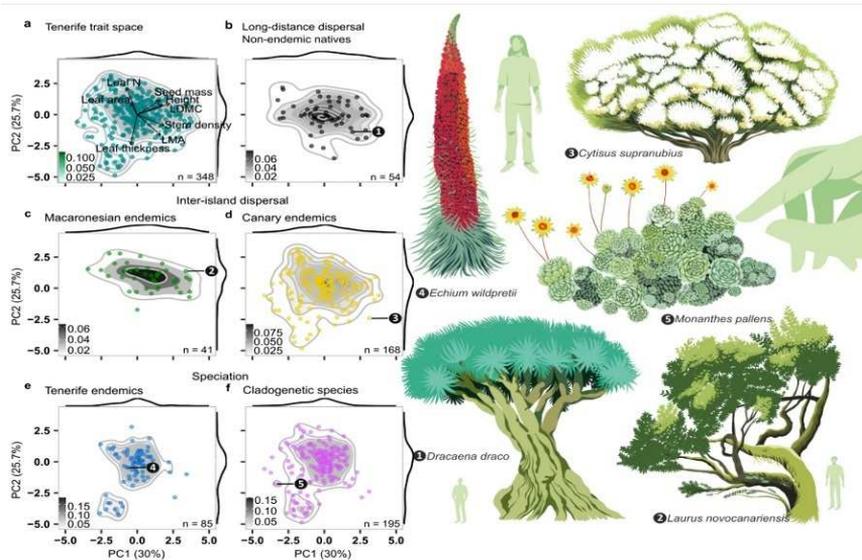


Fig. 9. Espacio funcional según los diferentes grupos corológicos de especies endémicas/nativas. a) espacios de todas las plantas de Tenerife, b) especies nativas no-endémicas, c) endemismos macaronésicos, d) endemismos canarios, e) endemismos tinerfeños, y f) especies resultado de diversificación *in-situ* (cladogénesis). Ubicación de cinco especies emblemáticas de la flora de Tenerife en el grupo corológico al que pertenecen. Fuente: Barajas Barbosa *et al.*, 2023.

Por lo tanto, una importante conclusión que se obtiene de este primer estudio de rasgos funcionales aéreos de una flora insular casi completa es que las hipótesis iniciales que postulaban la aparición de nuevos rasgos funcionales y la extensión del espacio funcional no se han confirmado. Por lo menos en el caso de Tenerife, lo que probablemente también puede ser válido para la flora canaria, la colonización no fue limitante para la diversidad funcional, y la especiación *in-situ* durante millones de años no ha generado un número elevado de nuevos rasgos funcionales.

Rasgos funcionales de las hojas: estrategia adquisitiva – conservadora

Los rasgos funcionales de las hojas de las plantas reflejan adaptaciones a condiciones abióticas o físicas, pero también a interacciones entre especies en comunidades vegetales. Por lo tanto, algunos de los rasgos foliares responden a gradientes físicos, como aridez, temperatura o disponibilidad de nutrientes, mientras otros responden a procesos de sucesión ecológica y, en general, a la dinámica de una comunidad frente a perturbaciones naturales

Aunque la comparación del espacio funcional global con el de una flora insular como Tenerife (Fig. 11) no mostró en su conjunto diferencias respecto a la distribución de especies con estrategia adquisitiva y conservadora (segundo eje del diagrama), el estudio de estas estrategias ecológicas en comunidades insulares a través de los rasgos funcionales podría ser muy interesante y prometedor. De hecho, ya se han realizado los primeros trabajos con este enfoque en Canarias. Ratier Bakes *et al.* (2023) analizaron en Tenerife los rasgos funcionales en comunidades vegetales de borde de carreteras y comunidades maduras adyacentes y mostraron que tanto los gradientes ambientales (elevación) como las perturbaciones por carretera (sucesión secundaria) se reflejan en los rasgos funcionales de las especies dominantes. Otro estudio reciente indica cambios significativos en la composición de rasgos funcionales relacionados con la estrategia adquisitiva/conservadora durante la sucesión primaria en coladas volcánicas en Canarias (Otto *et al.*, enviado).

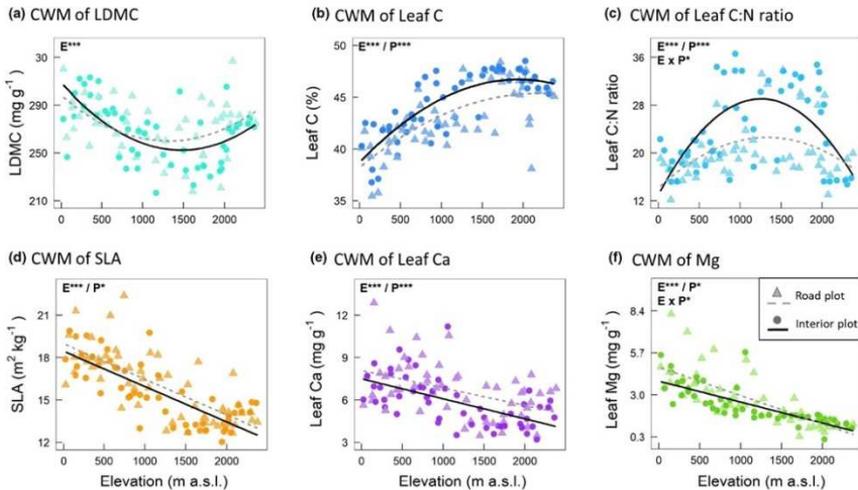


Fig. 11. Variación de los rasgos funcionales en comunidades vegetales de borde de carreteras (*road plot*) y comunidades maduras adyacentes (*interior plot*) según la elevación en Tenerife. CWM = media ponderada del rasgo de la comunidad. Fuente: Ratier Bakes *et al.*, 2023.

Otro estudio enfocado en rasgos funcionales de las hojas de dos plantas canarias dispersadas por viento, *Kleinia neriifolia* y *Periploca laevigata* (García-Verdugo *et al.*, 2017), reveló unas hojas significativamente más grandes para poblaciones canarias en comparación con las de poblaciones del continente (Fig. 12). El aumento en el tamaño de las hojas en condiciones insulares se ha descrito como otro síndrome de la insularidad y se ha

relacionado con la falta de presión por herbívoros, ventaja competitiva por luz y estabilidad climática en islas (Burns *et al.*, 2012). No obstante, aún se necesitan más estudios comparativos a nivel global para confirmar esta tendencia en rasgos funcionales insulares (Whittaker *et al.*, 2023).

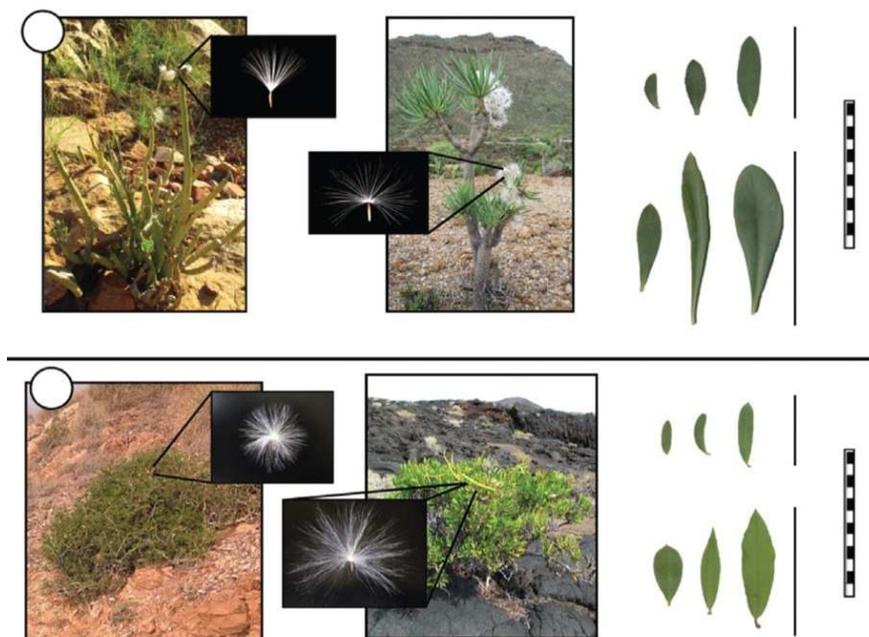


Fig. 12. Variación de las diásporas y del tamaño de las hojas observada en condiciones de campo de los pares de especies entre el continente y las islas canarias. *Kleinia anteuphorbium* – *K. neriifolia* (arriba), *Periploca angustifolia* – *P. laevigata* (abajo). Fuente: García-Verdugo *et al.*, 2017.

Rasgos funcionales relacionados con la reproducción: modo de dispersión

Según la teoría de la biogeografía insular, el filtro de dispersión es el filtro más importante en el proceso de colonización de una isla oceánica, dado que sólo una pequeña parte de las especies continentales, que representan el reservorio de especies candidatas, disponen realmente de la capacidad para arribar a una isla alejada del continente. La existencia de este filtro de dispersión, que influye especialmente en el ensamblaje de comunidades en las islas oceánicas más aisladas, se ha denominado **síndrome de dispersión a larga distancia** («Long-distance dispersal syndromes», LDD; MacArthur & Wilson, 1967; Whittaker *et al.*, 2023).

Al contrario de los animales, que tienen la capacidad de desplazarse activamente, las plantas dependen de la dispersión pasiva, que ha sido subdividida en cinco principales modos de dispersión (Fig. 13): (i) por viento (anemocoria), (ii) en el tracto digestivo de un animal (endozoocoria), (iii) adheridos a la piel, plumaje o motas de barro que transporta un animal (epi- o ectozoocoria), (iv) por agua (hidro- o talasocoria), y (v) sin medio de transporte reconocible (autocoria). El último tipo de dispersión se asigna a plantas que no muestran ninguna adaptación morfológica a uno de los modos de dispersión anteriores, es decir, no tienen rasgos funcionales relacionados con la dispersión a larga distancia como frutos carnosos (endozoocoria), semillas con superficie áspera o ganchos para adherirse al animal (ectozoocoria), semillas aladas o con filamentos (vilanos) (anemocoria) o semillas flotantes (hidrocoria).

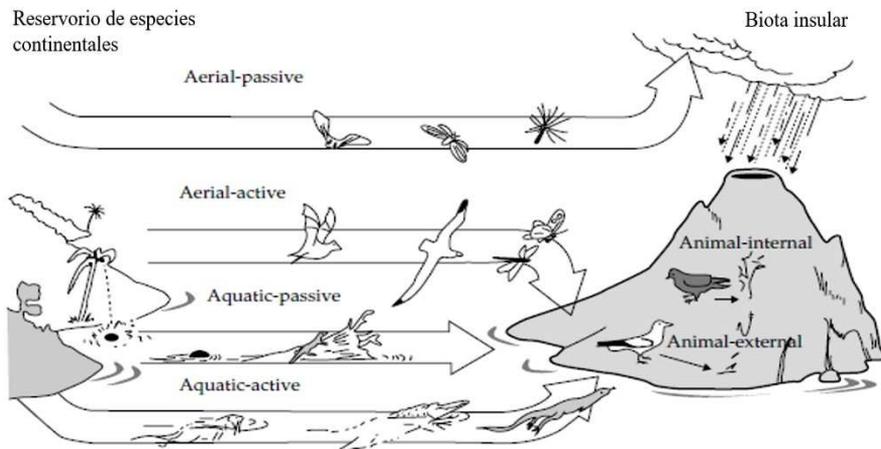


Fig. 13. Formas de dispersión para arribar a una isla oceánica. Dispersión aérea-activa, aérea-pasiva, acuática-activa y acuática-pasiva. Fuente: Aguilera *et al.*, 1994.

En un contexto de biogeografía insular, se ha formulado la hipótesis de que el aislamiento de una isla oceánica favorece la colonización y persistencia de plantas con capacidad de dispersión a larga distancia (LDD, anemocoria, zoocoria e hidrocoria), pero perjudica a las plantas que carecen de esta capacidad (autocoria). Para tratar de confirmar esta hipótesis se han llevado a cabo estudios que han recopilado información bibliográfica sobre modos de dispersión de especies de floras de islas oceánicas y de especies floras continentales (Heleno & Vargas, 2015; Arjona *et al.*, 2017; Takayama *et al.*, 2018; Price & Wagner, 2018). Además, se ha realizado una primera estimación de los modos de dispersión de las especies de la flora canaria

(elaboración propia). En este análisis preliminar no se ha incluido la hidrocoria, debido a la falta de disponibilidad de datos.

La figura 14 nos muestra que, en las floras de Azores y Canarias, las plantas que carecen de adaptaciones morfológicas para la dispersión a larga distancia dominan claramente, mientras que las plantas con dispersión mediante zoocoria, que supuestamente representa la capacidad más alta de dispersión, no superan el 20% del total. Además, de la comparación con las especies de las floras de Portugal y del conjunto del continente europeo, se constata la ausencia de grandes diferencias en el espectro de los modos de dispersión. Por lo que es posible concluir que el filtro de dispersión, o los rasgos funcionales relacionados con la dispersión a larga distancia, han tenido escasa importancia en la colonización y formación de comunidades vegetales en estos archipiélagos. En el caso de Canarias, estas observaciones se pueden explicar por la cercanía del archipiélago al continente, lo que facilitaría la llegada de especies con autocoria. Sin embargo, los datos obtenidos para las islas Azores, que se encuentran a 1500 km de la costa de Portugal y, por lo tanto, se trata de un archipiélago considerablemente aislado en el Atlántico Norte, no concuerdan con la hipótesis de partida, y requiere de estudios adicionales.

Para otros archipiélagos oceánicos como el de Galápagos, situado a unos 1000 km de la costa de Ecuador, el espectro de modos de dispersión es más equilibrado, aunque la autocoria todavía es la forma de dispersión más abundante. Para la flora de las islas Juan Fernández en el océano Pacífico Sur, se detecta la dominancia de la anemocoria, seguido por la autocoria y la endozoocoria. Para Hawái, uno de los archipiélagos más aislados del mundo, se observa una clara dominancia de la zoocoria en su flora. Por lo tanto, para los tres archipiélagos pacíficos de Galápagos, Juan Fernández y Hawái, el síndrome de dispersión a larga distancia (LDD) parece confirmarse (Fig. 14). No obstante, resulta necesario un estudio comparativo de las floras de estos archipiélagos en el Pacífico con las floras de origen en las áreas continentales adyacentes, con el propósito de determinar si realmente existe un filtro de dispersión para el reservorio continental de plantas. Dado que la flora hawaiana tiene su origen en zonas tropicales continentales caracterizadas por el predominio de árboles tropicales de frutos carnosos y, consecuentemente, con dispersión por endozoocoria dominante, la validez de estos síndromes insulares tan citados en la biogeografía insular podría ser discutida.

Ahora la nueva pregunta es ¿cómo han llegado estas plantas carentes de dispersión a larga distancia (LDD) a islas aisladas? Recientemente, Nogales *et al.* (2024) han propuesto enfocar la investigación en mecanismos no estándar de LDD («non-standard LDD mechanisms») que se relacionan con una «ornitocoria aleatoria» por aves omnívoras, granívoras o migratorias que transportan los propágulos de estas plantas de forma aleatoria. Es decir, se trata del mismo mecanismo que la zoocoria (endo- o ectozoocoria), pero con

una probabilidad de que ocurra mucho más baja, dado que los propágulos no están morfológicamente adaptados.

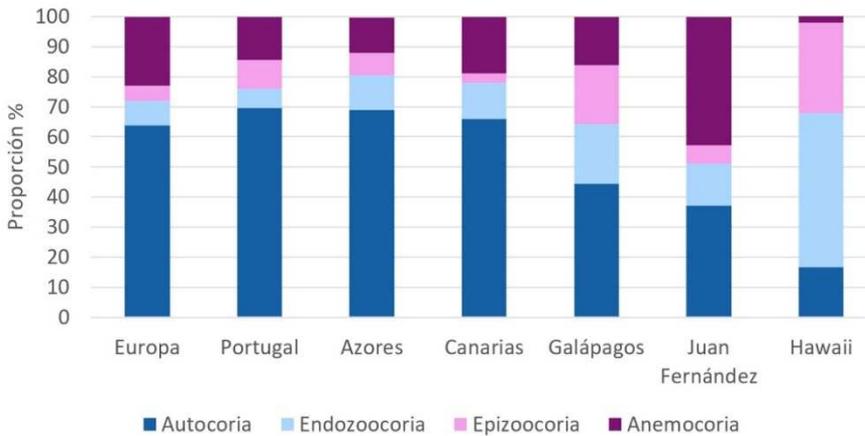


Fig. 14 Modos de dispersión de plantas en islas oceánicas comparado con los del continente europeo. Por falta de información no se ha incluido la hidrocoria. Fuente: Whittaker *et al.*, 2023 y elaboración propia.

Modo de polinización

Una vez arribadas a una isla oceánica, la reproducción de las especies vegetales y la supervivencia de sus poblaciones dependen también de la polinización. A nivel global, la zoofilia, polinización por animales (insectos, reptiles, aves etc.), es la forma más común. No obstante, a nivel global, la anemofilia, o polinización por el viento, está presente en el 12,5% de las especies de angiospermas (Ollerton *et al.*, 2011), y ha evolucionado independientemente más de 60 veces dentro de clados con especies polinizadas por animales (Ackerman, 2000). Carlquist (1974) propuso el **síndrome de anemofilia en islas** haciendo referencia a la importancia de la anemofilia en algunos archipiélagos oceánicos. Igual que en el caso de la lignificación, la anemofilia en islas puede ser primaria/basal o secundaria/derivada, dependiendo de si en la isla ocurrió un cambio debido a procesos evolutivos desde la zoofilia propia del ancestro a la anemofilia de la especie insular descendiente.

Como posibles beneficios de una anemofilia en islas derivada, Whittaker *et al.* (2023) consideran: (i) la independencia de la disponibilidad limitada de polinizadores (insectos) en islas, (ii) las condiciones generales de alta frecuencia de viento en islas que favorecen la anemofilia, y (iii) la

supervivencia de la especie por *outcrossing* (cruzamiento de individuos no-emparentados, exogamia) favorecida por la anemofilia. Como posibles desventajas se pueden mencionar la inversión en la producción de gran cantidad de polen y la posible pérdida de polen y de la diversidad genética por un posible transporte al mar. Para confirmar el síndrome de anemofilia en islas se ha recopilado información bibliográfica sobre los modos de polinización de floras de islas oceánicas y floras continentales. Además, se ha realizado una primera estimación de los modos de polinización de la flora canaria (elaboración propia).

Los datos preliminares de anemofilia en plantas de las floras insulares varían entre el 20% de Hawái, 26% de Ogasawara, 29% de Nueva Zelanda, 47% de Juan Fernández y 34% de las islas oceánicas del sur (islas subantárticas; Lord, 2015), valores que están claramente por encima de la cifra global del 12,5% (Whittaker *et al.*, 2023; fig. 15). Estos valores concuerdan con lo que postula el síndrome insular, especialmente los estudios minuciosos llevados a cabo en las islas Juan Fernández. No obstante, Ollerton *et al.* (2011) también han mostrado una tendencia de aumento de la anemofilia relacionado con la latitud geográfica, de modo que sólo un análisis sistemático comparativo y global de los mecanismos de polinización en islas oceánicas podría confirmar este síndrome insular. En este contexto es interesante indicar que los datos preliminares con respecto a la flora canaria muestran un porcentaje de anemofilia relativamente bajo (aproximadamente un 10%), lo que resulta excepcional entre los archipiélagos estudiados. La cercanía de Canarias al continente y la diversidad de insectos polinizadores presentes en el archipiélago, podría justificar esta particularidad.

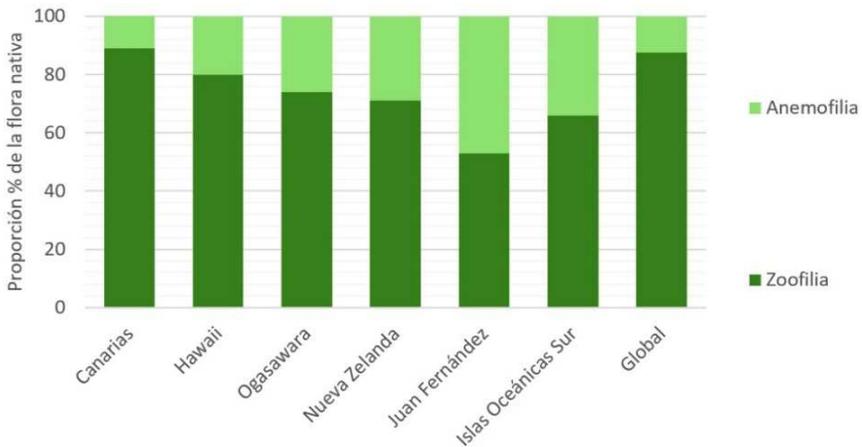


Fig. 15. Modos de polinización de plantas en islas oceánicas comparado con la situación global. Fuente: Whittaker *et al.*, 2023; Lord, 2015; y elaboración propia.

Dentro del modo de polinización de la zoofilia, la polinización por reptiles, la saurofilia o saurogamia, se considera también un síndrome insular, ya que todos los casos de saurofilia conocidos proceden de islas o penínsulas, como Baja California y Florida (Fig. 16; Olesen & Valido, 2003). La dispersión de plantas por reptiles, la saurocoria, también es común en islas, pero se encuentra también en continentes. Olesen & Valido (2003) argumentan que estos fenómenos insulares ocurren debido a la alta densidad de individuos (competencia intra-específica, compensación de densidad) y el riesgo de depredación reducido comparado con el continente, lo que permite que los lagartos amplíen su dieta incluyendo néctar, polen y frutos.



Fig. 16. Polinización por reptiles (saurofilia) en Macaronesia. A) *Teira dugesii* sobre *Musschia aurea* (Madeira). B) *Gallotia caesaris* sobre la inflorescencia de *Echium hierrense* (El Hierro). D) *Gallotia gallotii* sobre *Lotus maculatus* (Tenerife). F) *Gallotia atlantica* y *Aeonium lancerottense* (Lanzarote). Fuente: Olesen & Valido, 2003.

Expresión sexual, dioecia

Otro rasgo funcional ligado a la reproducción es la expresión sexual. El dimorfismo sexual (dioecia) se caracteriza por la disposición de las flores masculinas y femeninas en individuos distintos. Además de la dioecia, existe la androdioecia, cuando existen individuos machos y hermafroditas en el seno de la población y la ginodioecia, cuando existen individuos hembras y

hermafroditas. La monoecia se refiere a la separación de sexos en el mismo individuo. Finalmente, hablamos de dioecia funcional cuando especies hermafroditas se caracterizan por una maduración femenina anterior a la masculina (protoginia) o viceversa (protandria) y actúan como dioicas funcionales (Fernández-Palacios *et al.*, 2017). La dioecia funcional también se da cuando una especie monoica tiene individuos con gran dominancia de un sexo.

La dioecia se ha considerado también un síndrome insular, dado que es común en islas como Hawái (15% especies dioicas), Nueva Zelanda (15%), La Reunión (15-20%), Galápagos (16%), Tonga (16%), Ogasawara (13%) o Nueva Caledonia (21%), valores superiores a la media global (10%) (Whittaker *et al.*, 2023). No obstante, hay que diferenciar entre dioecia primaria o basal, cuando un ancestro colonizador ya era dioico, y la dioecia secundaria o derivada, que es el resultado de la transformación evolutiva de un ancestro hermafrodita hacia un descendiente dioico. Se ha demostrado que la dioecia en los continentes está correlacionada con cuatro rasgos biogeográfico-ecológicos de las plantas (Vamosi *et al.*, 2003): (i) distribución tropical, (ii) hábito leñoso, (iii) frutos carnosos, y (iv) flores sencillas, no-llamativas. Por lo tanto, se espera una dioecia basal alta en islas tropicales de gran altitud que albergan bosques, especialmente si la diversificación *in situ* de ancestros dioicos ha sido importante, como es el caso de Nueva Caledonia y Nueva Zelanda.

En el contexto de la biogeografía insular se han discutido las ventajas y desventajas de la dioecia basal y la dioecia derivada. La dioecia basal podría ser una desventaja en la primera fase de la colonización de una isla ya que se necesitaría la doble inmigración de un individuo macho y uno hembra de una especie, pero puede representar una ventaja a largo plazo porque favorece el *outcrossing* (cruzamiento de individuos no-emparentados), evitando de esta forma el riesgo de depresión por endogamia en poblaciones pequeñas.

Todavía falta información sobre la expresión sexual y la filogenia de la flora de muchos archipiélagos, incluido Canarias, para determinar si realmente existe un síndrome de la dioecia insular y, de existir, si es resultado de procesos evolutivos *in-situ* (dioecia derivada), o de un filtro de colonización (dioecia basal). En Canarias, la dioecia basal tiene cierta importancia en árboles de la laurisilva (Tabla 3; Fernández-Palacios *et al.*, 2017).

Conclusiones

Los rasgos funcionales son unas herramientas útiles e interesantes para investigar procesos en biogeografía insular, como la colonización o la adaptación evolutiva a condiciones ecológicas nuevas o las estrategias de supervivencia (estrategia pionera o madura). No obstante, todavía falta

mucha información sobre rasgos funcionales de especies insulares para realizar estudios comparativos entre archipiélagos y otras regiones del mundo.

Tabla 3. Expresión sexual de árboles de la laurisilva y el bosque termófilo canario.

Especie	Expresión sexual
Laurisilva	
<i>Ilex canariensis</i>	Dioecia
<i>Ilex perado</i>	Dioecia
<i>Laurus novocanariensis</i>	Dioecia
<i>Morella faya</i>	Dioecia
<i>Apollonias barbujana</i>	Dioecia funcional
<i>Ocotea foetens</i>	Dioecia funcional
<i>Picconia excelsa</i>	Androdioecia
Bosque termófilo	
<i>Echium ssp.</i>	Ginodioecia
<i>Phoenix canariensis</i>	Dioecia
<i>Pistacia atlantica</i>	Dioecia
<i>Pistacia lentiscus</i>	Dioecia
<i>Phyllirea angustifolia</i>	Androdioecia
<i>Juniperus turbinata ssp. canariensis</i>	Monoecia / Dioecia funcional

El primer estudio de rasgos funcionales de una flora insular completa se realizó en Tenerife y nos aporta el interesante resultado de que el filtro de la colonización no fue un factor limitante para la diversidad funcional y que la especiación *in-situ* durante millones de años no generó un elevado número de nuevos rasgos funcionales, con la excepción de la succulencia de hojas que sí representa una originalidad evolutiva en Canarias. También hay que destacar la lignificación y, en especial, la lignificación secundaria de la flora canaria a nivel mundial. El estudio de las estrategias ecológicas de las plantas a través de los rasgos funcionales relacionados con la explotación de recursos (*continuum* entre estrategia adquisitiva y conservadora) también se ha aplicado en entornos insulares como Canarias y resulta bastante prometedor.

Con respecto a los rasgos funcionales de la reproducción, como el modo de dispersión, la flora canaria está dominada por plantas sin adaptaciones morfológicas para la dispersión a larga distancia y no se diferencia mucho de la flora del continente europeo, igual que es el caso de otros archipiélagos de la Macaronesia como Azores, observación inesperada según la teoría de la biogeografía insular. En Canarias, tampoco se confirma el síndrome insular

de la anemofilia observado en otros archipiélagos del mundo. Por último, la dioecia es un rasgo funcional común en islas (sub)tropicales y también se observa en Canarias, aunque faltan todavía datos para confirmar este síndrome funcional en islas a nivel global.

El presente trabajo recopila las principales ideas expuestas en el Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias el pasado mes de noviembre, en el seno de la Semana Científica organizada en homenaje al profesor Telesforo Bravo, con el propósito de divulgar el papel de las islas como espléndidos laboratorios naturales (Afonso-Carrillo, 2024).

Bibliografía

- ACKERMAN, J.D. (2000). Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution* 222: 167-185.
- AFONSO-CARRILLO, J. (Ed.) (2024). *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- ARJONA, Y., M. NOGALES, R. HELENO & P. VARGAS (2018). Long-distance dispersal syndromes matter: diaspore-trait effect on shaping plant distribution across the Canary Islands. *Ecography* 41: 805-814.
- BARAJAS BARBOSA, M.P., D. CRAVEN, P. WEIGELT *et al.* (2023). Assembly of functional diversity in an oceanic island flora. *Nature* 619: 545-550.
- BURNS, K.C., N. HEROLD & B. WALLACE (2012). Evolutionary size changes in plants of the south-west Pacific. *Global Ecology and Biogeography* 21: 819-828.
- CALRQUIST, S. (1974). *Island Biology*. Columbia University Press. Nueva York.
- DÍAZ, S., J. KATTGE, J.H.C. CORNELISSEN *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167-171.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., J.R. ARÉVALO, J.R., E. BALGUERÍAS *et al.* (2017). *La Laurisilva. Canarias, Madeira y Azores*. Macaronesia Editorial, Santa Cruz de Tenerife.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & E. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2024). Por qué estudiar las islas. Una introducción al mundo insular y a su transformación por la actividad humana, pp. 13-75. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- GARCÍA-VERDUGO, C., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, M. MAIRAL & P. MONROY (2019). How repeatable is microevolution on islands? Patterns of dispersal and colonization-related plant traits in a phylogeographical context, *Annals of Botany*, 123 (15): 557-568.
- HANZ, D.M., V. CUTTS, M.P. BARAJAS-BARBOSA, *et al.* (2022). Climatic and biogeographical drivers of functional diversity in the flora of the Canary Islands. *Global Ecology and Biogeography* 31(7): 1313-1331.
- HELENO, R. & P. VARGAS (2015). How do islands become green? *Global Ecology and Biogeography* 24: 518-526.

- IZQUIERDO, J.L., N. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAVALETA, M. (Eds.) (2010). *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente de Canarias, Santa Cruz de Tenerife, pp. 96-143.
- LENS, F., N. DAVIN, E. SMETS & M. DEL ARCO (2013). Insular Woodiness on the Canary Islands: A remarkable case of convergent evolution. *International Journal of Plant Sciences* 174(7): 992-1013.
- LORD, J.M. (2015). Patterns in floral traits and plant breeding systems on Southern Ocean Islands. *AoB PLANTS* 7: plv095.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- NOGALES, M., K.R. MCCONKEY, T.A. CARLO *et al.* (2024). A review on the state of the art in frugivory and seed dispersal on islands and the implications of global change. *The Botanical Review* 90: 160-185.
- NÜRK, N.M., G.W. ATCHISON & C.E. HUGHES (2019). Island woodiness underpins accelerated disparification in plant radiations. *New Phytologist* 224(1): 518-531.
- OLESEN, J.M. & A. VALIDO (2003) Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 177-181.
- OLLERTON, J., R. WINFREE & S. TARRANT (2011), How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- OTTO, R., F. CABRERA RODRÍGUEZ, J. SCHRADER *et al.* (2024). Primary succession and plant functional traits on an oceanic island. Enviado.
- PRICE, J.P. & W.L. WAGNER (2018), Origins of the Hawaiian flora: Phylogenies and biogeography reveal patterns of long-distance dispersal. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 600-620.
- RATIER BACKES, A., C. RÖMERMANN, J.M. ALEXANDER *et al.* (2023). Mechanisms behind elevational plant species richness patterns revealed by a trait-based approach. *Journal of Vegetation Science* 34(1): e13171.
- SCHRADER, J., I.J. WRIGHT, H. KREFT & M. WESTOBY (2021). A roadmap to plant functional island biogeography. *Biological Reviews* 96(6): 2851-2870.
- SCHRADER, J., I.J. WRIGHT, H. KREFT, P. WEIGELT, S.C. ANDREW, I. ABBOTT & M. WESTOBY (2023). ETIB-T: An Equilibrium Theory of Island Biogeography for plant traits. *Journal of Biogeography* 50(1): 223-234.
- TAKAYAMA, K., D.J. CRAWFORD, P. LÓPEZ-SEPÚLVEDA *et al.* (2018). Factors driving adaptive radiation in plants of oceanic islands: a case study from the Juan Fernández Archipelago. *Journal of Plant Research* 131: 469-485.
- VAMOSI, J.C., S.P. OTTO & S.C.H. BARRETT (2003). Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1006-1018.
- VIOLLE, C., M.-L. NAVAS, D. VILE *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882-892.
- WESTOBY, M. & I.J. WRIGHT (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 261-268.
- WHITTAKER, R.J., K.A. TRIANTIS & R.J. LADLE (2008). A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 37: 977-994.

- WHITTAKER, R., M. MATTHEW & J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2023). *Geo-Environmental Dynamics, Ecology, Evolution, Human Impact, and Conservation*. 3rd ed. Oxford University Press. Oxford, UK.
- WRIGHT, I.J., P.B., REICH, M. WESTOBY *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- ZIZKA, A., R.E. ONSTEIN, R. ROZZI *et al.* (2022). The evolution of insular woodiness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(37): e2208629119.