

Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias

José María Fernández-Palacios & Enrique Fernández-Palacios · Lea de Nascimento
Rüdiger Otto *et al.* · Manuel Nogales *et al.* · Jairo Patiño *et al.*

Islas

Espléndidos laboratorios naturales



XIX Semana Científica Telesforo Bravo

Islas

Espléndidos laboratorios naturales

Editado
por
Julio Afonso-Carrillo

XIX Semana Científica Telesforo Bravo
INSTITUTO DE ESTUDIOS HISPÁNICOS DE CANARIAS
2024

© Los autores
© De esta edición: 2024, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias,
C/. Quintana, 18. Puerto de la Cruz, Tenerife,
Islas Canarias, E-38400.
www.iehcan.com

Maquetación de portada y Preimpresión:
Javier Figueroa

Primera edición: octubre 2024

Imprime:
Litografía La Palma
C/ El Galión 18 - 38700 Santa Cruz de La Palma
CIF: B38340501

Depósito Legal: TF 589-2024

ISBN: 978-84-09-65375-1

Islas

Espléndidos laboratorios naturales

SUMARIO

Págs.

Islas. Espléndidos laboratorios naturales. Presentación, por JULIO AFONSO	5 – 12
1. Por qué estudiar las islas. Una introducción al mundo insular y a su transformación por la actividad humana, por JOSÉ MARÍA FERNÁNDEZ-PALACIOS & ENRIQUE FERNÁNDEZ-PALACIOS	13 – 75
2. Un viaje a los ecosistemas del pasado, por LEA DE NASCIMENTO REYES	77 – 98
3. Biogeografía funcional de plantas en islas, por RÜDIGER OTTO DITTMANN, MARTHA PAOLA BARAJAS BARBOSA & NATALIA SIERRA CORNEJO	99 – 124
4. Colapso de las interacciones entre plantas y vertebrados que consumen sus frutos en el Parque Nacional del Teide, por MANUEL NOGALES, SARA BEATRIZ MENDES, BEATRIZ RUMEU, PATRICIA MARRERO, JAVIER ROMERO, MARÍA GUERRERO-CAMPOS, ÁNGEL MALLORQUÍN, OMAR TRUJILLO, CARLOS SÁNCHEZ & PABLO VARGAS	125 – 159
5. Aprendiendo del pasado y del presente para predecir el futuro de las invasiones de plantas en Canarias: Una perspectiva biogeográfica, por JAIRO PATIÑO, JAVIER MORENTE-LÓPEZ, AGUSTÍN NARANJO-CIGALA, YURENA ARJONA, RAÚL ORIHUELA-RIVERO, LOUIS S. JAY-GARCÍA, GUILLERMO SICILIA-PASOS & MARCOS SALAS-PASCUAL	161 – 202

Islas. Espléndidos laboratorios naturales.

Presentación

Julio Afonso

Vicepresidente de Asuntos Científicos del IEHC

El presente volumen de la colección «Semanas Científicas Telesforo Bravo» contiene los artículos elaborados a partir de las conferencias de la decimonovena edición de este ciclo, celebrado en el Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias en noviembre de 2023, bajo el lema que da título a este libro: Islas. Espléndidos laboratorios naturales.

Para los que tenemos la fortuna de vivir en una isla, estar bien documentados sobre lo que representa la vida insular, es algo más que una obligación. Formamos parte de unos ecosistemas cuya importancia ecológica es tan elevada, como su fragilidad frente a los grandes retos a los que se enfrenta, tanto en el presente como en el futuro inmediato. Los ecólogos nos describen las islas como ecosistemas que exhiben condiciones especiales consecuencia del aislamiento que les proporciona una barrera, generalmente el mar, que resulta un obstáculo infranqueable para muchas especies. Es así, como se conforman unos magníficos laboratorios para la evolución, al tiempo que unos exclusivos almacenes de biodiversidad.

Islas oceánicas como las Canarias han desempeñado un papel fundamental en el desarrollo de la ciencia, sirviendo como modelos esenciales para una serie de teorías en biogeografía, ecología, evolución y biología de la conservación, formuladas por prestigiosos científicos entre las que merecen destacarse las contribuciones de Darwin (1859), Wallace (1881), MacArthur & Wilson (1963), Kueffer *et al.* (2014) o Whittaker *et al.* (2023). Las islas han estado afectadas a lo largo del tiempo por diversas fuerzas de cambio, tanto naturales como antropogénicas, como el vulcanismo, las variaciones del nivel del mar, el cambio climático, los asentamientos humanos, la agricultura, la deforestación, la urbanización o la introducción de especies no nativas. Estos aspectos han sido analizados por numerosos investigadores (ver p. ej., Nogué *et al.*, 2021). Especial atención merecen las introducciones de especies no nativas, en particular cuando se

trata de especies invasoras, puesto que muchos sistemas insulares requieren singulares medidas de conservación por su elevada proporción de especies exclusivas, los endemismos (Williamson, 1996).

De manera que vivir en una isla supone interactuar con estos ecosistemas, y consecuentemente, asumir la responsabilidad de evitar que nuestras acciones repercutan negativamente sobre el resto de los habitantes insulares con los que compartimos el espacio. Desafortunadamente, nuestra historia como especie nos revela un comportamiento del todo inadecuado, que ha provocado perjuicios irreversibles en los ecosistemas insulares. Es posible que en algunos casos los daños ocasionados pudieran ser justificados por las circunstancias en las que acontecieron, aunque también por ignorancia o egoísmo de los que nos precedieron. Pero en la actualidad, cuando se cuenta con irrefutables evidencias que subrayan su primordial importancia, resulta una prioridad inaplazable erradicar perniciosos comportamientos del pasado y llevar a cabo una gestión medioambiental respetuosa y responsable de los territorios insulares. La «XIX Semana Científica Telesforo Bravo» fue diseñada para profundizar en esta materia, y para tal fin se invitó a diferentes expertos que cuentan con una amplia trayectoria en estudios sobre la ecología insular (Fig. 1, tabla 1).



Fig. 1. Cartel de presentación de la «XIX Semana Científica Telesforo Bravo».

Tabla 1. Programa de la XIX Semana Científica Telesforo Bravo.

Islas. Espléndidos laboratorios naturales XIX Semana Científica Telesforo Bravo
Lunes, 20 noviembre 2023 José María Fernández-Palacios: «¿Por qué estudiar las islas? Una introducción al mundo insular»
Martes, 21 noviembre 2023. Lea de Nascimento: «Un viaje a los ecosistemas canarios del pasado»
Miércoles, 22 noviembre 2023. Rüdiger Otto: «Biogeografía funcional de plantas en islas»
Jueves, 23 noviembre 2023. Manuel Nogales: «El desaparecido bosque de cedros del Teide»
Viernes, 24 noviembre 2023. Jairo Patiño: «Desentrañando los orígenes biogeográficos y los mecanismos de invasión de la flora exótica canaria»

Las sesiones diarias, iniciadas a partir de las 18:00 horas, se desarrollaron en el salón de actos de la sede del IEHC. Cada sesión fue retransmitida en *streaming* por los canales habituales (Facebook y YouTube). Cada una de las grabaciones se conserva a disposición de los usuarios en la videoteca del IEHC (<http://www.iehcan.com/publicaciones/videos/>).

El ciclo se inició con la salutación de bienvenida por parte del alcalde de Puerto de la Cruz y responsable del área de Cultura, Marco A. González Mesa, quien resaltó la importancia del IEHC como referente de la cultura en la ciudad, y su encomiable papel en la divulgación de la ciencia. Después, los coordinadores, Jaime Coello Bravo y Julio Afonso Carrillo, llevaron a cabo la presentación de la programación de la semana, agradecieron la entusiasta predisposición mostrada por los ponentes para participar en el ciclo, y ensalzaron la fidelidad con la que año tras año socios y simpatizantes siguen estas jornadas (Fig. 2a). Antes de la primera de las conferencias, se realizó una breve presentación del libro «*Tajogaite. Enseñanzas de una erupción volcánica (La Palma, otoño 2021)*», con los artículos del ciclo celebrado en 2022, y que constituye el acto formal con el que se cierra la anterior Semana Científica, y se procede a la apertura de la nueva edición.

El doctor José María Fernández-Palacios, Catedrático de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de La Laguna, líder del grupo de investigación Ecología y Biogeografía Insular y referente a nivel mundial de la ecología en islas, inició el ciclo con una documentada exposición sobre el mundo insular (Fig. 2b), resaltando el interés que siempre ha despertado esta

materia y su importancia en diferentes ámbitos de la biología. En su disertación desarrolló entre otros aspectos los tipos de islas y sus características biogeográficas, los procesos propios de los ambientes insulares (genéticos, ecológicos o evolutivos), la extraordinaria diversificación, los síndromes de la insularidad, o su imponente biodiversidad y vulnerabilidad. Su artículo (Fernández-Palacios & Fernández-Palacios, 2024) representa una minuciosa síntesis que divulga con un exquisito rigor científico la temática del ciclo.

La segunda disertación correspondió a la doctora Lea de Nascimento, profesora del área Ecología de la Universidad de La Laguna (Fig. 2c). Experta en paleoecología, cuya finalidad es analizar los ecosistemas antiguos para comprender sus dinámicas y cambios a largo plazo. Utiliza indicadores vegetales como macro- y microfósiles, y fragmentos de carbón, esporas de hongos y otras técnicas como el análisis de ADN antiguo. Estos restos se buscan en depósitos naturales que favorecen su acumulación y preservación a lo largo del tiempo, como ocurre en lagos y lagunas que se comportan como trampas sedimentarias, con registros cronológicos de cientos o miles de años. En su artículo se documenta la aplicación de técnicas paleoecológicas en Canarias que ha detectado importantes variaciones en la vegetación, antes y después de la llegada de los humanos, revelando cambios climáticos y un incremento en la frecuencia de incendios (De Nascimento, 2024).

El doctor Rüdiger Otto, profesor del área Ecología de la Universidad de La Laguna, intervino en la tercera sesión (Fig. 2d) y documentó diferentes aspectos de su especialidad relativa al funcionamiento de los principales ecosistemas canarios. Su contribución en este libro (Otto *et al.*, 2024), nos permite reconocer en los rasgos funcionales herramientas valiosas para investigar procesos biogeográficos, ecológicos y evolutivos. Aunque la biogeografía funcional es un campo de investigación reciente, se presentan datos relativos a los síndromes de insularidad que remarcan la necesidad de estudiar sus rasgos funcionales en islas oceánicas. El espectro global de los rasgos funcionales de las plantas, los rasgos funcionales de las hojas, del modo de dispersión o de polinización, o de la expresión sexual, se analizan a partir de los primeros datos disponibles de la flora canaria.

En la cuarta jornada intervino el doctor Manuel Nogales, Investigador Científico del CSIC en el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología, grupo de investigación Ecología y Evolución en Islas (Fig. 2e). Este experto en la ecología evolutiva de la biota insular y las interacciones entre plantas y animales en las islas, dedicó su ponencia a analizar las interacciones bióticas vinculadas al desaparecido bosque de cedros del parque nacional del Teide. Su contribución representa un detallado análisis de la red de interacciones que se establecen entre plantas con frutos carnosos cuyas semillas se dispersan a través del tubo digestivo de animales (endozoócoras) y los

vertebrados que se alimentan de estos frutos (frugívoros) en este ecosistema de alta montaña canaria (Nogales *et al.*, 2024).

Por último, en la quinta sesión intervino el doctor Jairo Patiño, Científico Titular del CSIC en el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología, grupo de investigación Ecología y Evolución en Islas (Fig. 2f). En su ponencia analizó los mecanismos que han impulsado el aumento de especies de plantas introducidas e invasoras en las islas Canarias, señalando que concurren dos mecanismos principales en este incremento: el asilvestramiento de plantas cultivadas y la introducción de nuevas especies, por lo que su control requiere estrategias de gestión diferentes. En su artículo se destaca que la flora introducida (principalmente plantas leñosas y crasas) suponen un elevado riesgo para la flora nativa, y que, el comercio y la xerojardinería están resultando determinantes para la propagación de especies invasoras (Patiño *et al.*, 2024).

AGRADECIMIENTOS: Este libro es fruto de la desinteresada colaboración de los conferenciantes, que no sólo aceptaron la invitación para participar en la Semana Científica, sino que también accedieron a la preparación posterior, junto con sus colaboradores, de los artículos aquí recopilados. El profesor José María Fernández-Palacios contribuyó de manera significativa a diseñar la programación, y el lema «Islas. Espléndidos laboratorios naturales» está inspirado en sus publicaciones. La financiación, tanto del ciclo como del libro fue aportada por GOBIERNO DE CANARIAS, CABILDO DE TENERIFE y AYUNTAMIENTO DE PUERTO DE LA CRUZ.

El diseño de la portada y el documento de preimpresión se deben a la colaboración de JAVIER FIGUEROA. Una cooperación totalmente altruista que se prolonga desde 2005, cuando nació esta iniciativa editorial del IEHC. IRIS BARBUZANO DELGADO fue fundamental para la organización del ciclo, el diseño gráfico de la programación y la gestión administrativa del ciclo y la publicación. Finalmente, ALEJANDRO AMADOR (Puerto Informática) fue responsable de la retransmisión en *streaming* y grabación de las sesiones, lo que supuso un significativo incremento de la difusión de cada una de las ponencias del ciclo.

El seguimiento de estas jornadas por el público, tanto presencial en el salón de actos del IEHC o en directo en las retransmisiones de cada una de las conferencias, así como, el elevado número de visualizaciones contabilizadas de los videos después de depositados en la videoteca del instituto, demuestran el interés y el cariño con que cada año es acogido este ciclo, ya convertido en un clásico del mes de noviembre. El agradecimiento del IEHC a todos los seguidores.

Como en los libros previos de esta colección, debemos dejar constancia de que con esta publicación (Afonso-Carrillo, 2024), el INSTITUTO DE ESTUDIOS HISPÁNICOS DE CANARIAS con la colaboración de la FUNDACIÓN

TELESFORO BRAVO – JUAN COELLO, mantiene el compromiso de dedicar su Semana Científica a la divulgación de la ciencia, y de homenajear al recordado profesor Telesforo Bravo, profundamente vinculado a esta institución desde el momento de su creación y que en innumerables ocasiones ejerció desde esta tribuna como espléndido divulgador científico.



Fig. 2. Algunos momentos de la «XIX Semana Científica Telesforo Bravo» celebrada en el salón de actos del Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. a) Salutación de bienvenida del alcalde de Puerto de la Cruz Marco A. González Mesa, previa a la presentación del ciclo y del libro «*Tajogaite. Enseñanzas de una erupción volcánica (La Palma, otoño 2021)*» por los coordinadores del ciclo Jaime Coello y Julio Afonso. Los cinco científicos que participaron en las jornadas durante sus intervenciones: b) José María Fernández-Palacios; c) Lea de Nascimento; d) Rüdiger Otto; e) Manuel Nogales; f) Jairo Patiño.

Referencias

- AFONSO-CARRILLO, J. (Ed.) (2024). *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- DARWIN, C. (1859). *On the Origin of Species*. Murray, London.
- DE NASCIMENTO, L. (2024). Un viaje a los ecosistemas del pasado, pp. 77-98. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- 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.
- KUEFFER, C., D.R. DRAKE & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2014). Island biology: looking towards the future. *Biology Letters* 10 (10), 20140719.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- NOGALES, M., S. BEATRIZ MENDES, B. RUMEU, P. MARRERO, J. ROMERO, M. GUERRERO-CAMPOS, Á. MALLORQUÍN, O. TRUJILLO, C. SÁNCHEZ & P. VARGAS (2024). Colapso de las interacciones entre plantas y vertebrados que consumen sus frutos en el Parque Nacional del Teide, pp. 125-159. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- NOGUÉ, S., A.M. SANTOS, H.J.B. BIRKS, S. BJÖRCK, A. CASTILLA-BELTRÁN, S. CONNOR, E.J. DE BOER, L. DE NASCIMENTO, V.A. FELDE, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C.A. FROYD, S.G. HABERLE, H. HOOGHIEMSTRA, K. LJUNG, S.J. NORDER, J. PEÑUELAS, M. PREBBLE, J. STEVENSEN, R.J. WHITTAKER, K.J. WILLIS, J.M. WILMSHURST & M.J. STEINBAUER (2021). The human dimension of biodiversity changes on islands. *Science* 372: 488-491.
- OTTO DITTMANN, R., M.P. BARAJAS BARBOSA & N. SIERRA CORNEJO (2024). Biogeografía funcional de plantas en islas, pp. 99-124. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- PATIÑO, J., J. MORENTE-LÓPEZ, A. NARANJO-CIGALA, Y. ARJONA, R. ORIHUELA-RIVERO, L.S. JAY-GARCÍA, G. SICILIA-PASOS & M. SALAS-PASCUAL (2024). Aprendiendo del pasado y del presente para predecir el futuro de las invasiones de plantas en Canarias: Una perspectiva biogeográfica, pp. 161-202. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- WALLACE, A.R. (1881). *Island Life*. Harper & Brothers, Nueva York.
- 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.

WILLIAMSON, M. (1996). *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.

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.

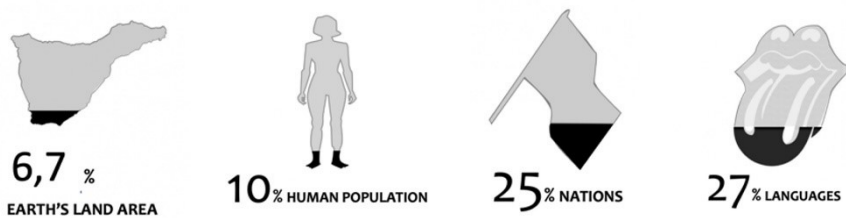


Fig. 1. Contribución insular a diferentes parámetros globales. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

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.

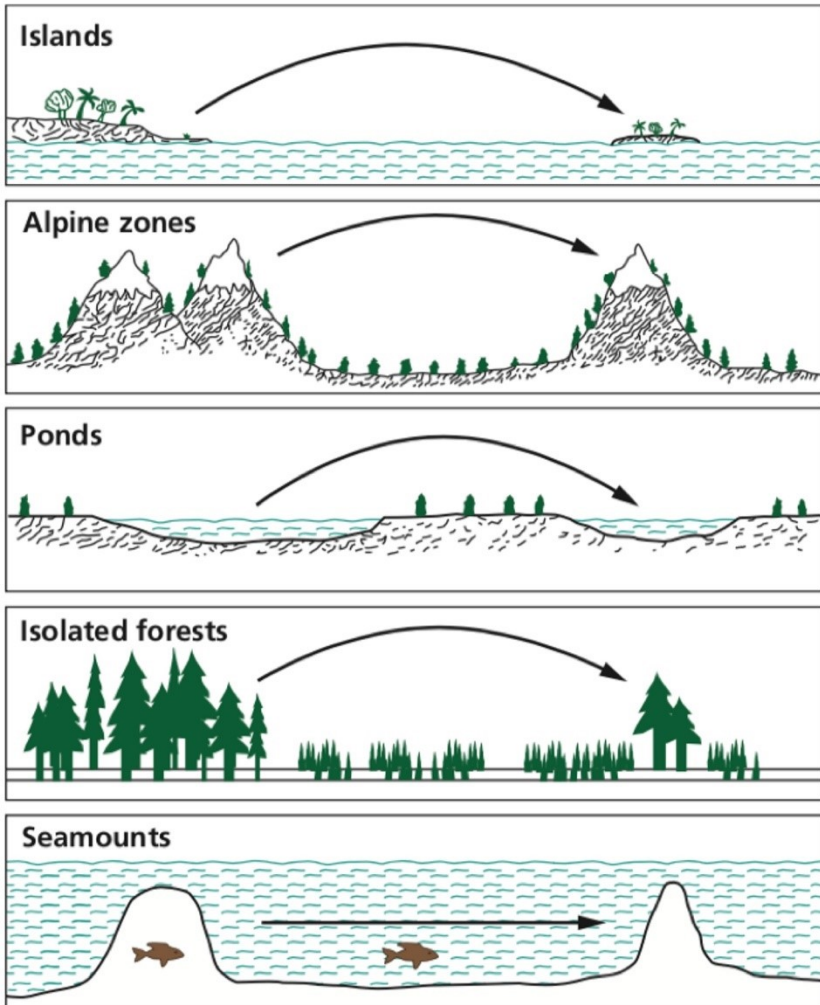


Fig. 2. Tipos de islas biogeográficas: islas reales vs. islas de hábitat (cumbres, lagos, fragmentos forestales o montes submarinos). Fuente: Whittaker *et al.*, 2023.

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 alopatría.

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.

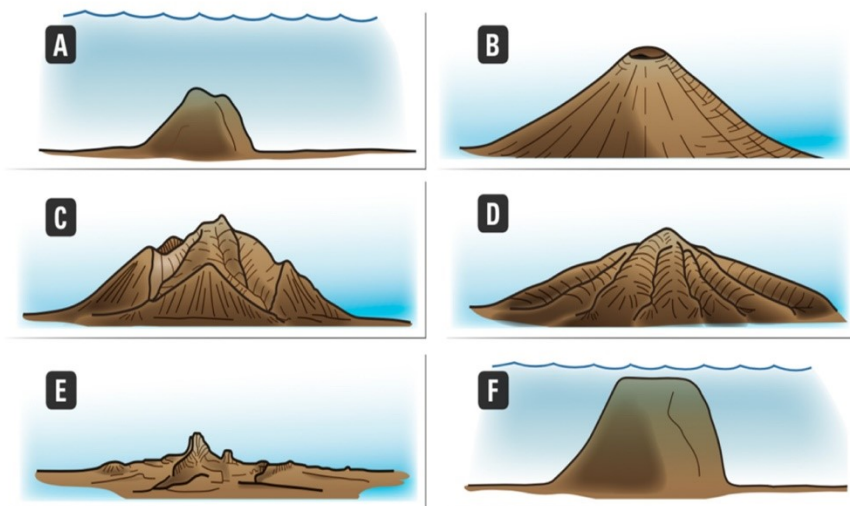


Fig. 3. Las fases de desarrollo de las islas volcánicas originadas por un punto caliente mantélico. Fuente: Fernández-Palacios & Whittaker, 2010.

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).

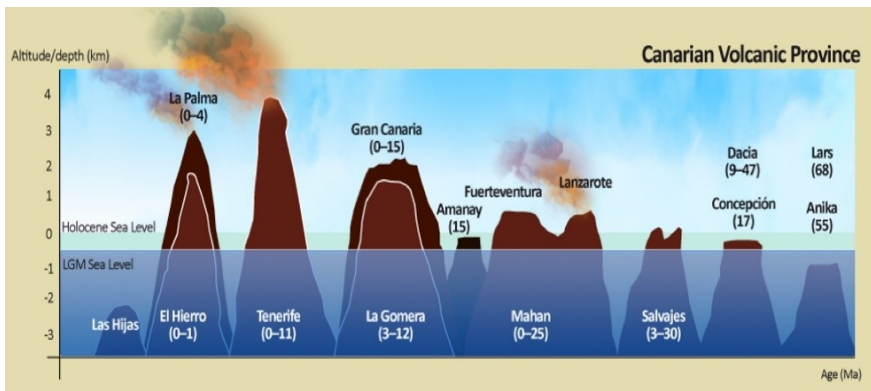


Fig. 4. Retrato de familia del archipiélago canario. Obsérvese el fuego que emanan las islas aún activas y los dos niveles del mar correspondientes al interglacial actual (Holoceno) y al último máximo glacial (LGM hace 18 ka) que fue unos 130-140 m inferior al actual. Entre paréntesis se expresa la duración 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
Endemidad	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.

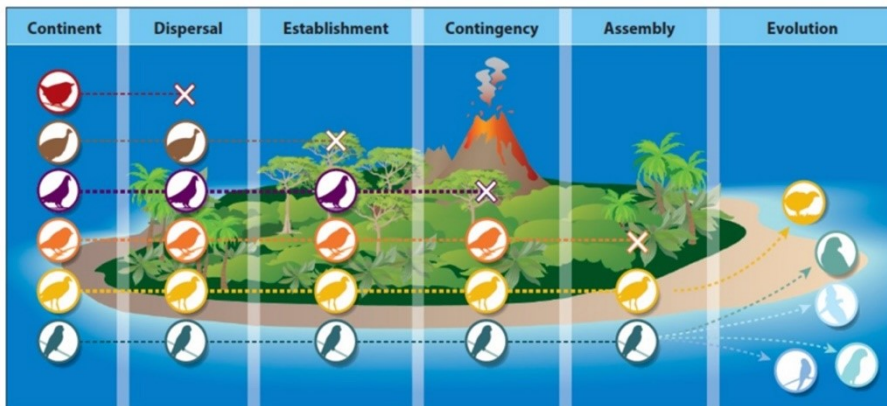


Fig. 5. Esquema de la actuación de los diferentes filtros en el poblamiento insular. Fuente: Russell & Kueffer, 2019.

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.

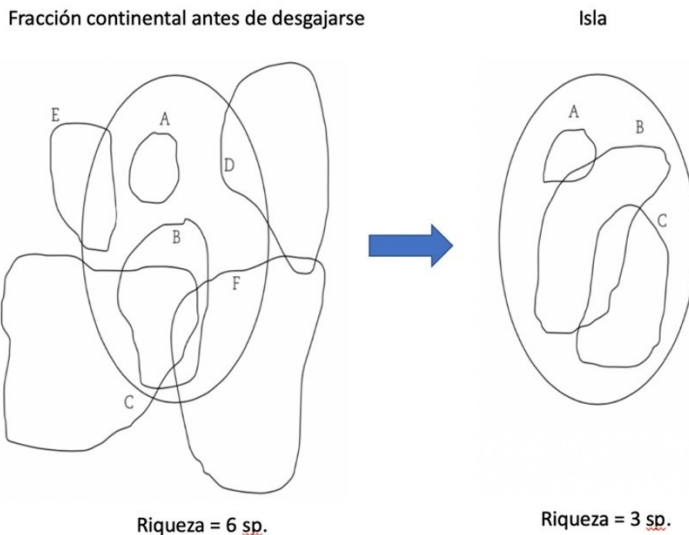


Fig. 6. Una de las causas ajenas a la falta de poder de dispersión para explicar el empobrecimiento insular es el hecho de la relajación que ocurre cuando un nuevo territorio insular se desgaja del continente y las especies que anteriormente lo habitaban, al no satisfacer en ella sus requerimientos espaciales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

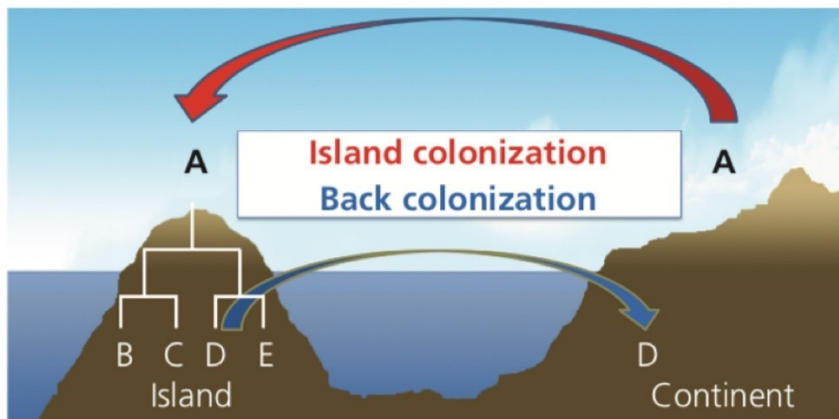


Fig. 7. Esquema de una retrocolonización o evento *boomerang*, por el cual la especie insular D coloniza el continente del que procedió su ancestro A, perdiendo de esta forma su estatus de especie endémica. Con el tiempo D se acabará convirtiendo en un endemismo continental. Fuente: Fernández-Palacios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

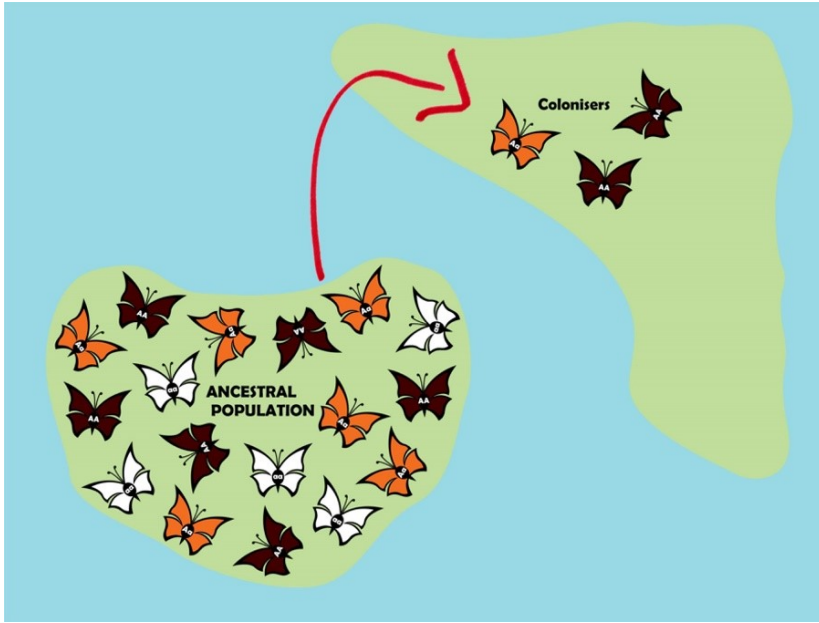


Fig. 8. Evento fundador por el cual una fracción de la población de una isla más antigua (en este caso, tres individuos de mariposa) coloniza una nueva isla, llevando consigo solo una fracción de la diversidad genética de la población original. El haplotipo blanco no está representado en el grupo fundador.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

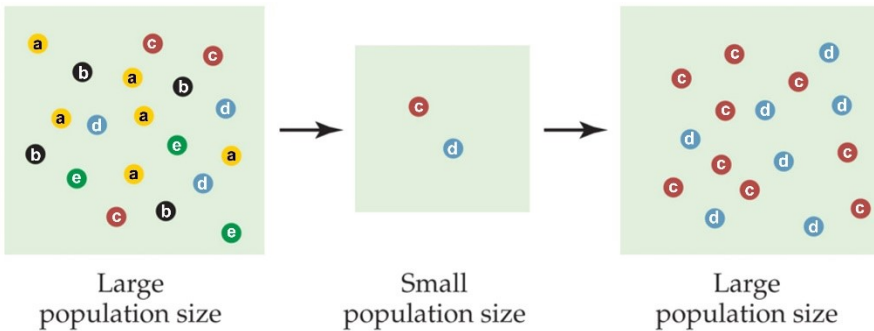


Fig. 9. El aumento del tamaño de población no implica el aumento inmediato de la diversidad genética, aunque sí sienta las bases para que ello ocurra en el futuro. Elaboración propia.

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.

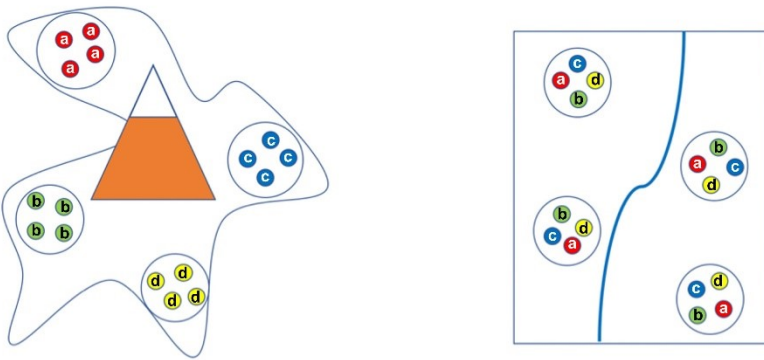


Fig. 10. Esquema comparativo de la estructura genética habitual de una especie insular y de otra continental caracterizadas ambas por poseer cuatro poblaciones con cuatro haplotipos diferentes (a, b, c, d). Mientras que en la especie continental (derecha) la diversidad genética se encuentra dentro de 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.

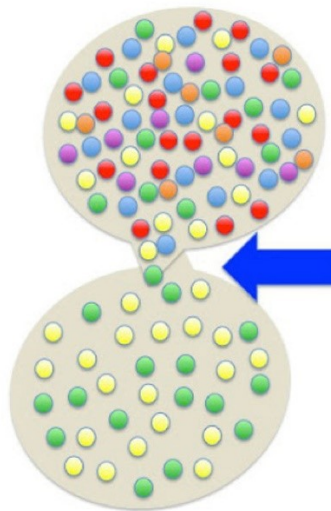


Fig. 11. Cuello de botella por el cual un impacto natural o antropogénico (flecha) diezma una población hasta un número muy pequeño de individuos, aunque sin llegar a acabar con ella. La base genética de la nueva población es más escasa porque una fracción importante de la variabilidad genética original 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.

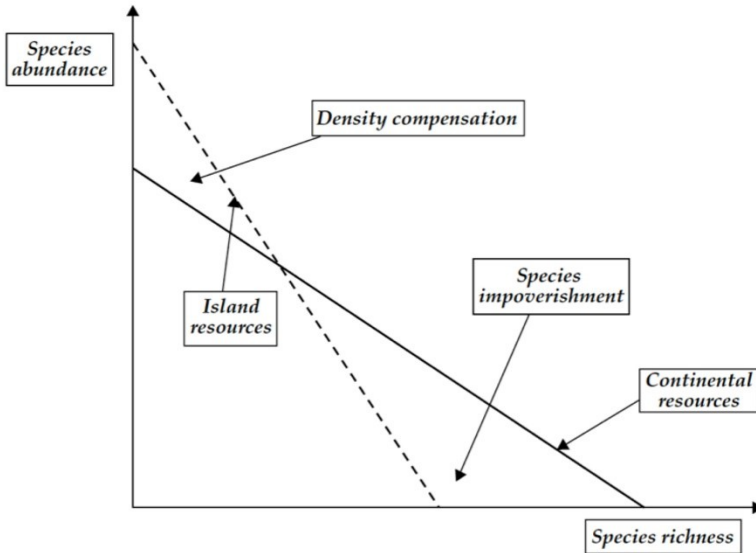


Fig. 12. La compensación de densidades surge como consecuencia del empobrecimiento insular en especies y de la existencia de recursos disponibles por la ausencia de las especies que habitualmente los explotan en el continente. Fuente: Olesen *et al.*, 2002.

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 las semilla pierda viabilidad, lo que beneficia a la planta.

Por último, solo en islas se observan comportamientos tan raros como que paseriformes 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).

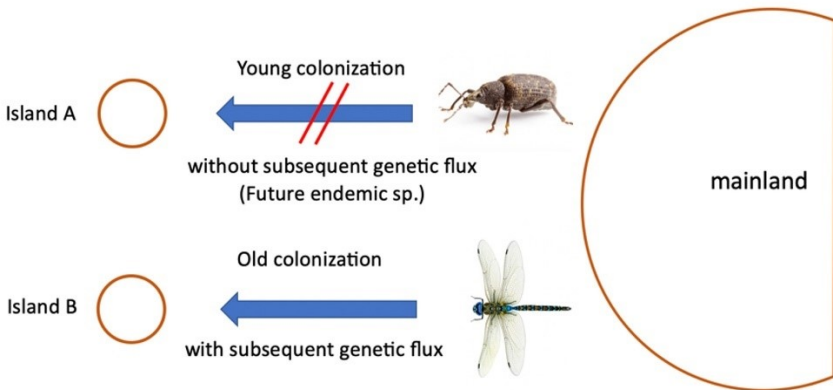


Fig. 13. Solo las especies incapaces de mantener un flujo genético con las poblaciones continentales de las que proceden podrán diversificarse en las islas. Aunque inicialmente libélula y escarabajo sean especies nativas no endémicas, con el paso del tiempo la libélula debido a su elevado poder de dispersión 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).

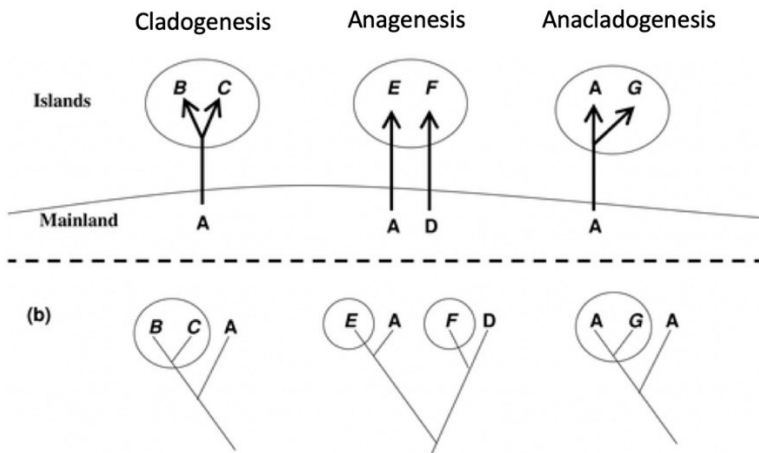


Fig. 14. Representación de los diferentes resultados posibles de la diversificación en islas y su plasmación filogenética. Fuente: Kisel & Barraclough, 2010.

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).

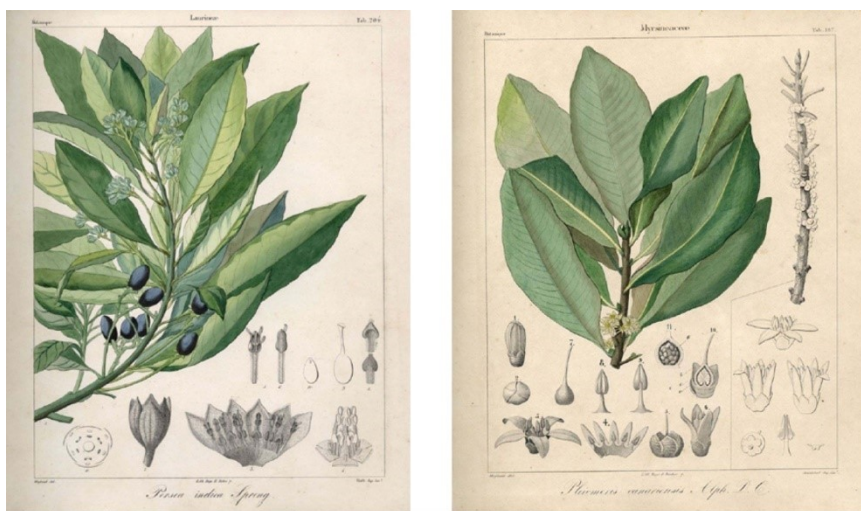


Fig. 15. A la izquierda el viñático (*Persea indica*) y a la derecha el delfino (*Pleiomeris canariensis*), dos árboles paleoendémicos de la laurisilva macaronésica, distribuidos en la cuenca mediterránea durante el Pleistoceno tardío. Fuente: Webb & Berthelot, 1836-1850.

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).

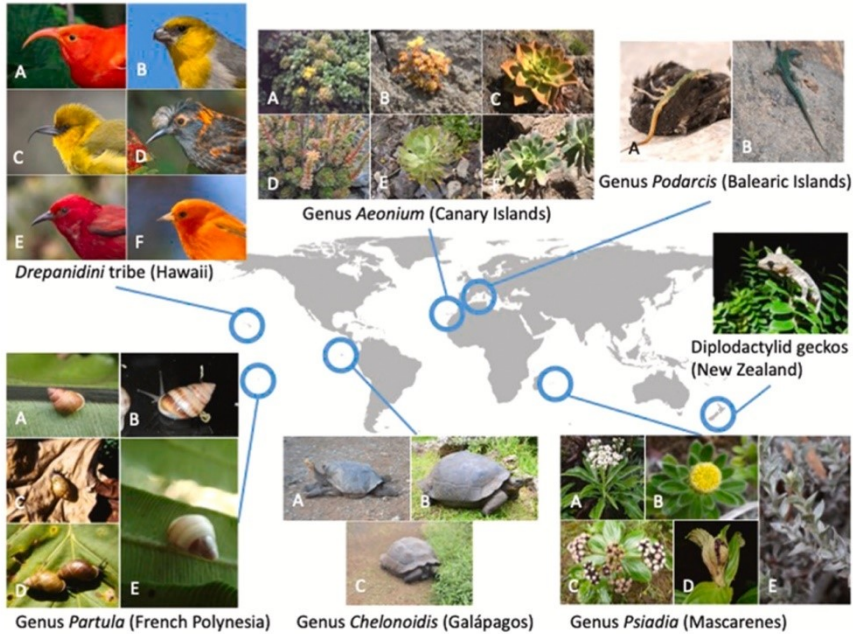


Fig. 16. Algunos ejemplos icónicos de procesos de radiación en islas. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

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>Dypsis</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).

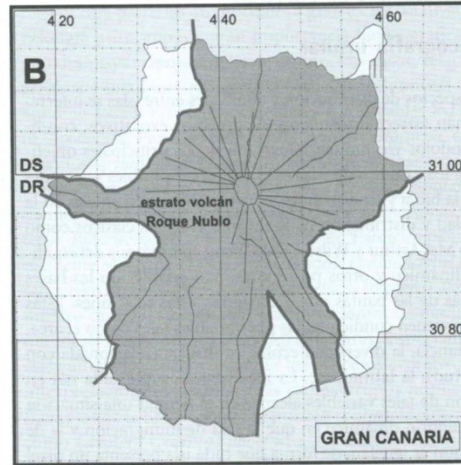


Fig. 17. Propuesta de la esterilización ocurrida en Gran Canaria a raíz de la explosión del volcán Roque Nublo hace unos 4 Ma. El territorio en gris habría sido arrasado, y la biota habría encontrado refugio en el territorio en blanco. Fuente: Marrero & Francisco-Ortega, 2001.

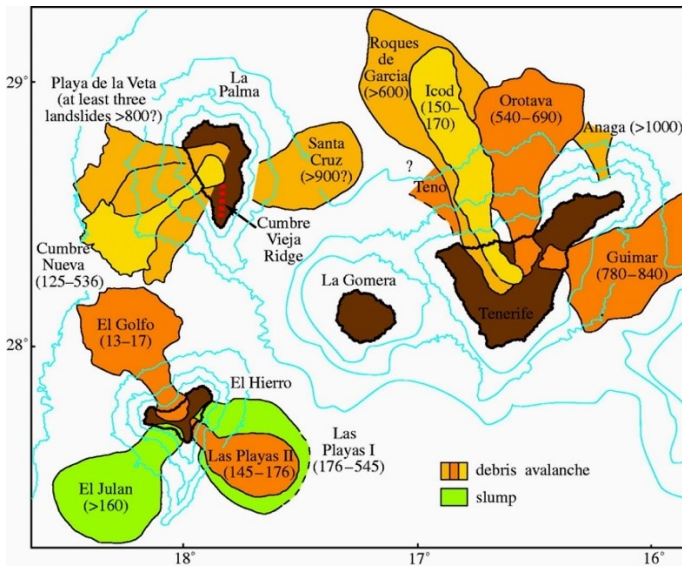


Fig. 18. Deslizamientos gravitacionales ocurridos en las Canarias occidentales desde el Pleistoceno medio. Las edades de los eventos se expresan en miles de años. Fuente: Masson *et al.*, 2002.

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).

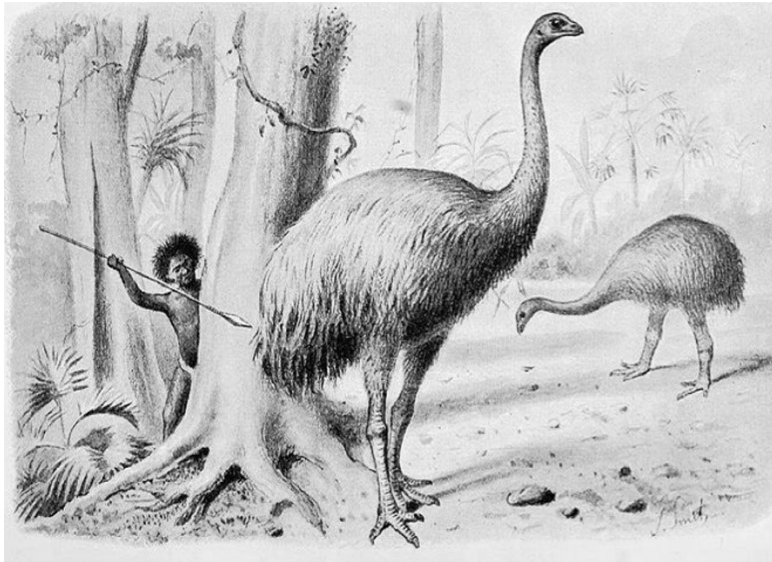


Fig. 19. Recreación de la caza de moas por maoríes, que los llevo posteriormente a la extinción. Obsérvese la mansedumbre de los mismos, que no tratan de escapar al cazador, testimonio del síndrome de la pérdida del comportamiento defensivo. Fuente: <https://www.sciencenews.org/>

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 predatoras, 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 predadores 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 cultivares (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 cinagéticas (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

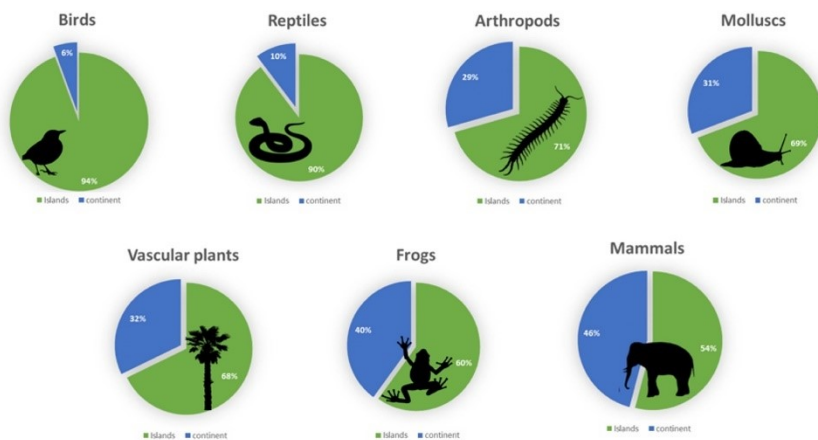


Fig. 23. Contribución de la biota insular (en verde claro) en comparación con la continental (en azul oscuro) a las extinciones registradas desde la expansión de los europeos (que comenzó a comienzos del siglo XVI) en diferentes grupos taxonómicos. Fuente: Fernández-Palacios *et al.*, 2021.

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

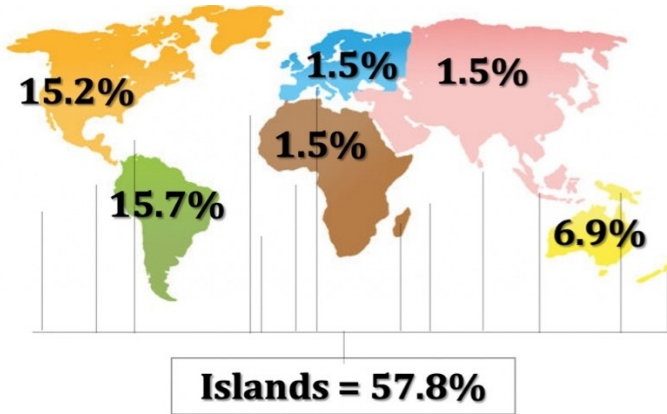


Fig. 24. Reparto por territorios de las extinciones antropogénicas de géneros endémicos de vertebrados desde el Cuaternario tardío (últimos 40 ka BP). Fuente: Johnson *et al.*, 2017.

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).

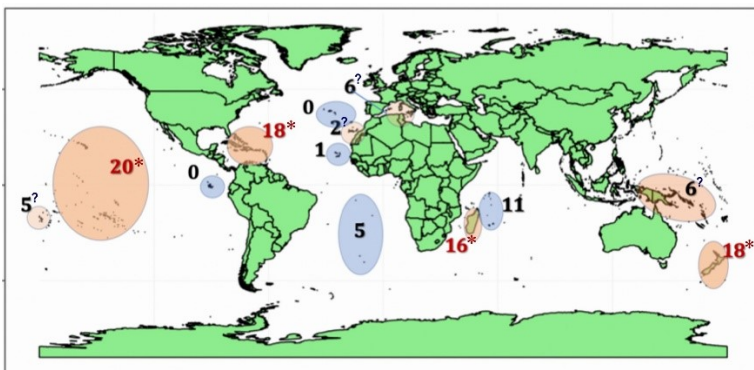


Fig. 25. Número de géneros endémicos de vertebrados cuya extinción ha sido atribuida a las actividades humanas (Johnson *et al.*, 2017). Con asterisco, las extinciones atribuidas a los aborígenes, el resto atribuidas a los europeos. En algunos casos (con interrogante), como ocurre con los roedores endémicos 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.

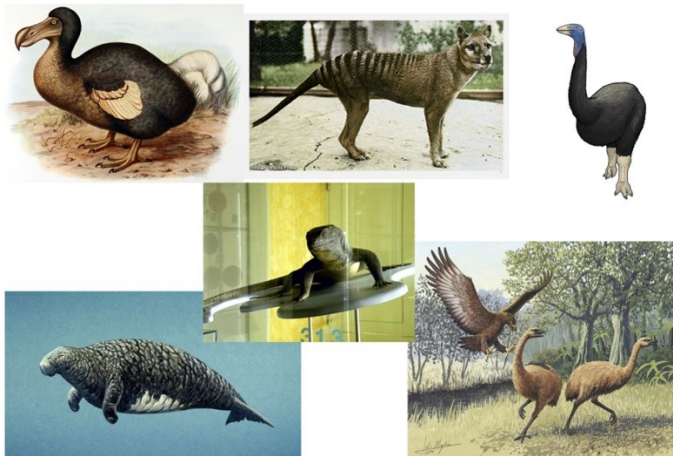


Fig. 26. Algunas especies insulares carismáticas extinguidas por los humanos. De arriba a la izquierda y en sentido horario: (i) el dodo de Mauricio (*Raphus cucullatus*), (ii) el tilacino o lobo marsupial de Tasmania (*Thylacynus cynocephalus*); (iii) el ave elefante de Madagascar (Aepyornithidae); (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.

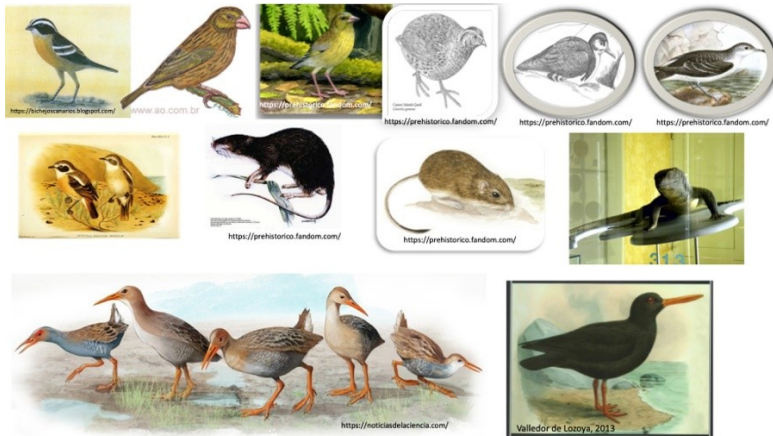


Fig. 27. Recreación de algunas especies de vertebrados macaronésicos extinguidas. De izquierda a derecha y de arriba abajo: (i) Escribano patilargo (*Emberiza alcoveri*), (ii) Verderón de Trías (*Chloris triasii*), (iii) Verderón de Aurelio (*C. aurelioi*), (iv) Codorniz canaria (*Coturnix gomerae*), (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 bravoii*), (ix) ratón del Malpaís (*Malpaysomys 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).

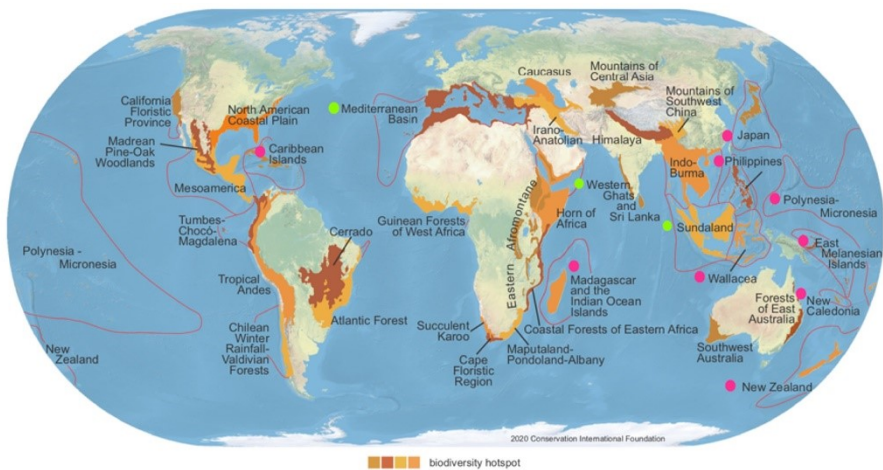


Fig. 28. Puntos calientes de biodiversidad. Fuente: <https://www.conservation.org/priorities/biodiversity-hotspots>).

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. MCCOY & 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, Paris.
- 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.

2. Un viaje a los ecosistemas del pasado de Canarias

Lea de Nascimento Reyes

Profesora Contratada Doctora, Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de La Laguna

La paleoecología examina los ecosistemas antiguos para comprender sus dinámicas y cambios a largo plazo, lo que facilita la gestión de los ecosistemas actuales y la predicción de sus respuestas a futuros cambios ambientales. Esta disciplina utiliza indicadores vegetales como macrofósiles y microfósiles, así como fragmentos de carbón, esporas de hongos y técnicas modernas como el análisis de ADN antiguo para reconstruir la historia de los ecosistemas. A través de estos métodos, la paleoecología revela cómo, incluso los entornos aparentemente prístinos, han sido moldeados por la actividad humana a lo largo de milenios, proporcionando una visión detallada del impacto histórico de la colonización y los cambios en los ecosistemas.

En el caso de las islas, la aplicación de técnicas paleoecológicas ha permitido ajustar las fechas de poblamiento y mejorar la comprensión de los impactos humanos. Los estudios paleoecológicos en Canarias han documentado importantes variaciones en la vegetación antes y después de la llegada de los humanos, evidenciando cambios climáticos y un aumento en la frecuencia de incendios. Estos hallazgos son esenciales para la gestión ambiental, ya que proporcionan una base para restaurar ecosistemas y prever cómo podrían reaccionar a las modificaciones ambientales futuras, basándose en cómo respondieron a cambios climáticos y humanos en el pasado. Esta fue nuestra ponencia en la XIX Semana Científica Telesforo Bravo (Afonso-Carrillo, 2024).

¿Qué es la paleoecología?

La **paleoecología** es una disciplina que estudia la ecología del pasado, proporcionando una perspectiva a largo plazo sobre los ecosistemas y sus dinámicas (Birks & Birks, 1980). Aunque es menos conocida que otras áreas científicas, tiene una trayectoria significativa, con investigaciones que datan de principios del siglo XX. En contextos insulares como Canarias, la paleoecología se enfrenta a varias limitaciones, pero cada hallazgo y estudio aporta información valiosa que sería difícil de obtener por otros medios. El esfuerzo invertido en esta línea de investigación se ve compensado por los resultados, que amplían nuestra comprensión de la dinámica de los ecosistemas a lo largo del tiempo.

Mientras que la ecología contemporánea, o **neoeecología**, se centra en los ecosistemas actuales, la paleoecología los examina a lo largo de extensos periodos de tiempo, desde décadas hasta milenios. Su principal objetivo es reconstruir los ecosistemas del pasado y entender cómo han cambiado. Para ello, se centra en tres aspectos claves: (i) los elementos bióticos o comunidades (plantas, animales, hongos y microorganismos), que componen el ecosistema identificando qué especies habitaron en un lugar específico en distintas épocas, analizando sus restos y rastros; (ii) los elementos abióticos o condiciones ambientales (clima, características físico-químicas del suelo, y características geológicas) en las que las especies vivieron, evaluando el contexto en el que se depositaron y preservaron los restos; y (iii) las interacciones que se establecían entre las especies y su entorno para comprender cómo los factores ambientales y bióticos influyeron en la supervivencia y evolución de las especies. Además de generar conocimiento sobre el funcionamiento y la dinámica de los ecosistemas a través del tiempo, la paleoecología proporciona información crucial para la gestión de los ecosistemas actuales, ayudando a entender cómo podrían responder al cambio climático y otras presiones ambientales.

¿Por qué es importante conocer cómo eran los ecosistemas del pasado?

Los ecosistemas no son entidades estáticas, sino sistemas dinámicos que están en constante cambio. Para comprender su funcionamiento, es esencial analizarlos en diferentes escalas temporales. Estos cambios pueden ser impulsados por una variedad de factores que actúan a lo largo de tiempos prolongados. Algunos, como los procesos evolutivos, se desarrollan a lo largo de millones de años, mientras que otros, como la sucesión ecológica (cambios que ocurren en un ecosistema tras una perturbación) o la formación de suelo, operan en escalas de cientos o miles de años. El cambio climático también presenta una amplia variabilidad temporal, desde variaciones

estacionales y anuales hasta eventos que abarcan decenas de miles de años, como las glaciaciones. Finalmente, los impactos derivados de la actividad humana pueden ser el resultado de procesos que interactúan en escalas temporales de cientos o miles de años. Analizar los ecosistemas desde una perspectiva temporal amplia permite entender mejor cómo responden ante diferentes factores de cambio a lo largo del tiempo.

Para realizar estudios ecológicos a largo plazo y retroceder en el tiempo, contamos con una variedad de métodos y registros. En ecología moderna, el tiempo se incorpora mediante seguimientos a largo plazo, donde se realizan muestreos periódicos y repetidos, observando la evolución de los parámetros del ecosistema en cuestión. En algunos países, estos experimentos llevan en marcha décadas e incluso siglos (Lindenmayer *et al.*, 2012). Sin embargo, en Canarias, las parcelas de seguimiento continuo no son comunes. Por ejemplo, las más antiguas de nuestro grupo de investigación, Ecología y Biogeografía Insular de la Universidad de La Laguna, son parcelas de laurisilva que se establecieron hace apenas veinte años.

Además de los seguimientos ecológicos, existen fuentes históricas que nos proporcionan datos valiosos a lo largo del tiempo: crónicas, mapas, inventarios, ilustraciones y fotografías. En Canarias, algunas estaciones meteorológicas han estado registrando datos desde principios del siglo XX, y disponemos de fotografías aéreas desde la década de 1950. También contamos con mapas y las primeras descripciones de los naturalistas que visitaron las islas (Oliver & Relancio, 2007). Estos registros cubren los últimos siglos de la historia de Canarias, aproximadamente 600 años desde el inicio de la conquista, aunque la cantidad de información disminuye cuanto más retrocedamos en el tiempo.

Si bien estas fuentes permiten extender la escala temporal de los estudios ecológicos, siguen siendo relativamente limitadas para analizar procesos que ocurren a escalas de tiempo mayores. Para ampliar aún más este contexto temporal, es necesario recurrir a los registros paleoecológicos, que nos permiten retroceder miles de años en el pasado. En la siguiente sección, exploraremos cómo funcionan los métodos paleoecológicos y la valiosa información que nos proporcionan sobre los ecosistemas del pasado.

¿Cómo obtenemos la información?

Para identificar qué organismos vivieron en un lugar y momento determinado, es necesario encontrar restos que evidencien su presencia en el pasado. Dependiendo de su grado de conservación y mineralización, estos restos pueden ser fósiles, subfósiles, o simplemente materiales resistentes al paso del tiempo. Estos incluyen conchas, huesos, y restos de pequeños animales, como invertebrados conservados en ámbar. En el caso de las plantas, podemos encontrar fragmentos de tallos, hojas, flores o semillas.

Además, existen otras pruebas indirectas de la actividad y presencia de una especie, como huellas, nidos o heces (Smol *et al.*, 2001a, b).

Estos restos se buscan en depósitos naturales que favorecen su acumulación y preservación a lo largo del tiempo. Los depósitos más utilizados en paleoecología son las trampas sedimentarias como lagos, turberas, sedimentos marinos o capas de hielo. Estas trampas cumplen dos condiciones esenciales: (i) una deposición continua de sedimentos, que permite una acumulación gradual y prolongada en el tiempo, y (ii) unas condiciones ambientales favorables para la conservación, principalmente con bajas concentraciones de oxígeno, que inhiben la oxidación y la descomposición biológica. En estos depósitos sedimentarios se encuentran registros cronológicos que abarcan cientos o miles de años, con una alta resolución temporal. Las capas de sedimentos acumulado se interpretan como las páginas de un libro, donde las capas más profundas representan el pasado remoto, y las capas superficiales, el presente (Last & Smol, 2002).

En Canarias, encontrar trampas sedimentarias como las descritas es complicado. Los lagos, turberas y capas de hielo no existen en las islas. Aunque los sedimentos marinos están disponibles en las aguas circundantes, su acceso es difícil, y presentan la desventaja de abarcar grandes áreas, lo que proporcionan información a escala regional, pero limita la reconstrucción de condiciones locales específicas.

A pesar de esto, en el pasado existieron lagunas en Canarias, como confirman descripciones históricas y algunos topónimos. Estas pequeñas acumulaciones de agua, a veces temporales, pudieron actuar como depósitos en lugar de lagos. Los primeros estudios paleoecológicos se realizaron en la antigua laguna de La Laguna, el único depósito de este tipo conocido en las islas (Criado, 2002). Otra opción son los fondos de cráteres o calderas, donde los sedimentos acumulados retienen agua estacionalmente, creando condiciones favorables para la deposición y preservación de restos, aunque de manera más irregular que en los lagos (Fig. 1). Las lagunas estacionales, aunque útiles, presentan desafíos, como la deposición discontinua y una conservación limitada de los restos, lo que complican su análisis.

Recientemente, se han explorado otros tipos de depósitos, como los yacimientos arqueológicos, especialmente en cuevas. Los suelos de las cuevas acumulan sedimentos y otros materiales que se conservan bien gracias a las temperatura bajas y constantes, similares a las de un refrigerador. Estos depósitos permiten obtener información tanto sobre las condiciones ambientales como sobre la actividad humana en el entorno. Otro recurso valioso son los coprolitos (heces fosilizadas), y los cálculos dentales, que retienen restos de plantas y animales consumidos y microorganismos asociados. Aunque estos materiales no acumulan restos de forma progresiva en el tiempo, funcionan como cápsulas temporales, proporcionando información valiosa sobre la dieta y el entorno de las especies que los

produjeron. Además, su origen no siempre está vinculado a contextos arqueológicos, ya que pueden proceder de animales domésticos o nativos.



Fig. 1. Laguna estacional que se forma en el cráter de La Caldera de La Orotava (Tenerife) y sirve como depósito de indicadores paleoecológicos.

¿Qué indicadores estudiamos?

En paleoecología, la reconstrucción de los ecosistemas suele comenzar con el análisis de las comunidades vegetales, es decir, buscando indicadores de plantas (Birks, 2019). Esto se realiza mediante el estudio de diversos tipos de restos vegetales. Los macrofósiles, como troncos petrificados, impresiones de hojas y flores, o semillas, son restos visibles a simple vista por su tamaño, y ofrecen una buena resolución taxonómica, ya que sus características morfológicas permiten identificar especies con precisión. Sin embargo, la deposición y preservación de estos restos está limitada a condiciones específicas, lo que dificulta encontrar depósitos con una acumulación constante de macrofósiles. Estos restos proporcionan información detallada de momentos concretos, pero no permiten obtener una visión completa de la historia de la comunidad vegetal.

Por otro lado, los restos microscópicos de plantas, como cutículas, polen y esporas, requieren de lupas o microscopios para su visualización. Estos microfósiles, al ser producidos en grandes cantidades y preservarse

relativamente bien, son más comunes en depósitos que abarcan largos periodos de tiempo, lo que facilita una resolución temporal más continua. Sin embargo, su resolución taxonómica no es tan precisa como la de los microfósiles, ya que sus morfologías son similares entre especies, géneros, e incluso familias, y solo permiten la identificación con certeza a niveles taxonómicos superiores.

Los principales microfósiles vegetales analizados en paleoecología incluyen granos de polen, esporas de helechos, fitolitos (estructuras de sílice biogénica formadas por algunas plantas) y algas microscópicas. El polen fósil, incluye en sentido amplio el polen de plantas vasculares con flor y esporas de helechos. Producido en abundancia por las plantas y protegido por la esporopolenina (una sustancia altamente resistente) es uno de los indicadores más utilizados debido a su capacidad para perdurar en depósitos sedimentarios durante milenios. Además, su distribución homogénea en el aire permite obtener una muestra representativa de la vegetación de la región (Fig. 2), ya que se deposita en cuerpos de agua y queda atrapado en las capas de sedimentos. Su abundancia permite obtener datos cuantitativos que pueden ser analizarlos con técnicas estadísticas (Bennet & Willis, 2002).

Otro indicador paleoecológico importante son los fragmentos de carbón, que proporcionan información sobre los incendios del pasado (Fig. 2). Los fragmentos de carbón de mayor tamaño (macrocarbones) indican fuegos locales, ya que no se dispersarían a grandes distancias desde el área incendiada. En cambio, los fragmentos más pequeños (microcarbones) pueden dispersarse más lejos, reflejando incendios tanto locales como regionales.

Las esporas de hongos también son indicadores valiosos, ya que algunos hongos están asociados a sustratos específicos, como madera quemada, raíces, eventos de erosión o heces de herbívoros (Fig. 2). Un aumento en la cantidad de estas esporas puede señalar la presencia o aumento de las densidades de grandes herbívoros, lo que en Canarias podría estar relacionado con la llegada de los primeros pobladores y sus animales. Otros indicadores, como las diatomeas, proporcionan información sobre parámetros ambientales específicos como temperatura, pH y salinidad en el momento de su deposición (Smol *et al.*, 2001a).

Además de estos restos físicos, en la actualidad se están incorporando nuevos indicadores moleculares, como los biomarcadores, que son compuestos químicos como lípidos que indican la presencia de ciertos grupos de organismos, incluidas plantas. Recientemente, el análisis de ADN antiguo se ha sumado a las herramientas de estudio en paleoecología. Este ADN, proveniente de restos de organismos antiguos, aunque fragmentado y modificado químicamente, permite identificar una amplia variedad de organismos con una alta resolución taxonómica. Aunque esta técnica es muy prometedora, presenta desafíos significativos, como la baja conservación del

ADN en condiciones de humedad y altas temperaturas, así como la necesidad de estrictos protocolos de laboratorio para evitar la contaminación con ADN moderno (Rawlence *et al.*, 2014).

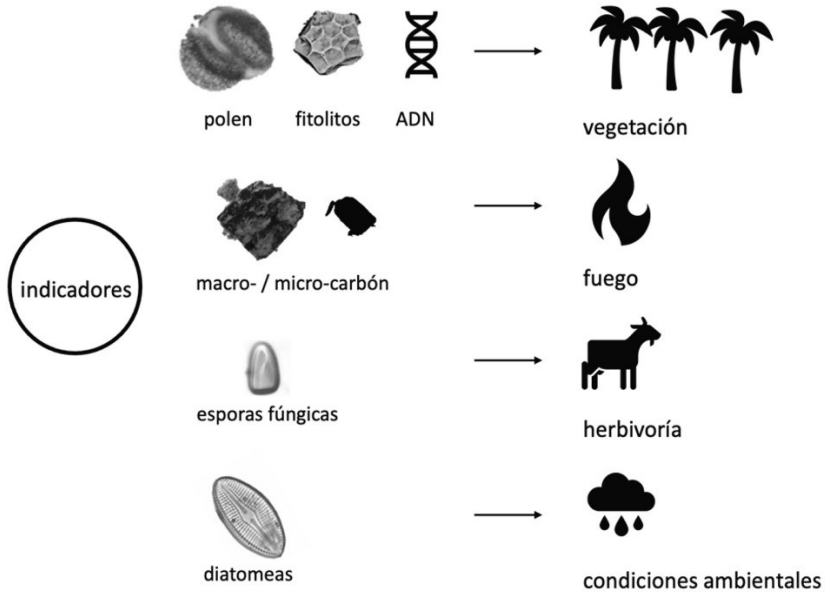


Fig. 2. Restos microscópicos de plantas, hongos, y algas que se utilizan como indicadores paleoecológicos.

La integración de múltiples fuentes de información es esencial en paleoecología para obtener una visión más completa y precisa de los ecosistemas del pasado. Un excelente ejemplo de esta estrategia de incorporar múltiples técnicas de análisis e indicadores, es el estudio de Ötzi, el «hombre de hielo», una momia de unos 5300 años de antigüedad descubierta en los Alpes (Iceman Project, 2024). Su cuerpo, notablemente bien conservado debido a la congelación, ha sido objeto de numerosos análisis: desde el estudio de su ADN, huesos, pelo, piel, y parásitos, hasta el polen adherido a su ropa y su contenido estomacal. Estos estudios han revelado detalles sobre su vida, origen, y actividades, proporcionado una imagen increíblemente detallada de la vida de un hombre de hace 5000 años.

¿Cómo procesamos y analizamos las muestras?

Una vez identificado un lugar con buena preservación de indicadores paleoecológicos, el procedimiento para su estudio comienza con la

recolección de material sedimentario. Esto se lleva a cabo mediante catas, que pueden ser manuales o asistidas por maquinaria. Las catas permiten extraer secuencias de sedimentos estratificados, donde cada capa representa un periodo de tiempo específico. Para obtener una visión temporal precisa, se toman muestras de sedimentos a intervalos regulares a lo largo de la secuencia. El contexto temporal de estas muestras se determina a través de técnicas de datación, siendo la datación por radiocarbono la más utilizada. Esta técnica permite obtener fechas para sedimentos de hasta 40000 años de antigüedad, lo que nos permite ubicar en el tiempo los distintos niveles de la secuencia sedimentaria.

A partir de estas muestras se procede a la extracción de los indicadores específicos que se desean analizar, como polen, esporas, o fragmentos de carbón. Dependiendo del tipo de indicador, las muestras pasan por diversos procesos de laboratorio, donde se emplean procedimientos físico-químicos para aislar y concentrar los indicadores de interés. Una vez concentrados, los indicadores son observados bajo microscopio, identificados y cuantificados. Cuando se recopilan datos de múltiples depósitos sedimentarios en diferentes localizaciones, es posible ampliar la reconstrucción paleoecológica a una escala espacial mayor, proporcionando una representación detallada de la historia ambiental de una región (Birks & Birks, 1980).

Los datos resultantes de la identificación y recuento de los indicadores se representan en diagramas, que permiten visualizar la abundancia de especies, géneros, familias, o tipos morfológicos, a lo largo del tiempo. En estos diagramas, el eje vertical indica el tiempo, a menudo acompañado de la profundidad del sedimento, ya que cada nivel de profundidad corresponde a una edad determinada. Cada línea en el diagrama representa un tipo de indicador, como una especie o elemento químico, y las fluctuaciones en las líneas reflejan cambios en su abundancia relativa (Fig. 3). Por ejemplo, una especie de planta puede ser muy abundante en los niveles más profundos (es decir, en los periodos más antiguos) pero su presencia puede disminuir o desaparecer en capas más superficiales, lo que sugiere un cambio en el ecosistema. Además, los diagramas suelen incluir indicadores adicionales, como fragmentos de carbón, que reflejan la ocurrencia de incendios a lo largo del tiempo. Un aumento de la concentración de carbón en las capas superiores, por ejemplo, indicaría un aumento en la frecuencia de incendios en tiempos más recientes.

Finalmente, se aplican análisis estadísticos para identificar zonas estables y zonas de cambio en la composición de los organismos a lo largo del tiempo. Las zonas estables indican comunidades que se han mantenido sin grandes variaciones durante largos periodos, mientras que las zonas con cambios abruptos señalan modificaciones en la composición del ecosistema. Estos cambios pueden estar relacionados con factores ambientales, como

variaciones climáticas, o con factores antrópicos, como la llegada de poblaciones humanas y sus actividades.

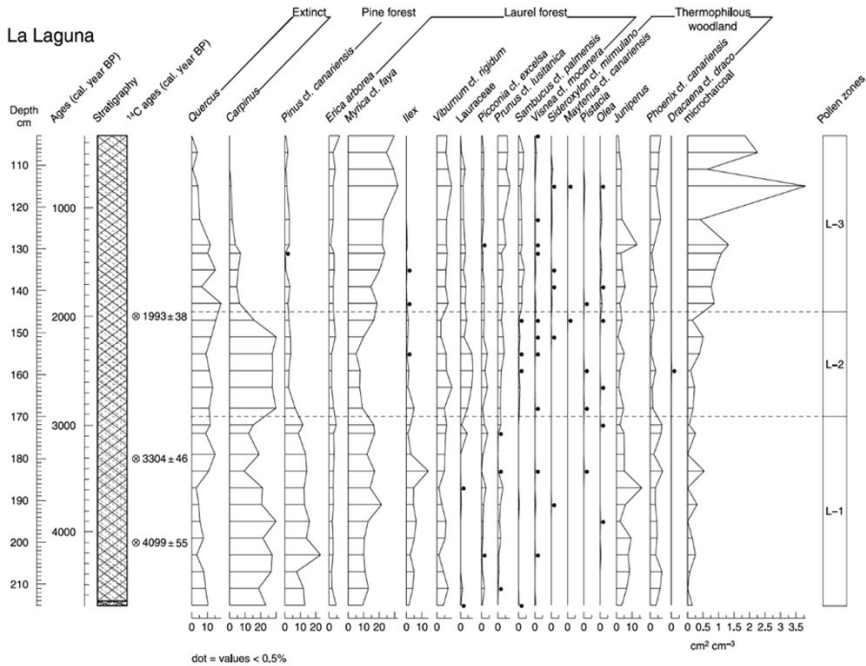


Fig. 3. Diagrama de polen de La Laguna (Tenerife), representando los principales tipos polínicos de árboles y su variación en los últimos 4700 años (de Nascimento *et al.*, 2009).

¿Qué es lo natural?

Una vez entendidos los métodos de la paleoecología, surge una pregunta clave: ¿qué busca responder esta disciplina? Una de las cuestiones fundamentales que solo podemos abordar con una visión a largo plazo de los ecosistemas es determinar qué es lo natural. Es decir, cuando observamos un entorno aparentemente natural, ¿estamos ante un paisaje verdaderamente bien conservado o frente al resultado de una intervención humana a lo largo del tiempo? (Willis & Birks, 2006).

Numerosos estudios científicos en diversas regiones del mundo revelan que incluso los ecosistemas considerados más intactos, como las «selvas vírgenes» de las zonas tropicales, no resultan tan prístinos como se creía. Estos ecosistemas, considerados santuarios de biodiversidad bien conservados, han sido examinados a través de evidencias paleoecológicas y arqueológicas, y se ha descubierto que muchas selvas en regiones como el

Amazonas, África tropical y el sudeste asiático han sido modificadas por el ser humano durante milenios. No solo han sido habitadas de forma puntual, sino que han soportado actividades humanas como la agricultura, la quema de tierras para cultivos y la extracción de metales. Estas prácticas han dejado una huella significativa en estos ecosistemas, lo que cuestiona la idea de su estado «virgen» (Willis *et al.*, 2004).

La influencia humana en los ecosistemas depende, en última instancia, de cuánto tiempo han estado los humanos presentes en una región. Los humanos modernos se originaron en el este de África hace aproximadamente 200000 años y, desde entonces, se expandieron hacia Asia, Europa y más tarde hacia América, llegando a este continente hace unos 16000 años. Las islas, por su inaccesibilidad tanto para humanos como para otras especies, suelen tener una ocupación humana más reciente, lo que las convierte en sitios ideales para estudiar la influencia de las actividades humanas en comparación con las regiones continentales. En las islas, no es necesario retroceder tanto el tiempo para encontrar sistemas en condiciones naturales, lo que facilita estudiar sus dinámicas antes y después de la llegada humana. Paradójicamente, estos ecosistemas insulares han sido de los últimos en ser explorados con técnicas paleoecológicas.

Si analizamos la cronología de ocupación de las islas (Fig. 4), veremos que pocas islas fueron pobladas hace más de 50000 años, y todas ellas están cerca de los continentes. Las islas ocupadas entre el Paleolítico superior y el inicio del Holoceno (hace entre 50000-11700 años) son algo más numerosas, pero también cercanas a masas continentales. La mayoría de las islas fueron colonizadas durante el Holoceno, un periodo que abarca los últimos 11700 años, coincidiendo con el final de la última glaciación y el desarrollo de las culturas neolíticas, cuando los humanos empezaron a domesticar plantas y animales. Por último, las islas más remotas y distantes de otras islas o zonas continentales, fueron ocupadas en tiempos recientes, principalmente durante la Edad Moderna (últimos 500 años), en el contexto de la expansión europea impulsada por la navegación.

Independientemente de cuándo fueron pobladas, muchas islas han pasado por varias fases de colonización. En una revisión sobre extinciones en islas, Wood *et al.* (2017) identificaron tres etapas principales de ocupación: la histórica o europea, la prehistórica o inicial por poblaciones no europeas, y las visitas previas al poblamiento permanente, cuando las islas fueron descubiertas, pero no ocupadas de forma estable. Estas visitas a menudo implicaban el uso temporal de recursos y la introducción de animales para futuros usos. Según el modelo propuesto por los autores, los impactos humanos, como la pérdida de cobertura forestal, ocurrieron en pulsos vinculados a cada fase de ocupación. La deforestación no fue necesariamente más intensa en una fase específica, sino que se produjo en cada una de ellas. Asimismo, las extinciones de especies responden a cada etapa de

poblamiento, acumulándose con el tiempo. La introducción de especies invasoras, en particular depredadores, es una consecuencia recurrente de estos eventos de poblamiento, siendo los depredadores uno de los principales responsables de las extinciones.

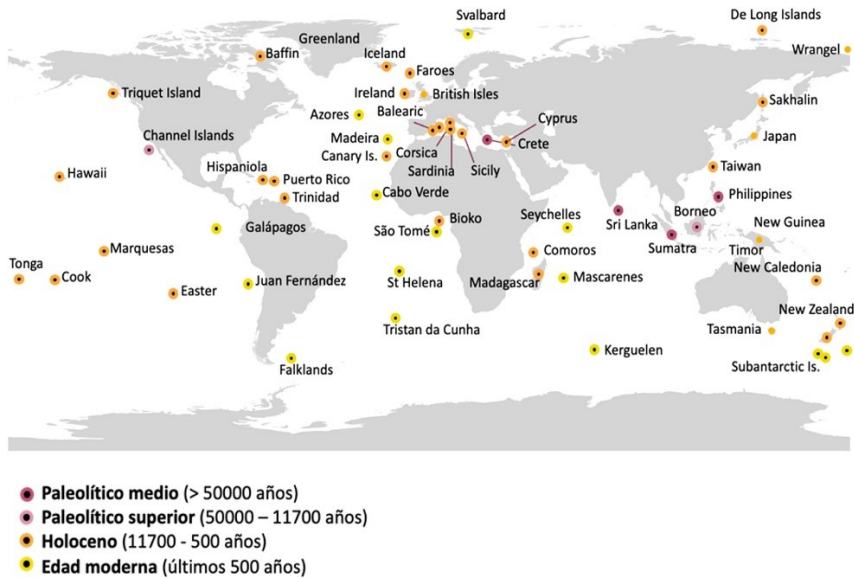


Fig. 4. Fechas de poblamiento de islas del mundo. Fuente: https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_first_human_settlements.

El poblamiento de las islas

Delimitar el momento exacto del poblamiento de las islas continúa siendo un desafío. En muchos archipiélagos, incluido el de Canarias, persisten debates sobre las fechas de ocupación humana (Santana *et al.*, 2024). Un caso destacado es el que la paleoecología ha sido crucial para esclarecer este aspecto es Nueva Zelanda (Wilmshurst *et al.*, 2008). Durante mucho tiempo, los arqueólogos debatieron si los polinesios habían colonizado estas islas 200 años antes de la era común (AEC) o en torno al año 1000 de la era común (EC), resultando en una incertidumbre de aproximadamente 1200 años.

Para resolver esta discrepancia, se aplicó un procedimiento de higiene cronológica, eliminando dataciones poco fiables debido a factores como la calidad del material, su origen o el laboratorio responsable. En lugar de datar restos humanos, se analizaron huesos de la rata del Pacífico (*Rattus exulans*), una especie comensal introducida por los polinesios en Nueva Zelanda, y semillas mordisqueadas por estas ratas. Al ser material vegetal de vida corta,

estas semillas proporcionan fechas más precisas que, por ejemplo, las maderas de árboles longevos. Combinando estas dataciones, se determinó que los polinesios llegaron a Nueva Zelanda alrededor del año 1280 EC, lo que ajusta la llegada unos 100-300 años después de lo que indicaban estimaciones previas. Este es un ejemplo de cómo la paleoecología puede afinar las fechas de poblamiento y mejorar la comprensión de los cambios en los ecosistemas asociados a la llegada de los humanos.

En Macaronesia, las fechas de colonización por parte de los portugueses están bien establecidas para la mayoría de los archipiélagos, incluyendo Azores, Madeira y Cabo Verde. En Canarias, también se conocen con precisión las fechas de llegada de los conquistadores normandos y castellanos. Sin embargo, el poblamiento previo a la conquista presenta un margen temporal mucho más amplio, similar al caso de Nueva Zelanda. Hasta hace poco, se asumía que los primeros pobladores llegaron a Canarias en algún momento del primer milenio AEC (Santana *et al.*, 2024).

Los archipiélagos portugueses, como Azores y Madeira, muestran cómo incluso con fechas de poblamiento bien definidas, la paleoecología puede revelar procesos más complejos. En Azores un estudio paleoecológico de la isla de São Miguel detectó polen de centeno y otros cereales como evidencia de cultivo, junto con una disminución de polen de cedros (*Juniperus brevifolia*) que dominaban la vegetación nativa, que datan del año 1287 EC, es decir, 150 años antes de la llegada de los portugueses en 1430-1450 EC (Rull *et al.*, 2017). En Madeira, se descubrieron huesos de ratón doméstico, una especie introducida, que datan de 1036 CE, aproximadamente 400 años antes de la llegada de los portugueses entre 1420-1460 CE (Rando *et al.*, 2014). Además, análisis genéticos sugieren que estos ratones estaban más relacionados con poblaciones del norte de Europa que con los ratones de Portugal continental, lo que apunta a un poblamiento vikingo previo (Gündüz *et al.*, 2001; Förster *et al.*, 2009).

En Canarias, el debate sobre las fechas de poblamiento ha sido particularmente intenso (Velasco *et al.*, 2020; del Arco, 2021; Atoche & del Arco, 2023). Un artículo reciente ha abordado esta cuestión aplicando el criterio de higiene cronológica a las dataciones de materiales que evidencian ocupación humana previa a la conquista (Santana *et al.*, 2024). Este enfoque implica descartar dataciones poco fiables, como aquellas obtenidas de materiales de organismos longevos, como la madera de árboles, que pueden añadir siglos a la datación, un fenómeno conocido como «*old wood effect*» o de la madera vieja. Con este método, se han recopilado dataciones en yacimientos arqueológicos de todas las islas Canarias provenientes de materiales, de vida corta, como huesos y semillas, que proporcionan fechas más precisas sin añadir siglos a las dataciones. También se descartan o calibran las fechas de restos marinos, como conchas de moluscos, que pueden

incorporar carbono del fondo marino, causando el envejecimiento conocido como efecto de reservorio marino.

Según este modelo, el poblamiento en Canarias comienza entre el 315-15 AEC con el asentamiento romano del islote de Lobos (fase romana), mientras que el resto de las islas se colonizan por pobladores del norte de África entre el 70-530 EC (fase bereber). Sin embargo, Gran Canaria muestra una fecha de poblamiento posterior (490-530 EC), lo que resulta curioso dada su posición central y su mayor superficie, elevación y complejidad topográfica, en comparación con las islas que están en los extremos del archipiélago, que se poblaron en un periodo de menos de tres siglos (70-330 EC). Esto podría explicarse por un sesgo en las muestras datadas, ya que muchas provienen de restos humanos encontrados en cuevas de enterramiento en barrancos y zonas de montaña, mientras que en las zonas de costa donde posiblemente se asentaron los primeros pobladores, se han encontrado menos yacimientos y materiales antiguos.

Como ocurre en Azores y en Madeira, los estudios paleoecológicos han revelado cambios en la vegetación y el régimen de incendios anteriores a las fechas arqueológicas conocidas. En Gran Canaria, estos cambios se inician entre 400-300 AEC; en Tenerife, entre 160 AEC - 24 EC; y en La Gomera, en 150 EC (de Nascimento *et al.*, 2020). Estas evidencias sugieren la presencia humana anterior a las fechas arqueológicas, de unos 800, 300 y 150 años en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera, respectivamente. Para explicar esta discrepancia, se barajan dos hipótesis. La primera plantea que el impacto detectado corresponde a visitas tempranas sin asentamiento permanente (fase de pre-poblamiento). La segunda sugiere que el registro paleoecológico refleja la presencia de los primeros pobladores, pero que las evidencias arqueológicas aún no han sido detectadas debido a la ubicación de los yacimientos o la preservación del registro.

Alternativamente, se ha propuesto que las muestras paleoecológicas se datan a partir de fragmentos de carbón no identificados que podrían proceder de plantas longevas, lo que envejece artificialmente las muestras en varios siglos (de Nascimento *et al.*, 2020; Santana *et al.*, 2024). En definitiva, los estudios paleoecológicos, además de contribuir a esclarecer las etapas iniciales del poblamiento humano en islas, son un complemento clave para entender el desarrollo de las sociedades insulares y sus impactos en el medio natural.

¿Qué nos dice el registro paleoecológico en Canarias?

Tenerife

El grupo de Ecología y Biogeografía Insular de la ULL ha recolectado muestras de depósitos paleoecológicos y yacimientos arqueológicos en todas

las islas Canarias. El primer estudio paleoecológico basado en el análisis de polen fósil se realizó en La Laguna, aprovechando la cuenca sedimentaria inundada de 27 ha, que existió hasta finales del siglo XVII (Criado, 2002). Este registro cubre un periodo de 4700-380 años antes del presente, abarcando el Holoceno tardío, pero no abarca completamente el periodo reciente (de Nascimento *et al.*, 2009). Es común que las partes más recientes de los registros falten en muchos sitios debido a la extracción de suelos fértiles para la agricultura, lo que puede llevar a la pérdida de datos históricos.

El análisis de polen, esporas y carbones en esta secuencia mostró que, durante los últimos 5000 años, el polen dominante en el entorno de La Laguna proviene de plantas del monteverde (Fig. 5). Identificar los tipos de bosque que incluye el monteverde, como laurisilva o fayal-brezal, es complicado, ya que muchas de las especies arbóreas de la laurisilva son polinizadas por insectos que dispersan el polen de forma efectiva, y, por tanto, producen menos polen. Por esta razón las lauráceas y otras especies están infrarrepresentadas en el registro fósil. En contraste, especies como la faya y el brezo, que son polinizadas principalmente por el viento, producen grandes cantidades de polen, lo que resulta en una sobrerrepresentación de estas especies en el registro fósil (de Nascimento *et al.*, 2015).

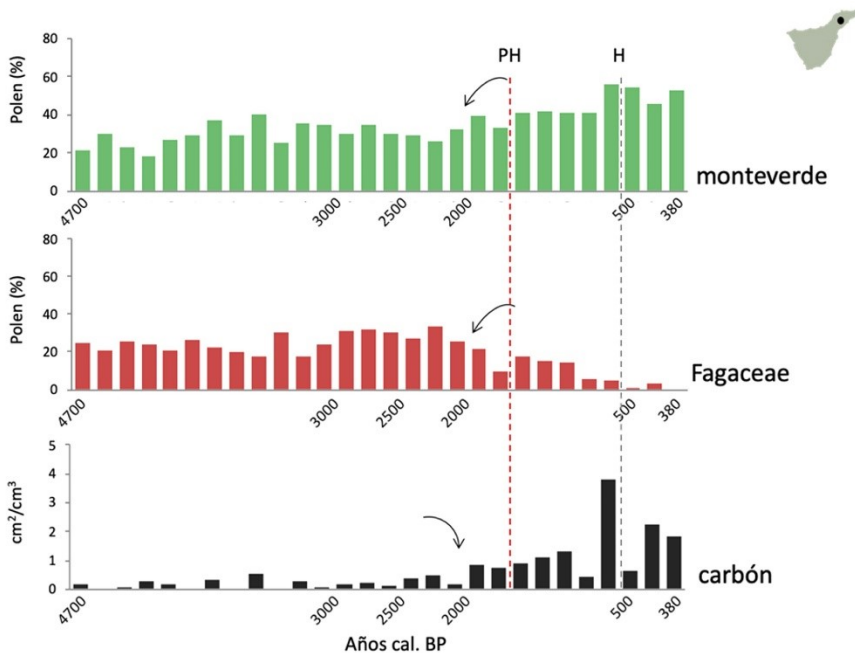


Fig. 5. Diagrama de polen y carbón de La Laguna (Tenerife), representando los principales tipos de vegetación y el régimen de incendios en los últimos 4700 años (de Nascimento *et al.*, 2009). PH: periodo pre-histórico, H: periodo histórico, cal. BP: años calibrados antes de 1950.

Además del polen representativo del monteverde, se detectaron dos tipos polínicos de la familia de las fagáceas, *Quercus* (encinas y robles) y *Carpinus* (carpes). Aunque estos árboles no son considerados nativos de Canarias, los altos porcentajes de polen encontrados sugieren que formaban parte de la vegetación del entorno de la laguna. La presencia de fagáceas nunca ha sido observada en otros sitios estudiados en las islas, lo que sugiere una distribución local específica que pudo haber cambiado con el tiempo. El principal cambio registrado en La Laguna fue la disminución y eventual desaparición de estos árboles hace unos 2000 años, coincidiendo con un aumento en la presencia de especies del monteverde y una mayor concentración de carbón, posiblemente relacionado con la actividad humana.

Otro registro de Tenerife, aún no publicado, proviene de La Caldera de La Orotava, un antiguo cráter con una laguna estacional. Esta secuencia abarca un periodo de 3500 años hasta el presente. El polen dominante en el registro es el de pino, indicando la presencia de un pinar, acompañado por especies del monteverde, como brezos y fayas antes de la llegada de los humanos. Se observa variabilidad en la presencia del pinar en relación con la concentración de carbón y los incendios, con el pinar recuperándose después de los incendios. Esta dinámica continúa durante el periodo de poblamiento anterior a la conquista, aunque con una reducción que indica la apertura del bosque. En el periodo histórico, la representación del pinar disminuye significativamente, siendo reemplazado por otras especies del monteverde, reflejando la resistencia del pinar a los incendios incluso en tiempos históricos, aunque su distribución y densidad se redujeron con la explotación forestal.

La Gomera

En La Gomera, se estudió la laguna estacional que se forma en el cráter de Laguna Grande, en el Parque Nacional del Garajonay (Nogué *et al.*, 2013). Esta secuencia sedimentaria representa el registro más antiguo estudiado en Canarias, con una antigüedad de 9600 años y cubriendo casi todo el Holoceno (Fig. 6). La señal dominante es de monteverde, con una notable presencia de polen de palmeras y sauces durante los primeros 5500 años, indicando condiciones de mayor humedad. Hace 5500 años, se produce un cambio significativo en la abundancia de estas especies, coincidiendo con el fin del periodo húmedo africano y el inicio de la desertificación de la región, asociada con la expansión del Sahara. Este cambio climático provocó una mayor aridez regional y está acompañado por picos de carbón, sugiriendo incendios esporádicos en la laurisilva. Hace unos 1800 años, durante el periodo previo a la conquista, se observa un aumento en la concentración de carbones a escala local; sin embargo, no se detectan cambios en la composición del bosque, lo que sugiere que la laurisilva del Garajonay ha

sido relativamente estable y poco alterada por la presencia humana, incluso durante el periodo histórico.

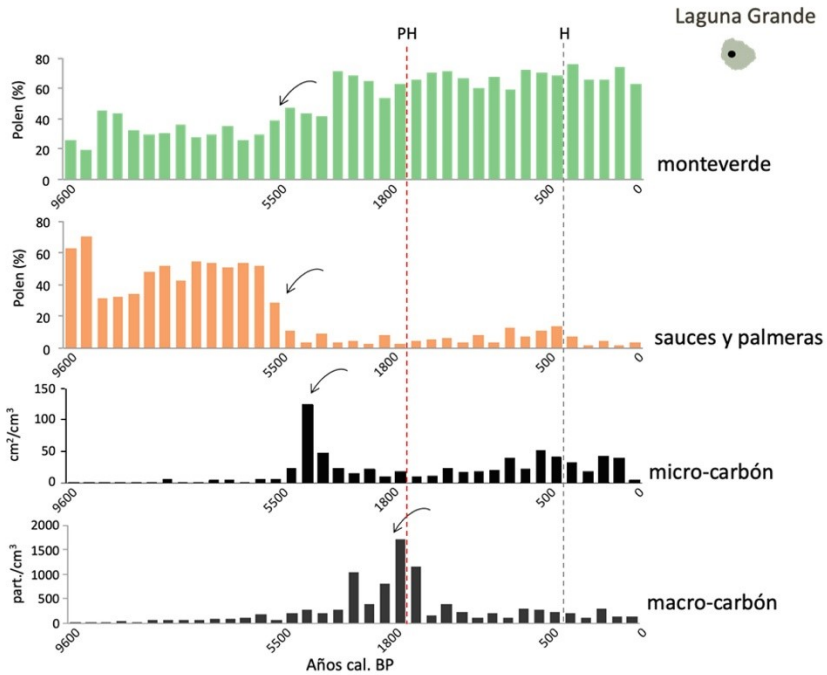


Fig. 6. Diagrama de polen y carbón de la Laguna Grande (La Gomera), representando los principales tipos de vegetación y el régimen de incendios en los últimos 9600 años (Nogué *et al.*, 2013). PH: periodo pre-histórico, H: periodo histórico, cal. BP: años calibrados antes de 1950.

Gran Canaria

En Gran Canaria, el primer sitio estudiado fue la Laguna de Valleseco, ubicada en el fondo de un cráter (de Nascimento *et al.*, 2016). El registro abarca entre 4500-1500 años, dejando una brecha en el periodo de poblamiento (Fig. 7). La laguna, situada en una caldera muy antropizada, en una zona recreativa con un hipódromo y utilizada para cultivo en el pasado, ofrece una visión de las condiciones anteriores a la llegada de los humanos. A pesar de la expectativa de encontrar una señal dominante de monteverde debido a la elevación de Valleseco (870 m), se detectó una prevalencia de especies arbóreas del bosque termófilo, como sabinas y palmeras, con una señal menor de monteverde. Las sabinas comienzan a disminuir hace unos 2300 años, coincidiendo con un aumento en la frecuencia de incendios. Se descartaron las erupciones volcánicas contemporáneas como causa del

cambio en la vegetación, ya que eran erupciones tranquilas, con coladas encauzadas por barrancos, que causaron poca afección al entorno, mientras que la Laguna de Valleseco quedó fuera del alcance de la erupción más violenta de Bandama. La reducción del bosque termófilo se atribuye a la posible presencia humana y al uso del fuego. Además, se encontró polen de cereal, sugiriendo que los primeros pobladores de Gran Canaria estaban provocando cambios en el entorno con sus actividades.

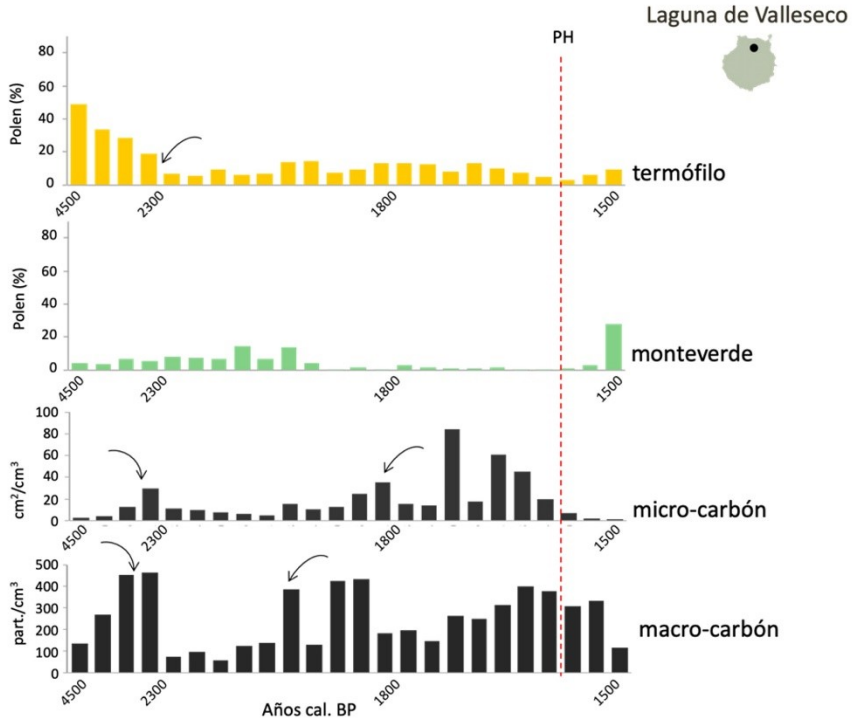


Fig. 7. Diagrama de polen y carbón de la Laguna de Valleseco (Gran Canaria), representando los principales tipos de vegetación y el régimen de incendios en los últimos 4500 años (de Nascimento *et al.*, 2015). PH: periodo pre-histórico, cal. BP: años calibrados antes de 1950.

En un sitio de mayor elevación, La Calderilla (Fig. 8), el registro muestra una señal dominante de pino con variaciones características de un pinar abierto y seco (Ravazi *et al.*, 2021). Las oscilaciones en la concentración de carbones indican incendios frecuentes que afectan al pinar de forma transitoria, con recuperación constante. El pinar se mantiene presente durante todo el periodo anterior a la ocupación humana. Hace unos 2300-2000 años, se observa un descenso significativo en la cobertura del pinar, posiblemente

relacionado con la llegada de los primeros pobladores a la isla. Durante el periodo de poblamiento previo a la conquista, el pinar sigue en declive y no recupera su extensión pre-humana, aunque continúa presente en la zona. En el periodo histórico, el pinar casi desaparece, con una recuperación que comienza con las plantaciones de los años 50.

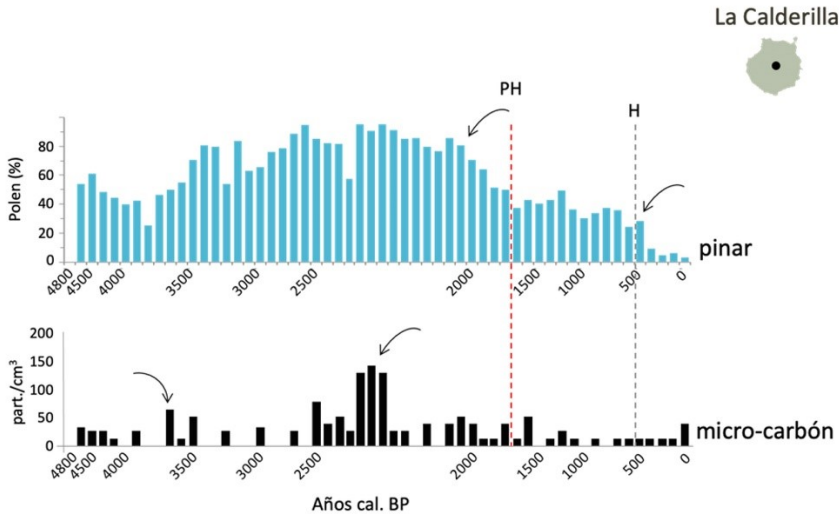


Fig. 8. Diagrama de polen y carbón de la Calderilla (Gran Canaria), representando los principales tipos de vegetación y el régimen de incendios en los últimos 4800 años (Ravazzi *et al.*, 2021). PH: periodo pre-histórico, H: periodo histórico, cal. BP: años calibrados antes de 1950.

Fuerteventura

Finalmente, en Fuerteventura, el registro abarca desde los 3600-2200 años, aunque falta la parte superior del registro, por lo que no se puede interpretar la vegetación tras la llegada de los humanos. Este registro ha proporcionado una señal pre-humana de más de 1000 años. La vegetación dominante está representada por matorrales costeros con una gran diversidad de tipos polínicos, aunque el polen está bastante degradado. Sin embargo, la señal más llamativa es la presencia de polen de pinos, sabinas, brezos y fayas, que sugiere que estos árboles estaban presentes en la isla en esa época. Estas señales comienzan a desaparecer alrededor de 3200-3000 años, probablemente en relación con una tendencia hacia la aridez que afectó a la región, contribuyendo a la reducción de los bosques de Fuerteventura antes de la llegada de los humanos.

En resumen, los resultados de estos estudios en diversas islas canarias muestran que, antes del poblamiento, los bosques respondieron a cambios climáticos significativos, y que los incendios eran recurrentes en condiciones

naturales, especialmente en zonas de pinar. Tras la llegada de los primeros pobladores, se observaron cambios en la vegetación y un aumento en la intensidad del régimen de incendios.

¿Cómo se aplica la paleoecología en la gestión ambiental?

En el campo de la gestión ambiental, el análisis de la dinámica de la vegetación del pasado aporta información valiosa y aplicable en diversos ámbitos. Al describir las comunidades vegetales en diferentes épocas, podemos establecer referencias para proyectos de restauración. Esto facilita la identificación de ecosistemas y especies que existían antes de la intervención humana, proporcionando una base para la restauración de ecosistemas.

Además, la reconstrucción del clima pasado y la respuesta de las especies a los cambios climáticos a lo largo del tiempo brindan información crucial para anticipar los efectos del cambio climático actual. Comprender cómo los ecosistemas han respondido a variaciones climáticas anteriores ayuda a prever cómo podrían reaccionar en el futuro. También, es posible reconstruir el régimen de incendios antes de la colonización y a lo largo de las distintas etapas de poblamiento para comprender la dinámica natural de incendios en los ecosistemas y cómo estos han respondido a los regímenes modificados.

El análisis de registros antiguos también permite examinar las dietas de animales del pasado, tanto de especies introducidas, como herbívoros, y evaluar su impacto en el ecosistema, como de especies nativas que se han extinguido, proporcionando una visión detallada de su ecología. Asimismo, podemos identificar la introducción y extinción de especies a lo largo del tiempo y relacionar estos eventos con las diferentes etapas de poblamiento.

Un ejemplo práctico de la aplicación de estudios paleoecológicos en la gestión de la biodiversidad, se encuentra en el Parque Nacional del Teide. Los gestores del parque necesitaban comprender la dinámica histórica de la vegetación de cumbre para enfrentar desafíos futuros de su gestión relacionados con el cambio climático, la presión de herbívoros introducidos, y los incendios. Un aspecto específico de su gestión es la posibilidad de que haya existido un bosque de cedros en la cumbre de Tenerife. Determinar su existencia y entender las causas de su desaparición puede informar el diseño de futuros proyectos de restauración. Los análisis de sondeos que se han llevado a cabo, han permitido examinar la dinámica de las comunidades vegetales y sus respuestas a la ocupación humana, el clima y el volcanismo en los últimos 3000 años.

Los estudios paleoecológicos en Canarias han contribuido a desarrollar modelos globales sobre el impacto humano en islas. Estos patrones observados no son exclusivos de Canarias; se repiten en diversas islas oceánicas, independientemente de la etapa de poblamiento. En todo el mundo, la llegada de los humanos a las islas ha provocado cambios en la vegetación y un aumento significativo en el número de especies introducidas (Nogué *et al.*, 2021, Walentowitz *et al.*, 2023).

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.
- ATOCHÉ, P. & M.C. DEL ARCO (2023). Carbono 14 y colonización protohistórica de las Islas Canarias: La importancia del contexto arqueológico en la interpretación histórica. *Anu. Estud. Atlánt.* 60: 1-24.
- BENNETT, K.D. & K.J. WILLIS (2002). Pollen. In Smol, J.P., H.J.B. Birks & W.M. Last (Eds.), *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- BIRKS, H.J.B. (2019). Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecol. Divers.* 12: 189-385.
- BIRKS, H.J.B. & H.H. BIRKS (1980). *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold. London.
- CRiado, C. (2002). *Breve e incompleta historia del antiguo lago de la ciudad de San Cristóbal de La Laguna*. Concejalía de Cultura y Patrimonio Histórico Artístico. San Cristóbal de La Laguna.
- DE NASCIMENTO, L., S. NOGUÉ, A. NARANJO-CIGALA, C. CRIADO, M. MCGLONE, E. FERNÁNDEZ-PALACIOS & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2020). Human impact and ecological changes during prehistoric settlement on the Canary Islands. *Quat. Sci. Rev.* 239: 106332.
- DE NASCIMENTO, L., S. NOGUÉ, C. CRIADO, C. RAVAZZI, R.J. WHITTAKER, K.J., WILLIS & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2016). Reconstructing Holocene vegetation on the island of Gran Canaria before and after human colonization. *Holocene* 26:113-125.
- DE NASCIMENTO, L., S. NOGUÉ, S. FERNÁNDEZ-LUGO, J. MÉNDEZ, R. OTTO, R.J. WHITTAKER, K.J. WILLIS & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2015). Modern pollen rain in Canary Island ecosystems and its implications for the interpretation of fossil records. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 214: 27-39.
- DE NASCIMENTO, L., K.J. WILLIS, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. CRIADO & R.J. WHITTAKER (2009). The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *J. Biogeogr.* 36: 499-514.
- DEL ARCO, M.C. (2021). De nuevo sobre el descubrimiento y colonización antiguos de Canarias. Reflexiones sobre aspectos teóricos y datos empíricos. *Anu. Estud. Atlánt.* 67: 1-27.

- FÖSTER, D.W., I. GÜNDÜZ, A.C. NUNES, S. GABRIEL, M.G. RAMALHINHO, M.L. MATHIAS, J. BRITTON-DAVIDIAN & J.B. SEARLE (2009). Molecular insights into the colonization and chromosomal diversification of Madeiran house mice. *Mol. Ecol.* 18: 4477-4494.
- GÜNDÜZ, I., J.C. AUFRAY, J. BRITTON-DAVIDIAN, J. CATALAN, G. GANEM, M.G. RAMALHINHO, M.L. MATHIAS & J.B. SEARLE (2001). Molecular studies on the colonization of the Madeiran archipelago by house mice. *Mol. Ecol.* 10: 2023-2029.
- ICEMAN PROJECT (2024). The Iceman. <https://www.iceman.it/en/the-iceman/>
- LAST, W.M. & J.P. SMOL (Eds.) (2002). *Tracking environmental change using lake sediments: volume 1: basin analysis, coring, and chronological techniques*. Springer.
- LINDENMAYER, D.B., G.E. LIKENS, A. ANDERSEN, D. BOWMAN, C.M. BULL, E., BURNS, C.R. DICKMAN, A.A. HOFFMANN, D.A. KEITH, M.J. LIDDELL, A.J. LOWE, D.J. METCALFE, S.R. PHINN, J. RUSSELL-SMITH, N. THURGATE & G.M. WARDLE (2012). Value of long-term ecological studies. *Austral Ecol.* 37: 745-757.
- NOGUÉ, S., L. DE NASCIMENTO, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R.J. WHITTAKER & K.J. WILLIS (2013). The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *J. Ecol.* 101: 368-377.
- NOGUÉ, S., A.M. SANTOS, H.J.B. BIRKS, S. BJÖRCK, A. CASTILLA-BELTRÁN, S. CONNOR, E.J. DE BOER, L. DE NASCIMENTO, V.A. FELDE, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C.A. FROYD, S.G. HABERLE, H. HOOGHIEMSTRA, K. LJUNG, S.J. NORDER, J. PEÑUELAS, M. PREBBLE, J. STEVENSEN, R.J. WHITTAKER, K.J. WILLIS, J.M. WILMSHURST & M.J. STEINBAUER (2021). The human dimension of biodiversity changes on islands. *Science* 372: 488-491.
- OLIVER, J.M. & A. RELANCIO (Eds.) (2007). *El descubrimiento científico de las Islas Canarias*. Fundación Canaria Orotava de Historia de la Ciencia.
- 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.
- RAVAZI, C., M. MARIANI, C. CRIADO, L. GAROZZO, A. NARANJO-CIGALA, F.J. PÉREZ-TORRADO, R. PINI, A. RODRÍGUEZ-GONZÁLEZ, S. NOGUÉ, R.J. WHITTAKER, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS & L. DE NASCIMENTO (2021). The influence of natural fire and cultural practices on island ecosystems: Insights from a 4,800 year record from Gran Canaria, Canary Islands. *J. Biogeogr.* 48: 276-290.
- RAWLENCE, N.J., D.J. LOWE, J.R. WOOD, J.M. YOUNG, G.J. CHURCHMAN, Y.T. HUANG & A. COOPER (2014). Using palaeoenvironmental DNA to reconstruct past environments: progress and prospects. *J. Quaternary Sci.* 29: 610-626.
- RULL, V., A. LARA, M.J. RUBIO-INGLES, S. GIRALT, V. GONÇALVES, P. RAPOSEIRO, A. HERNÁNDEZ, G. SÁNCHEZ-LÓPEZ, D. VÁZQUEZ-LOUREIRO, R. BAO, P. MASQUE & A. SAEZ (2017). Vegetation and landscape dynamics under natural and anthropogenic forcing on the Azores Islands: A 700-year pollen record from the Sao Miguel Island. *Quat. Sci. Rev.* 159: 155-168.
- SANTANA, J., M. DEL PINO, J. MORALES, R. FREGEL, J. HAGENBLAD, A. MORQUECHO, A. BRITO-MAYOR, P. HENRÍQUEZ, J. JIMÉNEZ, J.G. SERRANO, E.

- SÁNCHEZ-CAÑADILLAS, A.C. ORDÓÑEZ & S.-P. GILSON (2024). The chronology of the human colonization of the Canary Islands. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 121: e2302924121.
- SMOL, J.P., H.J. BIRKS & W.M. LAST (2001a) *Tracking environmental change using lake sediments: Volume 3: Terrestrial, algal, and siliceous indicators*. Springer, Netherlands.
- SMOL, J.P., H.J. BIRKS & W.M. LAST (2001b). *Tracking environmental change using lake sediments: Volume 4: Zoological indicators*. Springer, Netherlands.
- VELASCO, J., V. ALBERTO, T. DELGADO, M. MORENO, C. LECUYER & P. RICHARDIN (2020). Poblamiento, colonización y primera historia de Canarias: El C¹⁴ como paradigma. *Anu. Estud. Atlánt.* 66: 1–24.
- WALENTOWITZ, A., B. LENZNER, F. ESSL, N. STRANDBERG, A. CASTILLA-BELTRÁN, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, S. BJÖRCK, S. CONNOR, S.G. HABERLE, K. LJUNG, M. PREBBLE, J.M. WILMSHURST, C.A. FROYD, E.J. DE BOER, L. DE NASCIMENTO, M.E. EDWARDS, J. STEVENSON, C. BEIERKUHNLEIN, M.J. STEINBAUER & S. NOGUÉ (2023). Long-term trajectories of non-native vegetation on islands globally. *Ecol. Lett.* 26: 729-741.
- WILLIS K.J. & H.J.B. BIRKS (2006). What is natural? the need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science* 314: 1261-1265.
- WILLIS, K.J., L. GILLSON & T.M. BRNCIC (2004). How "Virgin" is virgin rainforest? *Science* 304: 402-403.
- WILMSHURST, J.M., A.J. ANDERSON, T.F.G. HIGHAM & T.H. WORTHY (2008). Dating the late prehistoric dispersal of Polynesians to New Zealand using the commensal Pacific rat. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105: 7676-7680.
- WOOD, J.R., J.A. ALCOVER, T.M. BLACKBURN, P. BOVER, R.P. DUNCAN, J.P. HUME, J. LOUYS, H.J.M. MEIJER, J.C. RANDO & J.M. WILMSHURST (2017). Island extinctions: processes, patterns, and potential for ecosystem restoration. *Environ. Conserv.* 44: 348-358.

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

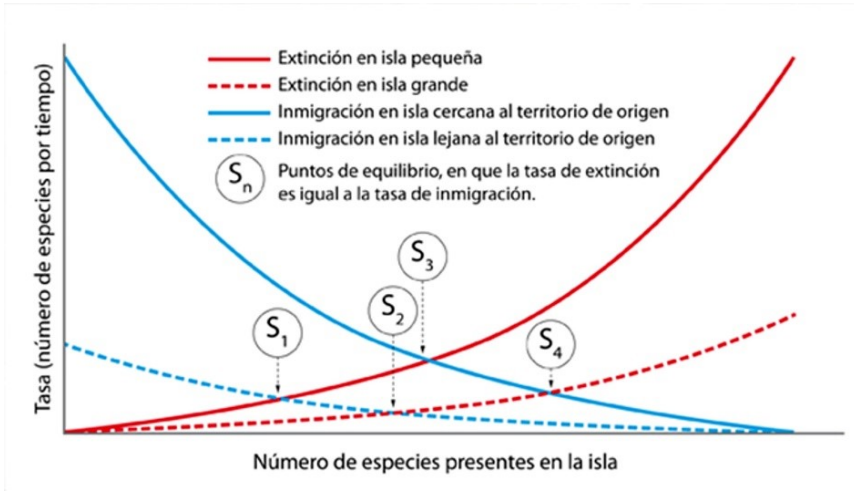


Fig. 1. Modelo de MacArthur & Wilson (1967) mostrando puntos de equilibrio de riqueza de especies insulares relacionados con las tasas de inmigración y extinción que, a su vez, dependen del aislamiento y del tamaño de la isla. Fuente: <https://blog.creaf.cat/es/conocimiento/paraisos-perdidos>.

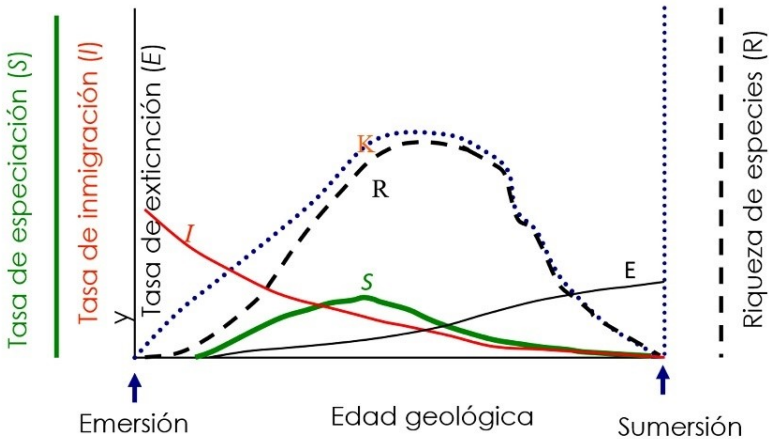


Fig. 2. Modelo biogeográfico de la ontogenia de una isla oceánica (Whittaker *et al.*, 2008). Cambios de la riqueza de especies y de las tasas de especiación, inmigración y extinción a lo largo de la historia geológica de la isla desde la emersión hasta su sumersión. K = Capacidad de carga de la isla.

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) propulsaron 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).

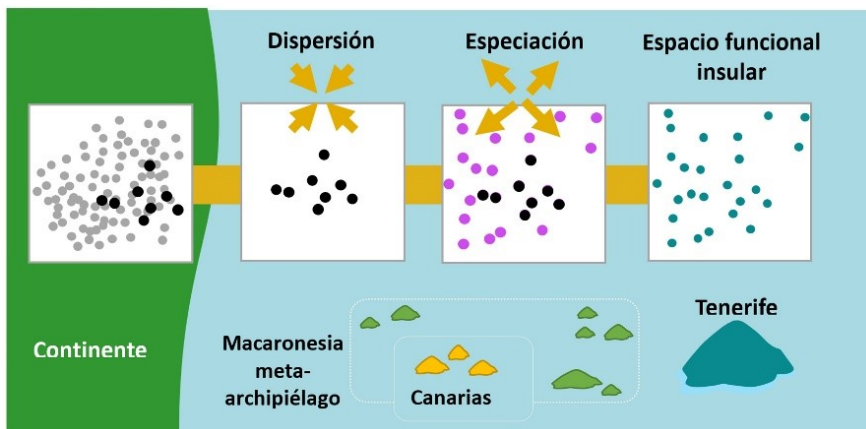


Fig. 3. Hipótesis de trabajo: los diferentes filtros en el poblamiento insular, especialmente el filtro de dispersión, limitan la diversidad funcional en una isla, mientras que los procesos evolutivos como la especiación aumentan el espacio funcional insular con la generación de nuevos rasgos. Fuente: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

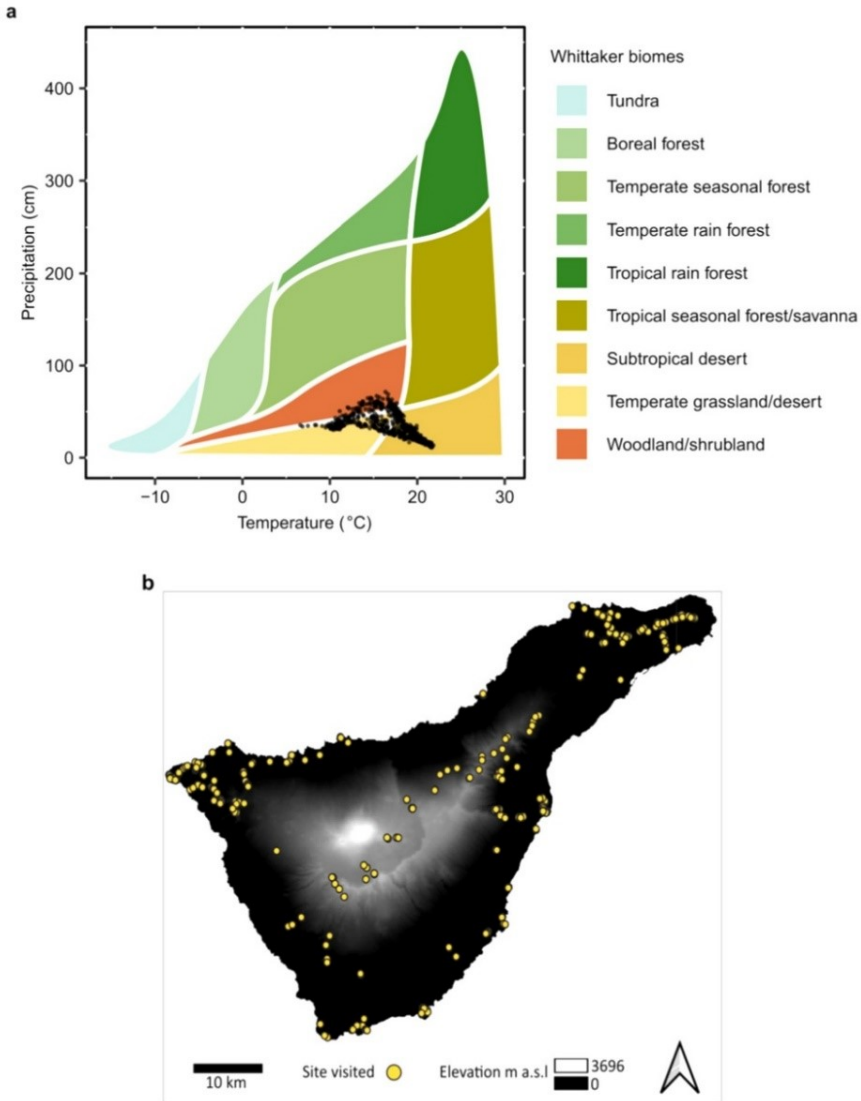


Fig. 4. a) Ubicación de la isla de Tenerife en un espacio climático (temperatura y precipitación media anual), representando los principales biomas del mundo de Whittaker. b) Localización de los 500 sitios de muestreo de los rasgos funcionales de plantas nativas en Tenerife. Fuente: Barajas Barbosa *et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

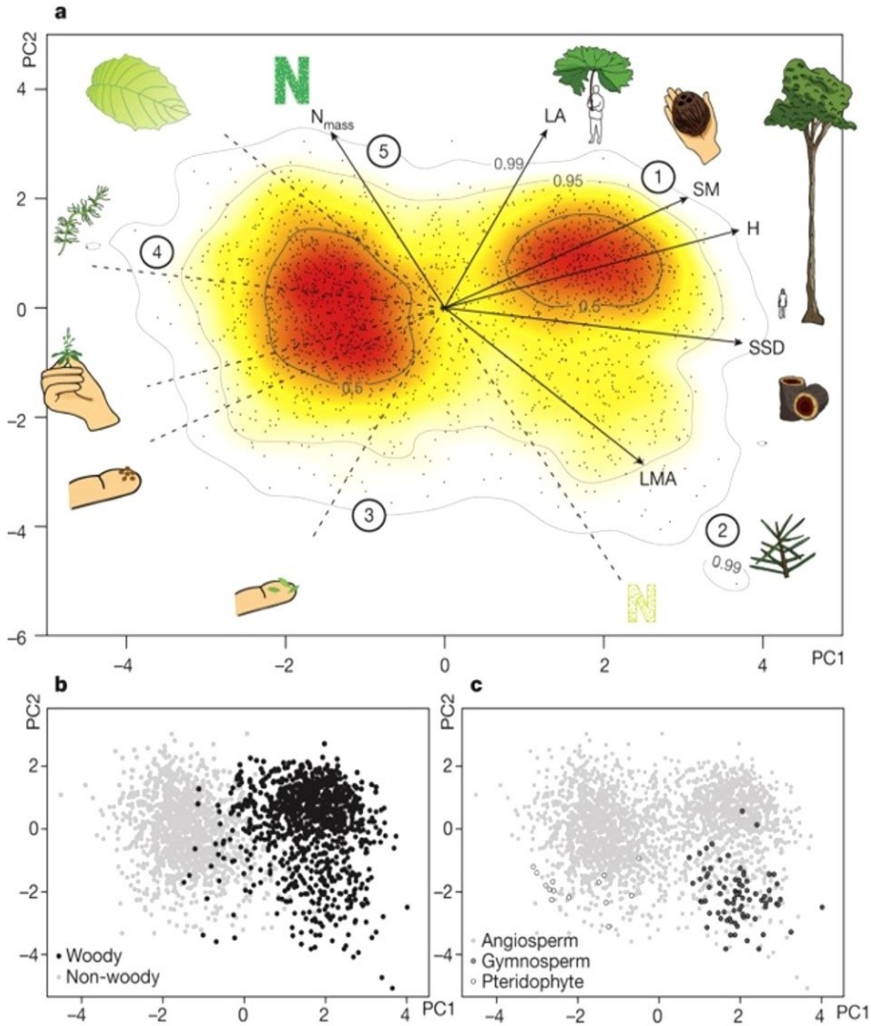


Fig. 5. Proyecciones de las dos primeras dimensiones de un análisis de componentes principales (PCA) de seis rasgos funcionales de plantas a nivel global. Las abreviaciones siguen las de la tabla 2. a) distribución de las especies según la combinación de seis rasgos funcionales, b) distribución de las 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).

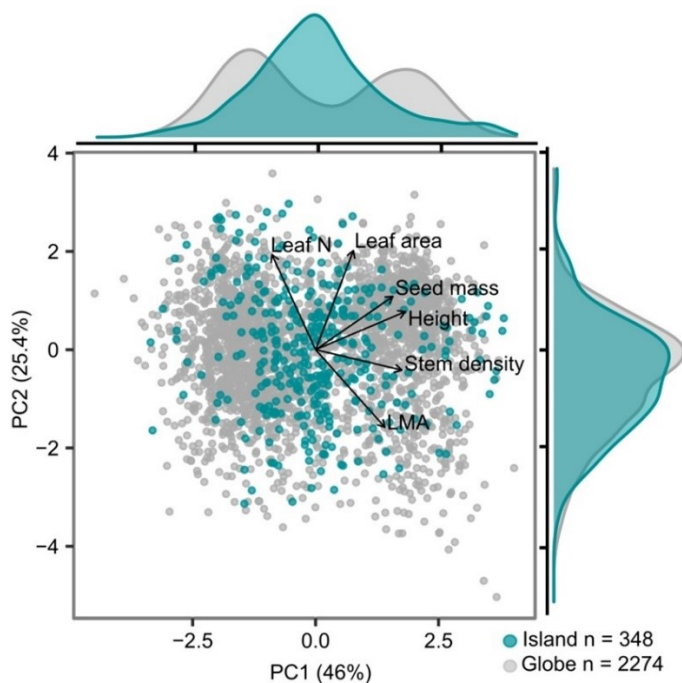


Fig. 6. Comparación del espectro global de plantas representadas por la combinación de seis rasgos funcionales (color gris) con el espacio funcional de las plantas nativas de Tenerife (color turquesa). Fuente: Barajas Barbosa *et al.*, 2023.

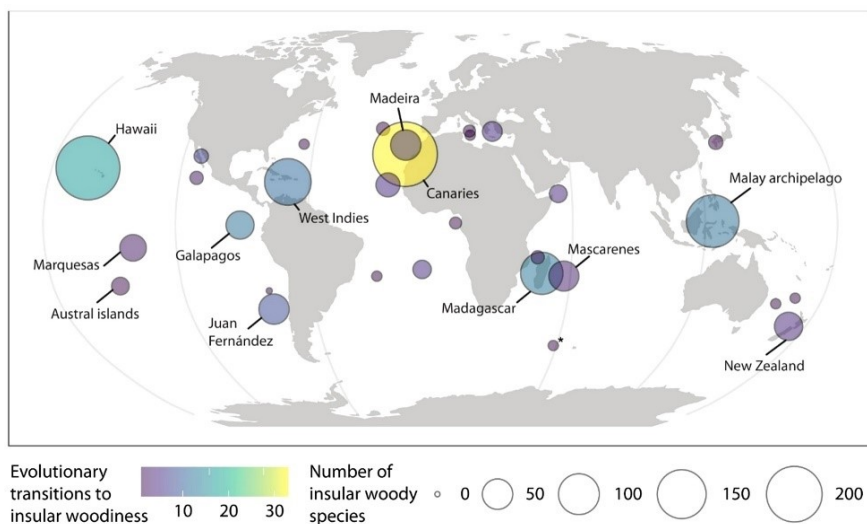


Fig. 7. Síndrome de lignificación secundaria («*island woodiness*») a nivel global (número de transiciones evolutivas hacia lignificación insular). Fuente: Zizka *et al.*, 2022.



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).

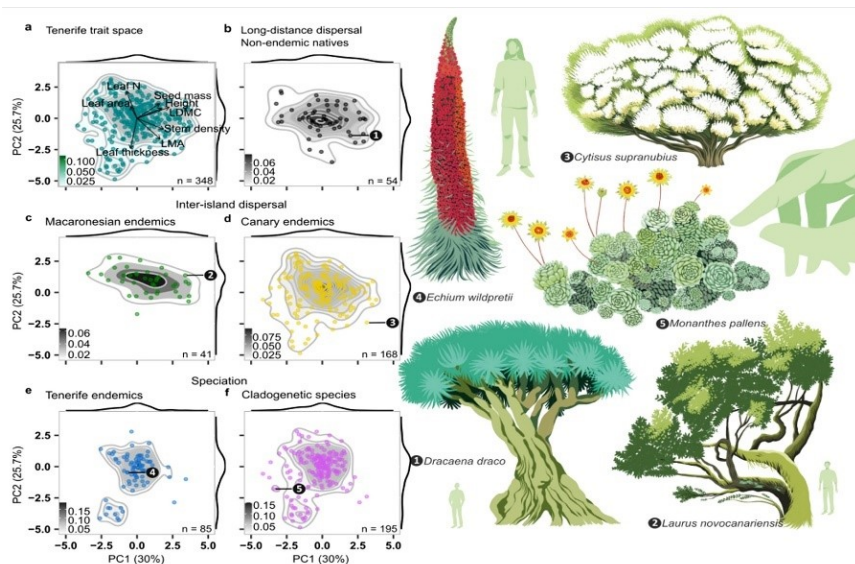


Fig. 9. Espacio funcional según los diferentes grupos corológicos de especies endémicas/nativas. a) espacios de todas las plantas de Tenerife, b) especies nativas no-endémicas, c) endemismos macaronésicos, d) endemismos canarios, e) endemismos tinerfeños, y f) especies resultado de diversificación *in-situ* (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

(Westoby & Wright, 2006). En este contexto, se ha descrito un gradiente de variación o *continuum* de rasgos funcionales que expresa la estrategia ecológica relacionada con la explotación de recursos de la especie, y que varía entre una estrategia adquisitiva y una estrategia conservadora (Díaz *et al.*, 2016).

Estas estrategias se basan en un equilibrio de coste-beneficio en la inversión de carbono en los tejidos para obtener los recursos necesarios. Plantas con una estrategia adquisitiva generalmente tienen hojas con valores bajos en rasgos como biomasa seca por unidad de área foliar (LMA) o contenido foliar de carbono (C) y valores altos para los rasgos como área foliar (LA) y contenido foliar de nitrógeno (N). Así, producen de forma rápida material (hojas en este caso) de bajo coste en carbono que les permite tener una capacidad fotosintética alta gracias al elevado contenido en N y a su área foliar, mientras presentan un tiempo de vida corto (Wright *et al.*, 2004) y una mayor exposición a los herbívoros y a estrés abiótico, como las sequías. Sin embargo, gracias a las condiciones ambientales favorables en las que se encuentran, se pueden permitir una alta productividad de hojas que reemplace a las que pierden. En el otro extremo, las plantas con estrategia conservadora muestran la tendencia opuesta (Fig. 10).

La primera estrategia (adquisitiva) es típica de especies ruderales o pioneras que dominan en la primera fase de la sucesión ecológica o en condiciones ambientales favorables. Estas especies son capaces de explotar rápidamente los recursos existentes y reproducirse. La segunda estrategia (conservadora) domina en comunidades maduras, especialmente en condiciones de estrés ambiental, donde las especies crecen y se reproducen más lentamente.

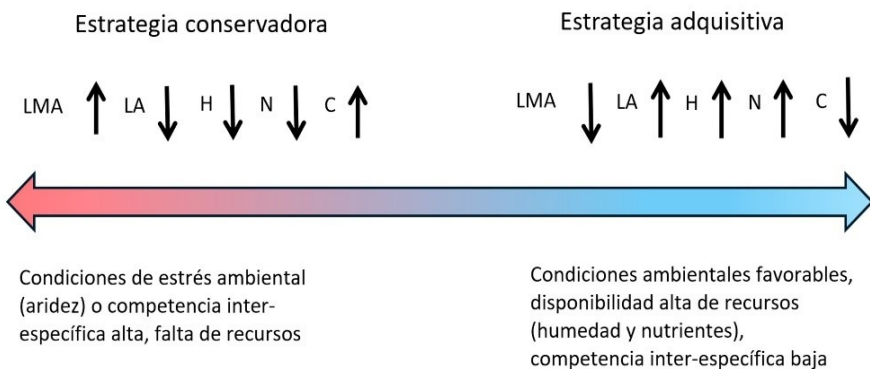


Fig. 10. Dimensión de estrategias ecológicas de plantas a lo largo del *continuum* entre estrategia adquisitiva y estrategia conservadora con los rasgos funcional correspondientes. Abreviaciones en el texto. Fuente: Elaboración propia.

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).

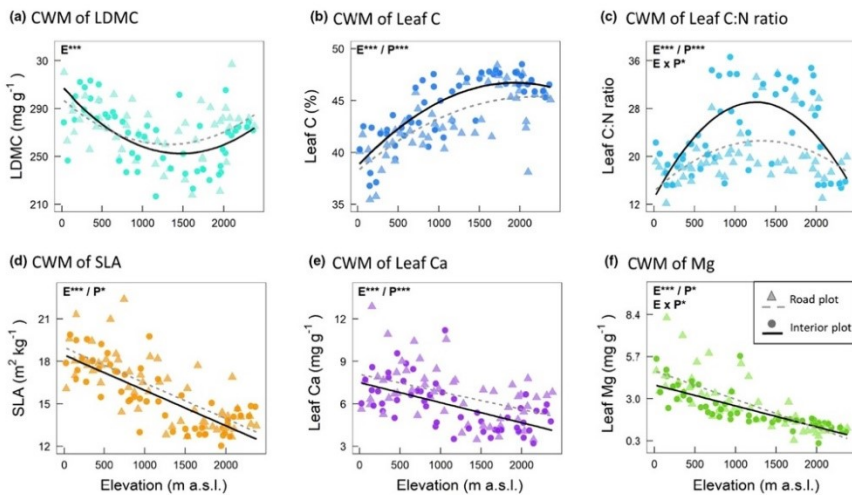


Fig. 11. Variación de los rasgos funcionales en comunidades vegetales de borde de carreteras (*road plot*) y comunidades maduras adyacentes (*interior plot*) según la elevación en Tenerife. CWM = media ponderada del rasgo de la comunidad. Fuente: Ratier Bakes *et al.*, 2023.

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).

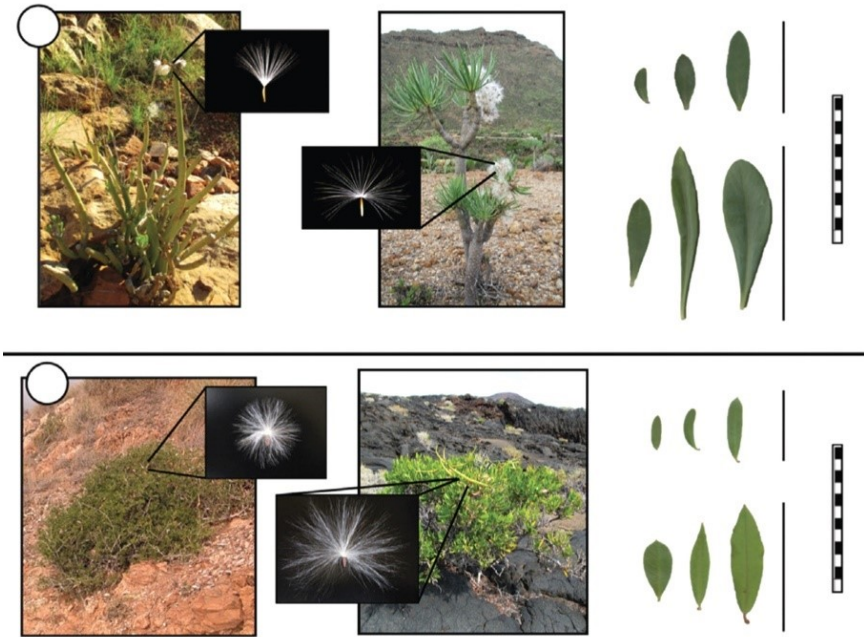


Fig. 12. Variación de las diásporas y del tamaño de las hojas observada en condiciones de campo de los pares de especies entre el continente y las islas canarias. *Kleinia anteuphorbium* – *K. neriifolia* (arriba), *Periploca angustifolia* – *P. laevigata* (abajo). Fuente: García-Verdugo *et al.*, 2017.

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).

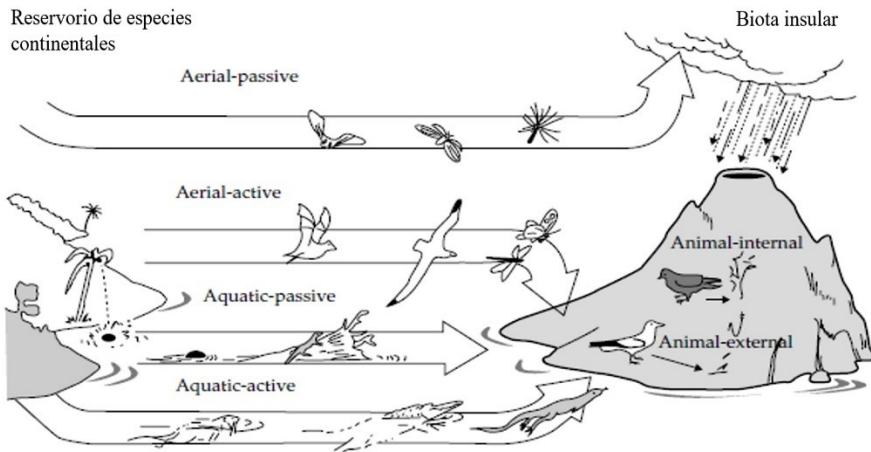


Fig. 13. Formas de dispersión para arribar a una isla oceánica. Dispersión aérea-activa, aérea-pasiva, acuática-activa y acuática-pasiva. Fuente: Aguilera *et al.*, 1994.

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, zocoria 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.

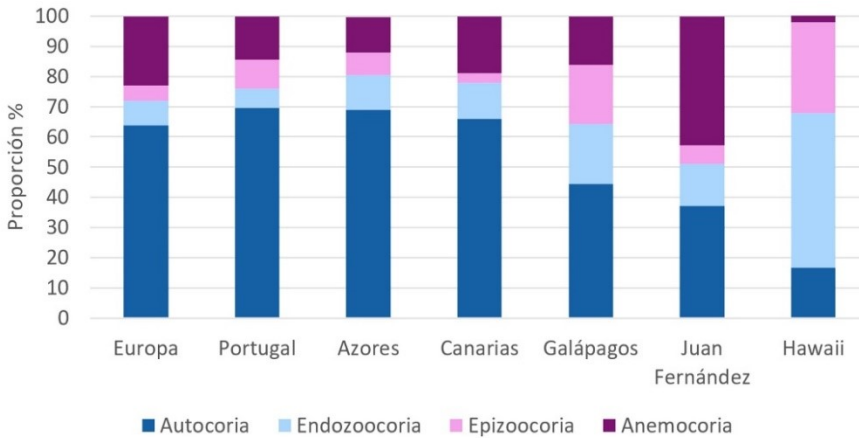


Fig. 14 Modos de dispersión de plantas en islas oceánicas comparado con los del continente europeo. Por falta de información no se ha incluido la hidrocoria. Fuente: Whittaker *et al.*, 2023 y elaboración propia.

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.

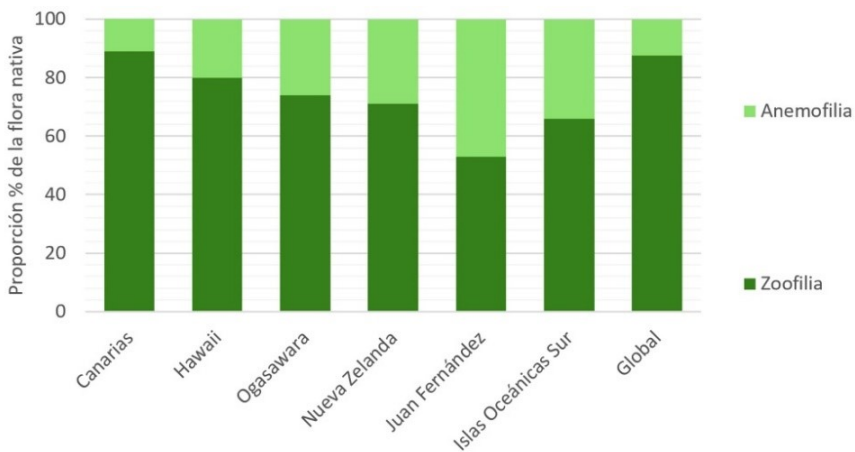


Fig. 15. Modos de polinización de plantas en islas oceánicas comparado con la situación global. Fuente: Whittaker *et al.*, 2023; Lord, 2015; y elaboración propia.

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.

4. Colapso de las interacciones entre plantas y vertebrados que consumen sus frutos en el Parque Nacional del Teide

**Manuel Nogales¹, Sara Beatriz Mendes²,
Beatriz Rumeu³, Patricia Marrero^{1,4}, Javier Romero¹,
María Guerrero-Campos^{1,4}, Ángel Mallorquín¹,
Omar Trujillo¹, Carlos Sánchez¹ y Pablo Vargas⁴**

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

² *Centre for Functional Ecology, Department of Life Sciences,
University of Coimbra, Coimbra, Portugal.*

³ *Departamento de Biología–INMAR, Universidad de Cádiz,
Puerto Real, España.*

⁴ *Real Jardín Botánico de Madrid (RJB-CSIC), Madrid, España.*

*Una de las principales consecuencias ecológicas del declive de la biodiversidad es la pérdida de interacciones mutualistas tales como la dispersión de semillas. Tras casi 2000 años de uso humano intensivo del bosque de cedro canario (*Juniperus cedrus*) en el Parque Nacional del Teide (cumbre de Tenerife, islas Canarias), esta formación se encuentra actualmente muy fragmentada y relegada a zonas de difícil acceso. Además, los profundos cambios medioambientales sufridos por este hábitat podrían haber causado la rarefacción o casi extinción de la cohorte de los escasos frugívoros que se encuentran en la zona. Aquí pretendemos evaluar la hipótesis de que la red de interacciones entre plantas endozoócoras y vertebrados frugívoros en este ecosistema de alta montaña está actualmente depauperada. Las observaciones*

directas realizadas en las seis únicas especies de fruto carnoso (Becomia exstipulata, Ephedra nebrodensis, Juniperus cedrus, Aria edulis, Rhamnus integrifolia y Rosa cannadas-teydensis) y el análisis de los excrementos y egagrópilas colectadas en el campo, mostraron que a pesar de que estas especies vegetales son escasas y sus poblaciones dispersas, todas ellas están conectadas en la red ecológica. Desde el punto de vista de la conservación, la escasez que muestran en el Parque las seis especies endozoócoras que hemos estudiado implica que cuatro de ellas exhiben un estado vulnerable de conservación. Por ello, para prevenir que el sistema de dispersión de semillas colapse ecológicamente, resulta de suma importancia la urgente regeneración del antiguo cedral canario (así como de las especies de fruto carnoso acompañantes) de Las Cañadas del Teide, simultáneamente con la recuperación de los gremios de frugívoros autóctonos.

Mutualismo, dispersión de semillas y conservación

Las interacciones mutualistas entre animales y plantas proporcionan servicios ecosistémicos esenciales para la dinámica y el funcionamiento de las comunidades naturales (Traveset *et al.*, 2014). Entre estos mutualismos, la dispersión de semillas destaca como una fase fundamental en la historia natural de muchas plantas (Howe & Smallwood, 1982). La dispersión de semillas influye en la regeneración, en la estructura genética y en la distribución espacial de las poblaciones, modulando así la composición y estructura de los ecosistemas (Wang & Smith, 2002; Traveset *et al.*, 2014). Este fue el tema que presentamos en el Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias en el ciclo «Islas. Espléndidos laboratorios naturales» (Afonso-Carrillo, 2024).

Los distintos motores del cambio global pueden perturbar los procesos naturales de la dispersión de semillas, alterando así la dinámica de los ecosistemas (Rogers *et al.*, 2017; Donoso *et al.*, 2022). Por ejemplo, la degradación del hábitat ha provocado el declive de las poblaciones de plantas y animales e incluso la extinción de frugívoros (animales que se alimentan de frutos) de mediana y gran talla en todo el mundo (Pérez-Méndez *et al.*, 2016; Galetti *et al.*, 2021). Cuando estos descensos poblacionales y extinciones locales implican la pérdida de dispersores de semillas, el reclutamiento y la regeneración de las plantas pueden verse perjudicados debido a los efectos negativos en cascada sobre las poblaciones vegetales (Farwig & Berens, 2012; Rogers *et al.*, 2021; Teixido *et al.*, 2022). Tales impactos se producen sobre todo cuando el resto de frugívoros no reemplazan los servicios de dispersión de semillas proporcionados por la especie

funcionalmente extinta (Gawell *et al.*, 2023) (véase también «*Cryptic function loss*» sensu McConkey & O'Farrill, 2015).

Las islas, especialmente las que no han estado en contacto con el continente (islas oceánicas), son altamente vulnerables a las perturbaciones (Vargas, 2012). Uno de los factores más importantes es la pérdida de dispersores, debido a que sus comunidades simplificadas están compuestas muchas veces por pequeñas poblaciones y endemismos muy locales (ej., Paulay, 1994; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010; Rumeu *et al.*, 2017). Las islas Canarias son un buen ejemplo de esta vulnerabilidad, puesto que han estado sometidas a actividades humanas desde hace al menos 1800 años (Morales *et al.*, 2023), es decir desde el asentamiento de poblaciones procedentes del noroeste de África (Fregel *et al.*, 2019; Serrano *et al.*, 2023). La presión antropogénica se intensificó a partir del siglo XV con la colonización por parte de los europeos, provocando un aumento progresivo de la población humana (Castilla-Beltrán *et al.*, 2021) hasta los niveles actuales en los que se superan los dos millones de residentes.

Tal y como revelan los registros fósiles, esta presión antropogénica es responsable de la extinción de varias especies de vertebrados de gran talla, algunas de las cuales podrían haber desempeñado un papel importante como dispersores de semillas. Por ejemplo, el lagarto gigante *Gallotia goliath* en Tenerife y El Hierro (Maca-Meyer *et al.*, 2003; Palacios-García *et al.*, 2021, respectivamente), la chova piquirroja *Pyrrhocorax pyrrhocorax* al menos en Tenerife y La Gomera (sobreviviendo actualmente sólo en La Palma), y la chova piquigualda *P. graculus* en las dos únicas islas con hábitats de alta montaña: Tenerife y La Palma (Rando, 2007; Sánchez-Marco, 2010). Además, las extinciones locales de otros lagartos de gran tamaño del género *Gallotia* (Barahona *et al.*, 2000) han desencadenado un proceso selectivo de reducción de tamaño de fruto con profundas consecuencias ecológicas para al menos una especie vegetal, la leña buena *Cneorum pulverulentum*, que tiene dispersión eminentemente saurócora (Pérez-Méndez *et al.*, 2016, 2018). Esta presión selectiva hacia frutos de menor tamaño podría haber sido ejercida también por las aves, además de los lagartos. De hecho, el declive poblacional o la extinción local de aves de mediano y gran talla podría haber ocurrido, presumiblemente, en todo el archipiélago (Morales *et al.*, 2009; Illera *et al.*, 2012). Este empobrecimiento de dispersores potenciales de semillas habría comprometido la regeneración de angiospermas y gimnospermas que producen frutos carnosos, especialmente en los frágiles ecosistemas de la alta montaña.

El Parque Nacional del Teide está entre los cinco más visitados anualmente del mundo. Tenerife es la isla más grande (2036 km²) y la más alta del archipiélago canario, con una altitud que alcanza los 3715 m s.n.m. en la cima del estratovolcán del Teide. Los aborígenes (guanches) ocuparon la zona entre los siglos V y XVII modelando extensivamente el paisaje de

alta montaña de Tenerife (Arnay de la Rosa *et al.*, 2018; Morales *et al.*, 2021), aclarando o desbrozando mediante el pastoreo intensivo de cabras en libertad y el uso estacional del fuego (de Nascimento *et al.*, 2009; Morales *et al.*, 2009; Machado & Galván, 2012). Cuando se establecieron los colonos europeos en Tenerife, el aprovechamiento de los recursos forestales constituyó la principal actividad económica. Los árboles se talaban para la agricultura y para obtener leña que se utilizaba en los ingenios azucareros, en la fabricación de brea de pino y como combustible doméstico, así como para proporcionar madera para la construcción de barcos y viviendas (Quirantes *et al.*, 2011). Además, hasta el siglo XIX, las altas cumbres montañosas eran una vía de comunicación fundamental entre las vertientes opuestas de la isla. Los productos locales y otras mercancías se transportaban a lomos de grandes herbívoros introducidos como bueyes, caballos, mulos, burros o camellos (Núñez & Arnay de la Rosa, 2003). El impacto sobre la flora de la cumbre que ha ejercido el pastoreo estacional de cabras y ovejas, la introducción del conejo y, más recientemente, del muflón, es altamente significativo (Nogales *et al.*, 2006). Estos dramáticos cambios ambientales, junto con la importancia de preservar la flora y fauna únicas en los ecosistemas de alta montaña de las islas macaronésicas, contribuyeron a la declaración del Parque Nacional del Teide en 1954 (González Lemus *et al.*, 2009).

Actualmente, la vegetación del ecosistema de la alta montaña está dominada por un matorral de cumbre que se extiende desde los ≈ 2000 m hasta los 3000 m s.n.m. (Fernández-Palacios & de Nicolás, 1995). La única especie arbórea relativamente abundante de forma natural a esta altitud es el cedro canario *Juniperus cedrus*, actualmente presente en poblaciones fragmentadas y restringidas principalmente a zonas escarpadas del Parque Nacional. No obstante, la presencia de esta especie por encima del pinar de *Pinus canariensis* (≈ 1800 -2000 m s.n.m.) llevó a Höllermann (1978), Leuschner (1996) y Francisco-Ortega *et al.* (2009) a sugerir la existencia en el pasado de un cedral de alta montaña (véase Del Arco Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018). Recientes estudios dendrocronológicos apoyan esta hipótesis, estimando que algunos individuos antiguos de *J. cedrus* que prosperan en lugares inaccesibles tienen unos 1400 años, mientras que los individuos más jóvenes se localizan predominantemente en zonas más accesibles (García-Cervigón, 2019; Sangüesa-Barreda *et al.*, 2022), sugiriendo que esta distribución responde a causas antropogénicas (Figs 1 y 2).

Recientemente, se descubrió un mutualismo de dispersión de semillas desconocido entre el cedro canario y el mirlo capiblanco *Turdus torquatus* (véase Rumeu *et al.*, 2009a, 2011a), lo que puso de relieve el papel fundamental de esta especie arbórea en el sistema de dispersión de semillas de la alta montaña. Además, Nogales *et al.* (2014) reforzaron la hipótesis de un óptimo ecológico (clímax) formado por un bosque abierto de *J. cedrus* en

la cumbre de Tenerife. Esta formación sería comparable con los bosques abiertos de otros enebros de alta montaña de la Península Ibérica, Norte de África (Atlas) y Oriente Medio. De hecho, en todo el mundo, la importancia ecológica de estas formaciones vegetales es indiscutible. Sustentan una gran diversidad de especies animales (ej., Bombaci & Pejchar, 2016), y sus gálbulos o «semillas carnosas» son un atractivo recurso para diversos gremios de frugívoros (ej., Adams & Thornburg, 2010; Dimitri *et al.*, 2017). En particular, la reducción de los bosques de cedros canarios se ha relacionado con la alteración y el declive a largo plazo de las comunidades de aves (Crow & Van Riper, 2010; Bombaci & Pejchar, 2016; Gallo & Pejchar, 2017).



Fig. 1. El cedro canario *Juniperus cedrus* es la única especie arbórea que en la actualidad está presente en el Parque Nacional del Teide, pero con poblaciones fragmentadas y restringidas a zonas escarpadas (Foto Beatriz Rumeu).

Los enfoques clásicos de conservación centrados en preservar las especies raras en lugar de su importancia ecológica funcional han demostrado ser inadecuados para mantener la integridad de los ecosistemas (Harvey *et al.*, 2017). Por lo tanto, proteger las interacciones bióticas se ha convertido en algo esencial, ya que sustentan los ecosistemas naturales en su conjunto (Tylianakis *et al.*, 2010; Valiente-Banuet *et al.*, 2015). De hecho, las interacciones bióticas se están perdiendo a un ritmo muy elevado,

precediendo con frecuencia a las extinciones locales de especies (Valiente-Banuet *et al.*, 2015). En las últimas décadas, el análisis de las redes de interacciones bióticas se ha revelado como una valiosa herramienta para profundizar en nuestra comprensión sobre la complejidad de los ecosistemas naturales y fomentar su conservación. Esta aproximación contempla tanto a las especies como a sus interacciones, proporcionando una perspectiva más integradora sobre las comunidades ecológicas (Heleno *et al.*, 2014; Harvey *et al.*, 2017).



Fig. 2. Algunos individuos de cedro canario habitan en zonas escarpadas de muy difícil acceso del Parque Nacional (Foto Beatriz Rumeu).

En este trabajo planteamos la siguiente hipótesis: la intensa degradación antrópica de un bosque de cedros previamente existente ha producido un colapso de las interacciones frugívoras y la subsecuente dispersión de semillas. Una aproximación que permite comprobar esta hipótesis es el análisis de las interacciones entre las aves frugívoras y aquellas especies que producen frutos carnosos en las cumbres de Tenerife. Esta degradación del sistema de dispersión de semillas ha debido afectar tanto a la regeneración del cedro canario como a otras especies acompañantes de frutos carnosos, dando lugar a sus pequeñas y dispersas poblaciones actuales. Nuestro objetivo es arrojar luz sobre el sistema de dispersión de semillas de todas las especies endémicas y autóctonas que producen frutos carnosos en la alta montaña de Tenerife, así como realizar una evaluación de la restauración de hábitats basada en la red mutualista. Esta información será clave para ayudar

a preservar la funcionalidad de las interacciones planta-frugívoro, al tiempo que por su novedad representa una contribución que servirá de referencia para otros ecosistemas de alta montaña del mundo. Nos hemos planteado como principales objetivos los siguientes: (a) estudiar el estado de conservación de las plantas con frutos carnosos en el ecosistema de alta montaña; (b) evaluar la fenología de fructificación de estas especies; (c) ensamblar la red actual planta-frugívoro de la alta montaña tinerfeña; (d) identificar los dispersores clave responsables del funcionamiento actual de los sistemas de dispersión de semillas de la alta montaña; y (e) reconstruir una red de interacciones, potencialmente perdidas, que pueda ser utilizada para guiar a los gestores ambientales en futuros proyectos de restauración.

Estudiando interacciones planta-frugívoro

Área de estudio

Nuestro estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional del Teide (Fig. 3) dentro de la zona de la alta montaña de Tenerife (islas Canarias), una isla volcánica situada a unos 300 km de la costa noroeste de África. El vulcanismo en Tenerife abarca al menos los últimos 12 millones de años (Guillou *et al.*, 2004, ver información volcánica general en Carracedo *et al.*, 2007), siendo la última erupción en 1909 (Di Roberto *et al.*, 2016). Tenerife es la isla con mayor diversidad ambiental del archipiélago canario, estando representados los cinco biomas principales: matorral costero del cardonal-tabaibal, matorral y bosque termófilo, bosque de la laurisilva, pinar canario y matorral de alta montaña.

La temperatura media aproximada en esta zona oscila entre 7-12,7°C (rango: -8 a 15°C), y las precipitaciones se sitúan entre 350-500 mm (Marzol Jaén, 1988). La vegetación comprende un matorral de leguminosas de altura en una franja comprendida aproximadamente entre los 2000-3000 m s.n.m. (matorral de retamas meso a oromediterráneo), donde dominan unas pocas especies como la retama del Teide *Cytisus supranubius*, hierba pajonera *Descurainia bourgaeana*, codeso de cumbre *Adenocarpus viscosus* y rosalito de cumbre *Pterocephalus lasiospermus* casi hasta la cumbre (Del Arco Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018). Las especies de fruto carnoso son escasas (sólo seis especies: rosalito del guanche *Bencomia exstipulata*, tepopote *Ephedra nebrodensis*, cedro *J. cedrus*, moralito *Rhamnus integrifolia*, rosál silvestre *Rosa cannadas-teydenis* y peralillo de cumbre *Aria edulis*). Para la taxonomía de las plantas, hemos seguido *Plants of the World 2023* (www.science.kew.org), excepto para el taxón de rosa descrito recientemente (Vargas & Luceño Garcés, 2024).

Las poblaciones naturales de las seis especies con fruto carnoso se distribuyen a menudo en zonas escarpadas de difícil acceso (Fig. 3), donde

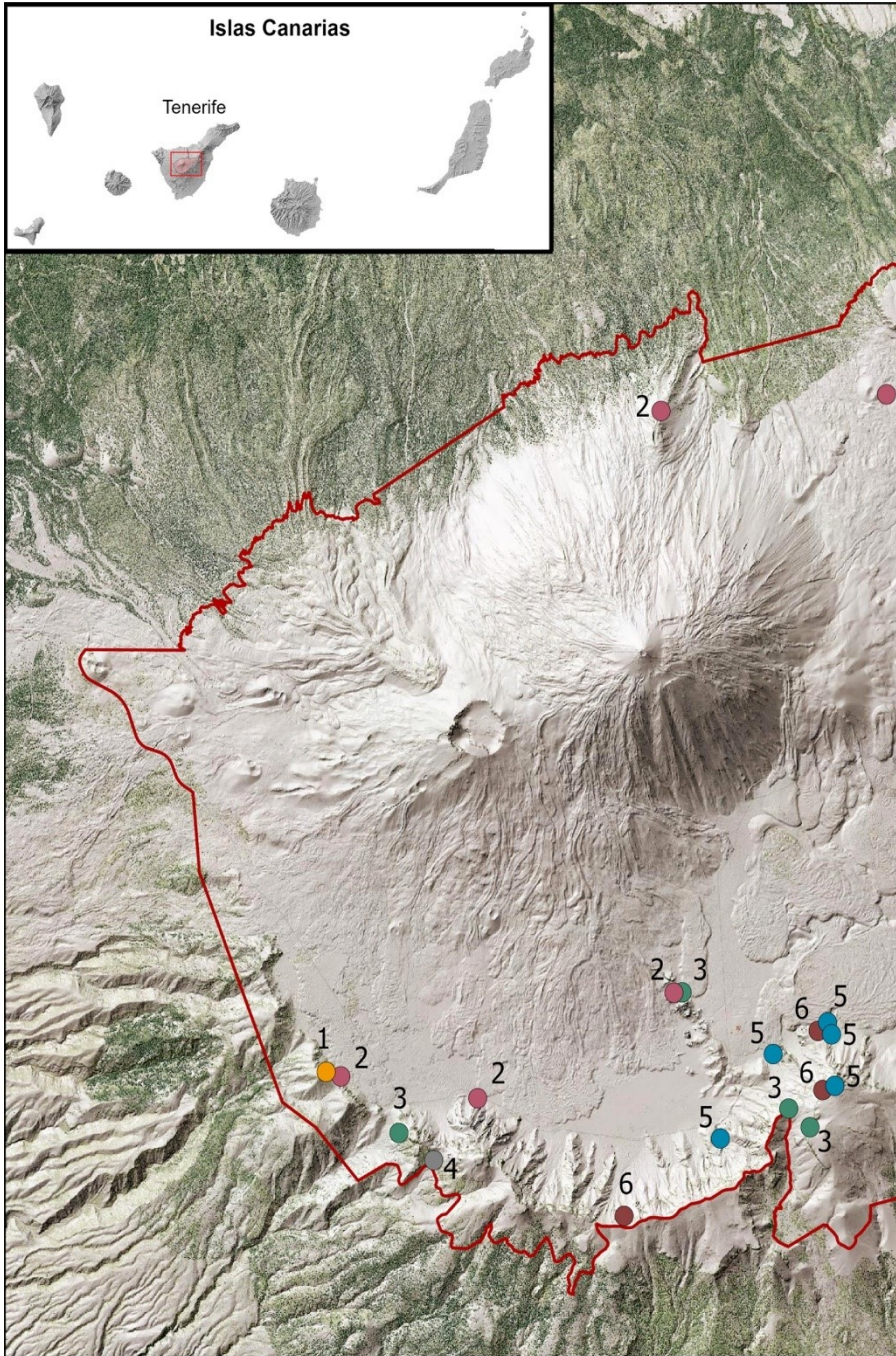
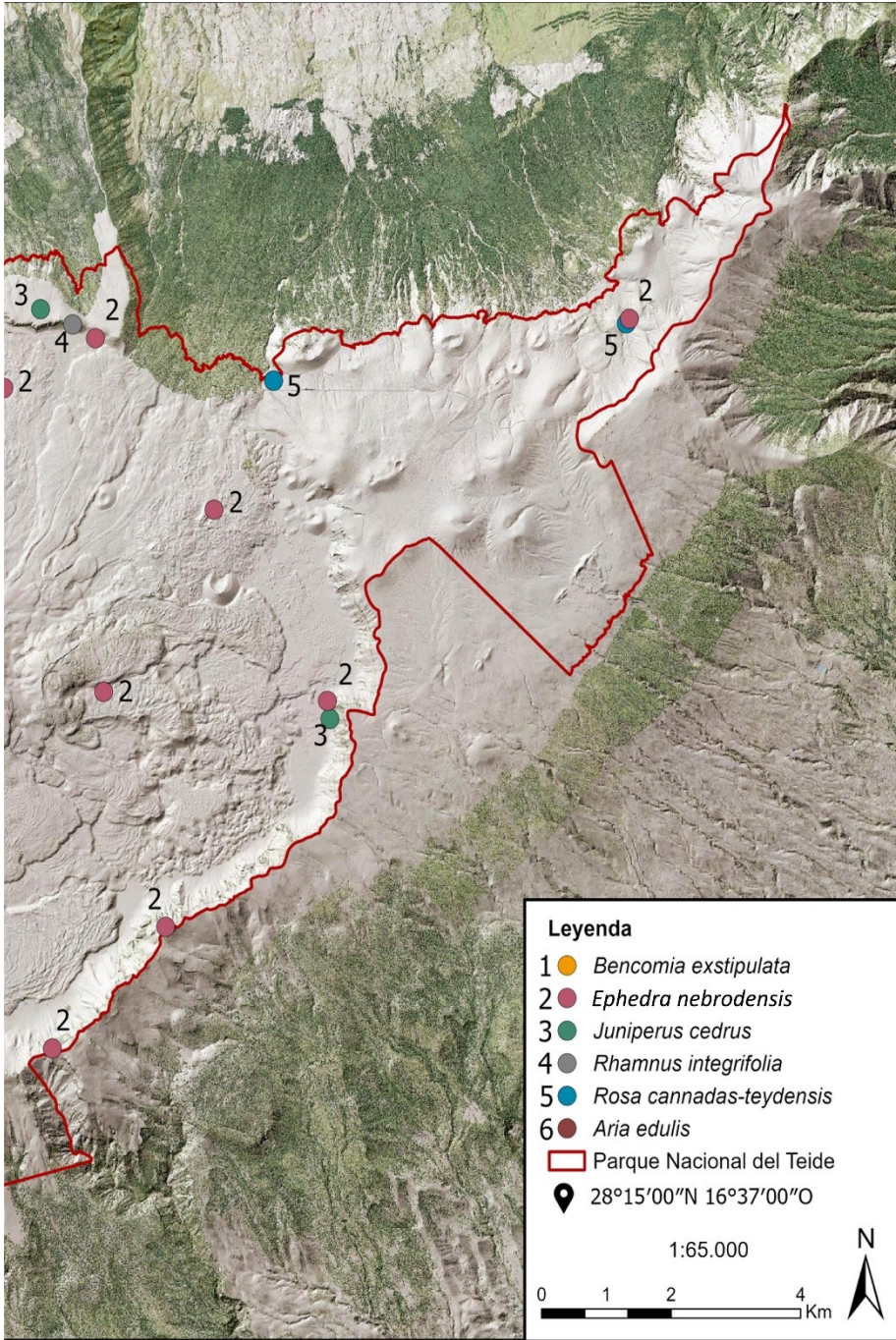


Fig. 3. Distribución espacial de las especies de plantas que producen frutos carnosos en el Parque Nacional del Teide (isla de Tenerife). En el caso de *Juniperus cedrus* y *Rhamnus integrifolia*, sólo se indican sus poblaciones principales.



han podido permanecer relativamente a salvo de las perturbaciones. En la actualidad, los dos principales vertebrados frugívoros del Parque Nacional del Teide son el lagarto endémico *Gallotia galloti* (cuya actividad como dispersor de semillas destaca durante los meses más cálidos; ver también Valido, 1999) y el invernante mirlo capiblanco *T. torquatus* (Rumeu *et al.*, 2009a, 2011a). Otras aves frugívoras residentes, aunque menos abundantes, son el mirlo común *Turdus merula* y el petirrojo *Erithacus superbus* (Rumeu *et al.*, 2011a). También se ha documentado la dispersión secundaria de semillas por cernícalos (*Falco tinnunculus*), que depredan activamente sobre lagartos (Padilla *et al.*, 2012). Además, el escaso cuervo autóctono (*Corvus corax*) ha sido un dispersor de semillas clave para muchas especies de frutos carnosos en Canarias (Nogales *et al.*, 1990), pero dejó de criar en las montañas más altas de Tenerife en la década de 1990 (Martín & Lorenzo, 2001). Otras dos especies de aves, el pinzón azul (*Fringilla teydea*) y el herrerillo (*Cyanistes teneriffae*), consumen gálbulos de cedro canario, el primero depredando las semillas (Rumeu *et al.*, 2011a) y, el segundo, ingiriendo la pulpa (obs. pers.). Para la taxonomía de los animales frugívoros, véase Arechavaleta *et al.* (2010) y las actualizaciones en Biota Canarias (www.biodiversidadcanarias.es/biota/).

Biología del cedro canario

Se trata de una conífera dioica (sexos en plantas separadas) y los ejemplares femeninos producen semillas en «gálbulos» carnosos y globosos funcionalmente análogos a los frutos de las angiospermas (Fig. 4). Mientras que el polen es dispersado por el viento, la diseminación de las semillas está mediada por animales frugívoros que ingieren los gálbulos para alimentarse de su pulpa. Los gálbulos maduran después de dos años y pueden permanecer en el árbol durante un largo periodo de tiempo, manteniéndose así disponibles para los animales frugívoros durante todo el año (Rumeu *et al.*, 2009b). Cada gábululo puede contener entre 1-4 semillas (media: $2,41 \pm 0,69$), siendo más probable que las semillas más pesadas sean viables y produzcan con éxito un individuo adulto (Rumeu *et al.*, 2009b). En ambientes continentales, las aves y algunos mamíferos son los principales dispersores de semillas de las especies de *Juniperus* (ej., Jordano, 1993; García, 2001). En Canarias, sin embargo, los mamíferos no juegan un papel relevante y el consumo de gálbulos depende principalmente de lagartos y aves (Rumeu *et al.*, 2011a).

Tamaño de población y estado de conservación de las especies vegetales

Los tamaños poblacionales de cada especie vegetal fueron estimados mediante prospección directa de las poblaciones citadas en la bibliografía,

así como de nuestra propia experiencia durante el trabajo de campo. La comunicación personal con agentes forestales y otros colegas naturalistas también fue clave para prospectar a la mayoría de los individuos distribuidos en la zona de estudio.

Para cada especie de fruto carnoso, obtuvimos su estado de conservación a nivel europeo de la Lista Roja 2022 de la IUCN (www.iucnredlist.org). Además, también compilamos su estado de conservación regional y nacional a partir de las Listas Rojas (véanse las referencias en la tabla 1). En el caso de *Rosa canadas-teydensis*, esta información se basa en nuestra propia experiencia. Dado que se trata de un taxón recientemente descrito, su estatus de conservación aún no ha sido evaluado e incluido en estos listados.



Fig. 4. El cedro canario es una especie dioica y los ejemplares femeninos producen gálbulos carnosos y globosos. Los animales frugívoros ingieren los gálbulos para alimentarse de su pulpa y diseminan las semillas. Los gálbulos necesitan dos años para madurar y pueden permanecer durante mucho tiempo en el árbol, estando así disponibles para los animales frugívoros durante todo el año (Foto Beatriz Rumeu).

Recogida de datos y redes planta-frugívoro

Construimos una base de datos de interacciones planta-frugívoro en el Parque Nacional del Teide, compilando la información publicada previamente por nuestro equipo (ver Nogales, 1990; Rumeu *et al.*, 2009a, 2011a; Padilla *et al.*, 2012; Nogales *et al.*, 2016) y los nuevos datos generados en este estudio. Para la obtención de estos datos, realizamos el trabajo de campo entre agosto de 2020 y diciembre de 2021. Por un lado, efectuamos observaciones focales de ~4 horas por especie de fruto carnoso/mes durante la época de fructificación, incluyendo siempre el pico de fructificación de la especie observada. Siempre que fue posible, las observaciones fueron realizadas durante las primeras cuatro horas del día en condiciones meteorológicas óptimas. Por otro lado, colectamos los excrementos de frugívoros encontrados en la zona de observación (Figs 5 y 6), que posteriormente fueron analizados en un estereomicroscopio (16x) en busca de semillas dispersadas. Dada la relativa sencillez de los sistemas de dispersión de semillas, resulta factible asignar visualmente las excretas a las especies de vertebrados dispersoras de semillas. Las semillas se identificaron a partir de la morfología externa, por comparación con una colección de referencia de semillas colectadas en la zona de estudio.



Fig. 5. Excrementos de mirlo capiblanco *Turdus torquatus* depositados sobre una roca de la zona de estudio. El análisis de las excretas en el laboratorio permite identificar las semillas y asignarlas a las plantas correspondientes (Foto Beatriz Rumeu).



Fig. 6. Excretas de mirlo capiblanco *Turdus torquatus* sobre una rama del cedro canario. Como son pocas las especies implicadas, es posible asignar visualmente las excretas a las especies de vertebrados dispersoras de semillas (Foto Beatriz Rumeu).

La matriz de datos final se transformó en una red de interacción bipartita, donde los enlaces indican la existencia de una interacción de frugivoría entre las especies de plantas productoras de fruto carnoso y sus frugívoros actuales. Sin embargo, de acuerdo con nuestra hipótesis de degradación del hábitat, la desaparición de un bosque abierto de cedros probablemente produjo un declive o, incluso, la extinción local de algunas poblaciones de frugívoros que son generalistas en su distribución y que, por tanto, pudieron ocupar la alta montaña en el pasado o presentar poblaciones más numerosas que las actuales. Así, para contrastar la red planta-frugívoro actual con la que cabría esperar en un hábitat restaurado, también se construyó una red con las interacciones potenciales planta-frugívoro una vez controladas por la

fenología de las especies (véase Olesen *et al.*, 2007). Para inferir estas interacciones potenciales, se revisó la literatura y nuestros datos, en busca de interacciones registradas entre especies del mismo género en otros hábitats de las islas Canarias. Además, se revisaron las interacciones frugívoras y de dispersión de semillas entre las seis especies de fruto carnoso o sus parientes de otros ecosistemas continentales similares en Europa, principalmente en la región mediterránea (revisado en Mendes *et al.*, en prep.).

Análisis estadísticos

Para explorar y contrastar la estructura de las redes planta-frugívoro actual y potencial, utilizamos varios parámetros a nivel de red comúnmente usados en el análisis de redes ecológicas: conectividad (C), número de interacciones por especie, anidamiento (NODF2) y modularidad (M). La **conectividad** mide la proporción de interacciones detectadas en relación a las posibles considerando todas las especies (Dunne, 2002a). El **número de interacciones por especie** es el número medio de interacciones por frugívoro y especie de fruto carnoso. El **anidamiento o encajamiento** indica el grado en que las especies que interactúan con mayor especificidad (las menos conectadas) constituyen un subconjunto propio de las especies más generalistas (altamente conectadas). Este índice oscila entre valores de 0 (perfectamente no anidado) y 100 (perfectamente anidado) (Almeida-Neto *et al.*, 2008). La **modularidad** mide el grado de organización de las especies en subconjuntos o módulos estrechamente vinculados, i.e. que tienen un alto número de interacciones dentro del subconjunto y relativamente pocas interacciones entre subconjuntos. Oscila entre 0 (todas las especies interactúan por igual) y 1 (las especies sólo interactúan dentro de los módulos). Por último, se calculó el número medio de interacciones tanto para el grupo de frugívoros como para el grupo de las especies con fruto carnoso.

Para evaluar el papel topológico de las especies en la red, también calculamos los siguientes parámetros a nivel de nodo (especie) en la red actual planta-frugívoro: «**Grado**» y «**Fuerza**». En el caso de los animales frugívoros, el «grado» mide el número de especies de planta con las que interacciona cada especie animal. Del mismo modo, en el caso de las plantas, hace referencia al número de especies animales que consumen cada especie de fruto carnoso (Dormann *et al.*, 2009). La «fuerza», en el caso de los frugívoros, cuantifica la relevancia de cada especie para la comunidad vegetal; en el caso de las plantas, cuantifica la relevancia de cada especie vegetal para la comunidad de frugívoros (Bascompte *et al.*, 2006).

Las métricas, tanto a nivel de red como de especie fueron calculadas utilizando el paquete *bipartite* (Dormann *et al.*, 2009) ejecutado en R 4.3.0. (R Core Team 2022). La significancia de los valores de anidamiento y modularidad en la red actual y potencial se obtuvo mediante su comparación

con los valores obtenidos para 1000 redes aleatorias de igual tamaño generadas por el modelo nulo *r2dtable* (función «*nullmodel*» en bipartite) basado en el algoritmo Patefield (Patefield, 1981), utilizando una prueba *z-score*.

Funcionamiento de la comunidad plantas-frugívoros

Distribución y estado de conservación de las especies de frutos carnosos

El área de distribución geográfica y las categorías de conservación de las seis especies de frutos carnosos que se encuentran en el ecosistema de la alta montaña de Tenerife se muestran en la tabla 1. Cuatro de ellas son endemismos canarios (*B. exstipulata*, *J. cedrus*, *R. integrifolia* y *R. cannadas-teydensis*) y las otras son autóctonas (*E. nebrodensis* y *A. edulis*). Curiosamente, dos son gimnospermas (*J. cedrus* y *E. nebrodensis*) y las cuatro restantes angiospermas.

Desde el punto de vista de la conservación, cuatro de estas especies vegetales presentan algunos problemas según los criterios de la IUCN. De hecho, se pueden encontrar en las listas rojas regionales, nacionales e internacionales las siguientes especies: *B. exstipulata* y *J. cedrus* están «Amenazadas» y *R. integrifolia* está «Casi Amenazada» (Tabla 1). Además, la rosa recientemente descrita (*R. cannadas-teydensis*), presente en la alta montaña de Tenerife, se ha de considerar como «En Peligro Crítico» según los argumentos propuestos por Weller & Richter (2023).

La distribución de las seis especies de fruto carnoso en el Parque Nacional del Teide es, predominantemente, dispersa (Fig. 3). Algunas de ellas muestran poblaciones extremadamente aisladas (por ejemplo, *B. exstipulata*) y con menos de 50 individuos, mientras que otras presentan individuos diseminados, como ocurre con *E. nebrodensis* y *A. edulis* (Tabla 1).

Fenología de las plantas e interacciones de la red de frugívoros

La fenología de frutos y semillas es diferente entre las seis especies de fruto carnoso monitorizadas a lo largo del año (Fig. 7). El cedro canario mantiene gábulos maduros durante todo el año, aunque el pico fenológico tiene lugar entre septiembre y noviembre (Rumeu *et al.*, 2009b, y datos propios). Tres de las seis especies vegetales, rosál silvestre (*R. cannadas-teydensis*), moralito (*R. integrifolia*) y peralillo de cumbre (*A. edulis*) presentan frutos maduros durante los últimos cuatro meses del año (otoño y principios de invierno), mientras que las otras dos especies de plantas que desarrollan frutos (rosalillo del guanche *B. exstipulata*) y semillas ariladas

Tabla 1. Especies de plantas que producen frutos carnosos presentes en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias), área de distribución geográfica y categorías de amenaza, según los distintos catálogos. (*) estimación de todas las poblaciones, la única original ($n = 54$ individuos) y las nuevas plantadas en el campo.

Especies de plantas	Rango geográfico (1)	Número de individuos estimados	Categorías de conservación		
			Regional (2)	Nacional (3)	IUCN (4)
<i>Bencomia exstipulata</i>	Endemismo canario	1300* (TRAGSA 2022)	En peligro de extinción	En peligro de extinción	Vulnerable (VU)
<i>Ephedra nebrodensis</i>	Nativa	30 (AM & OT, obs. pers.)	No evaluada	No evaluada	Menor preocupación (LC)
<i>Juniperus cedrus</i>	Endemismo canario	1250 (GESPLAN 2018)	No evaluada	Vulnerable	Amenazada (EN)
<i>Rhamnus integrifolia</i>	Endemismo canario	165 (AM & OT, obs. pers.)	No evaluada	No evaluada	Casi amenazada (NT)
<i>Rosa canadasteydensis</i> (5)	Endemismo canario	550 (AM & OT, obs. pers.)	No evaluada	No evaluada	No evaluada
<i>Aria edulis</i>	Nativa	15 (AM & OT, obs. pers.)	De interés para los ecosistemas canarios	No evaluada	Menor preocupación (LC)

(1): Biota Canarias [Arechavaleta, M., Rodríguez, S., Zurita N., García A. (Coord.). 2010. Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009. Gobierno de Canarias. 579 pp.].

(2): Ley 4/2010, de 4 de junio, del «Catálogo Canario de Especies Protegidas».

(3): Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del «Catálogo Español de Especies Amenazadas».

(4): IUCN. 2022. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2022-1. <https://www.iucnredlist.org>. Accessed on [18/08/2022].

(5): el nuevo taxón (Vargas & Luceño Garcés, 2024) puede ser considerado como una de las rosas más amenazadas en Europa y podría estar entre las más raras a escala global. Por ello, este taxón debería ser clasificado como en peligro crítico (CR) bajo al menos dos de los criterios de la IUCN (B1, B2(a)(ii,iv); D).

AM & OT: Ángel Mallorquín y Omar Trujillo.

(tepopote *E. nebrodensis*) durante el verano (Fig. 7). Este patrón fenológico nos llevó a incluir dos períodos de fructificación en nuestro seguimiento para un mismo año (2022, 2023).

En la tabla 2 se muestran las interacciones observadas tras el seguimiento de las seis especies de frutos carnosos en este ecosistema de alta montaña. La red actual de interacciones planta-frugívoro (líneas negras en Fig. 8) comprende 16 de las 48 interacciones posibles entre ocho especies de frugívoros y las seis especies de fruto carnoso estudiadas. Se registraron seis vertebrados dispersores de semillas en el hábitat de alta montaña de Tenerife: cinco dispersores primarios (cuatro aves: cuervo *C. corax*, mirlo capiblanco *T. torquatus*, mirlo común *T. merula*, y petirrojo *E. superbus*; y un lagarto *G. galloti*), y un dispersor secundario (cernícalo *F. tinnunculus*). Además, también se observó un depredador de semillas, el pinzón azul de Tenerife (*F. teydea*) y un consumidor de pulpa, el herrerillo (*C. teneriffae*).

En cuanto al papel topológico de los frugívoros en la red actual, el lagarto (*G. galloti*) presentó los valores de «grado» y «fuerza» más altos, seguido por el mirlo capiblanco (*T. torquatus*), lo que sugiere que estas especies son los dos dispersores más importantes para la comunidad de plantas de alta montaña. En cuanto a las plantas, el cedro *J. cedrus* mostró los valores de «grado» y «fuerza» más elevados, destacando su papel fundamental como recurso para la comunidad de frugívoros.

Nuestra red potencial planta-frugívoro arrojó 32 interacciones, que representan el doble de las observadas en la red actual (interacciones registradas en la actualidad; Tabla 3). La conectividad (0,67) de la red potencial casi duplica la de la red actual (0,33), un patrón que también se refleja en el número de interacciones por especie (1,14 frente a 2,29 para la red actual y potencial, respectivamente). Ambas redes mostraron valores significativos de anidamiento, aunque esta métrica estructural fue mayor para la red potencial (70,23) en comparación con la actual (54,26). Por el contrario, ambas redes fueron no modulares (Tabla 3).

En cuanto a las métricas a nivel de grupo, los frugívoros aumentaron su número medio de interacciones de 2,88 a 4,63, al pasar de la «red actual» a la «red potencial» de interacciones, mientras que las especies vegetales aumentaron este valor de 3,63 a 5,56 (Tabla 3). El aumento más notable en las interacciones se produjo para *R. cannadas-teydenis*, que ganó cuatro potenciales dispersores de semillas (Fig. 8). *Ephedra nebrodensis*, *R. integrifolia* y *A. edulis* ganaron tres dispersores potenciales, seguidos de *B. exstipulata*. El cedro canario fue la especie más conectada en ambas redes. Es de interés señalar que se han registrado seis frugívoros consumiendo sus gábulos, y tan solo uno más en la red potencial planta-frugívoro (Fig. 8).

Tabla 2. Poblaciones vegetales e interacciones detectadas mediante observaciones focales en las plantas de las seis especies que producen frutos carnosos en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). El papel frugívoro de las interacciones se basa en Simmons *et al.* (2018).

Especie de planta	Localidad Latitud Longitud	Tiempo (h)	Especie de frugívoro	Papel de los frugívoros
<i>Bencomia exstipulata</i>	Chavao 28.216813 -16.687981	4	-	-
<i>Ephedra nebrodensis</i>	Roque del Cabezón 28.310736 -16.588773	4	-	-
<i>Juniperus cedrus</i>	Siete Cañadas 28.264763 -16.553568	20.23	<i>Turdus merula</i>	Dispensor de semillas
	La Fortaleza 28.314362 -16.601473		<i>Turdus torquatus</i>	Dispensor de semillas
<i>Rhamnus integrifolia</i>	Barranco del Domajito 28.196611 -16.665964	23.03	<i>Fringilla teydea</i>	Depredador de semillas
			<i>Cyanistes teneriffae</i>	Consumidor de pulpa
<i>Rosa canadas-teydensis</i>	Siete Cañadas 28.225244 -16.61293	19	-	-
<i>Aria edulis</i>	El Capricho 28.224318 -16.613404	18.08	<i>Turdus torquatus</i>	Dispensor de semillas
	Guajara 28.216491 -16.613659		<i>Cyanistes teneriffae</i>	Consumidor de pulpa

Tabla 3. Principales métricas calculadas de las dos redes ecológicas, considerando: 1) sólo interacciones registradas y, 2) interacciones actuales y potenciales, entre las especies frugívoras y los vertebrados frugívoros en la zona de la alta montaña de Tenerife. El asterisco en los valores de NODF2 indica una significación: $p = 0,05$. Ambas redes no fueron significativamente modulares.

Métricas de las redes	Red Actual	Red potencial
Número de nodos o especies (S)	14	14
Número de especies de frugívoros (J)	8	8
Números de especies de plantas (I)	6	6
Número de interacciones (L)	16	32
Conectancia (C)	0,33	0,67
Interacciones por especie	1,14	2,29
Anidamiento (NODF2)	54,26*	70,23*
Modularidad (M)	0,38	0,15
Número medio de interacciones por frugívoro	2,88	4,63
Número medio de interacciones por planta	3,63	5,56

C: Proporción de interacciones posibles (Dunne *et al.*, 2002a). Es la suma de enlaces dividida por el número de celdas en la matriz: $L/(I*J)$.

Interacciones por especie: Número medio de enlaces por especie.

NODF2: Una medida de anidamiento propuesta por Almeida-Neto *et al.* (2008), que en redes mutualistas indica el grado en que las especies que interactúan con especialistas son un subconjunto anidado dentro del conjunto de especies que interactúan con generalistas.

M: Grado en el que las especies están organizadas en subconjuntos o módulos semiindependientes estrechamente vinculados. Es el número de enlaces que caen dentro de los grupos menos el número esperado en una red equivalente con enlaces dispuestos al azar (Newman, 2006). Varía entre 0 (todas las especies interactúan por igual) y 1 (las especies sólo interactúan dentro de los módulos).

Descifrando el ecosistema prístino de alta montaña de Tenerife

El ecosistema de alta montaña de Tenerife presenta importantes problemas de conservación, a pesar de que toda la zona está incluida dentro

de los límites del Parque Nacional del Teide. El paisaje no puede considerarse prístino, dado que ha sufrido importantes cambios ambientales derivados de la intervención humana histórica durante los últimos dos mil años (véase Arnay de la Rosa, 2021 y referencias en el mismo). A pesar de la falta de información precisa sobre la composición de la vegetación pre-antrópica que ocupaba la alta montaña, varias fuentes apuntan a la existencia de un bosque abierto dominado por el cedro canario (Höllermann, 1978; Francisco-Ortega *et al.*, 2009; Nogales *et al.*, 2014; Del Arco Aguilar & Rodríguez-Delgado, 2018; Rumeu & Nogales, 2021). Tanto la población humana que colonizó Tenerife en primer lugar como la europea que llegó más tarde modelaron extensivamente este paisaje. Este antiguo bosque (ver García-Cervigón, 2019) parece haber sido afectado también por las erupciones volcánicas del edificio Teide - Pico Viejo (la última registrada en 1909; Di Roberto *et al.*, 2016).

La regresión de un cedral abierto que, presumiblemente, dominaba el entorno de alta montaña, debió llevar asociado un proceso de defaunación, con la eventual pérdida de múltiples interacciones planta-dispersor. La degradación y fragmentación de los bosques es un fenómeno global, cuyo impacto es particularmente acuciado para la biota de territorios frágiles y aislados como son las islas oceánicas (Paulay, 1994). Por tanto, el declive poblacional y la extinción local de animales frugívoros que debió afectar al potencial de dispersión de semillas de las especies con fruto carnoso en la cumbre de Tenerife, constituye un proceso probablemente extensible al resto de Canarias y a la región florística de la Macaronesia. Las seis especies de planta objeto de este estudio, de hecho, podrían estar actualmente inmersas en un proceso de extinción local (Kuussaari *et al.*, 2009), lo que explicaría su actual rareza y su estado de conservación tan delicado (Tabla 1).

Estado de conservación de las especies de fruto carnoso

Dos especies vegetales (*B. exstipulata* y *J. cedrus*) están consideradas como amenazadas según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Tabla 1). Curiosamente, *E. nebrodensis* y *A. edulis* estando ambas catalogadas como de «Preocupación Menor» para el archipiélago, son las que muestran los tamaños poblacionales más reducidos en nuestra área de estudio (Fig. 3). Por otra parte, aunque las recientes evaluaciones de la vegetación han estimado en unos 1250 los individuos de *J. cedrus* en el área del Parque Nacional (véase el censo de GESPLAN en 2018, en Marrero & Martín-Esquivel, 2021), cabe esperar que el número de individuos reproductores sea mucho menor (Rumeu *et al.*, 2011b). En particular, el estado de conservación de la IUCN para *J. cedrus*, *E. nebrodensis* y *B. exstipulata* se basa en evaluaciones obsoletas que requieren actualización (IUCN, 2022). Además, *R. cannadas-teydenensis*, necesita ser

evaluada según los estándares de la IUCN y las evaluaciones regionales o nacionales. No obstante, este taxón se considera amenazado, lo que concuerda con nuestras observaciones de campo. En general, es evidente que las poblaciones de plantas de frutos carnosos que habitan en las zonas altas de Tenerife se enfrentan a diferentes retos de conservación debido a la presión antrópica directa y al cambio climático (Martín Osorio *et al.*, 2008).

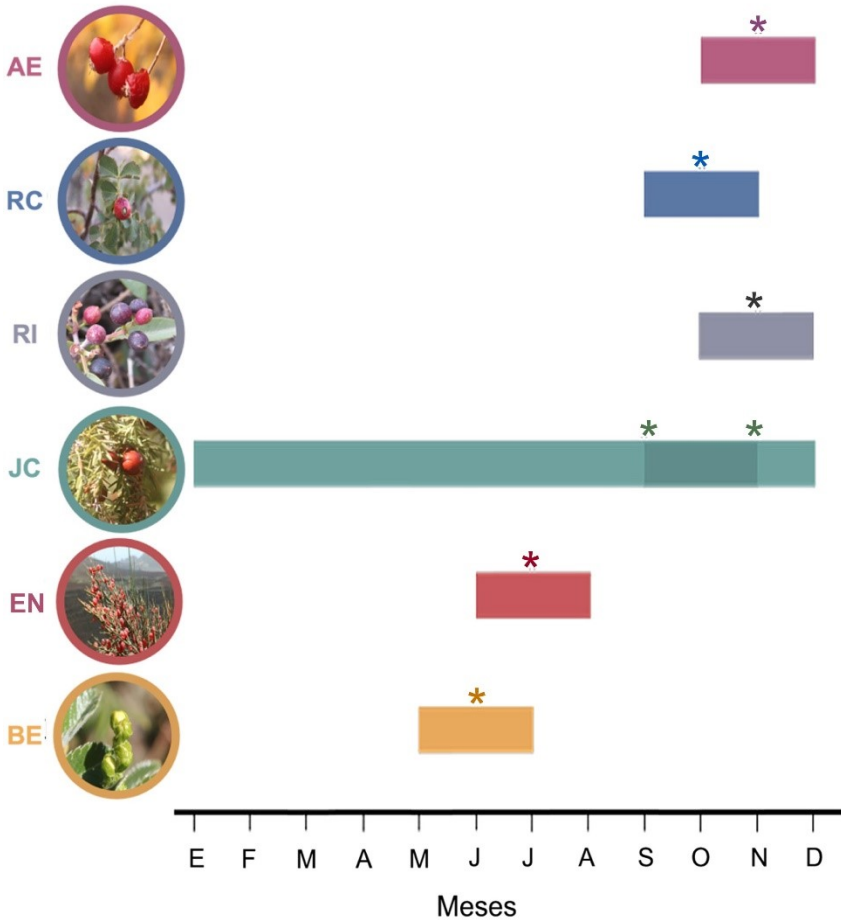


Fig. 7. Fenología de la fructificación de las seis especies de plantas que producen frutos carnosos en El Teide (Canarias). Leyenda de las especies: BE: *Bencomia exstipulata*, EN: *Ephedra nebrodensis*, JC: *Juniperus cedrus*, RI: *Rhamnus integrifolia*, RC: *Rosa canadas-teydensis* y AE: *Aria edulis*.

Afortunadamente, a pesar de su delicado estado de conservación y de la pérdida de interacciones de frugivoría que debe haberse producido en el

Parque Nacional del Teide, no se ha registrado ninguna extinción de plantas en los últimos años. Sin embargo, sus poblaciones podrían estar sometidas a una «deuda de extinción» (Tilman *et al.*, 1994); es decir, podríamos estar siendo actualmente testigos del retraso existente entre la degradación de un hábitat y el colapso total de las poblaciones, que podría consolidarse tras varias generaciones. De cualquier manera, las especies no son igual de susceptibles a la extinción cuando se enfrentan a diversas perturbaciones. De hecho, las diferencias en la probabilidad de extinción se deben a la contribución de múltiples factores que deben coincidir (por ejemplo, efectos diferenciales de enfermedades, pérdida de hábitat o especies invasoras perniciosas) (Smith & Almeida, 2019). Por lo tanto, el seguimiento continuo que efectúa los responsables en todo el Parque Nacional, la dinámica poblacional de estas especies raras y la reevaluación de su estado de conservación son cruciales para su preservación.

Red actual planta-frugívoro

La actual red planta-frugívoro de la alta montaña representa una comunidad muy simplificada, con un valor de conectividad de siete especies frugívoras (seis aves y un lagarto), un dispersor secundario de semillas y seis especies de plantas que producen frutos carnosos. La red está claramente anidada pero no es modular, lo que es de esperar por su pequeño tamaño. El lagarto *G. galloti* y el mirlo capiblanco *T. torquatus* son las especies que presentaron mayores valores de grado y fuerza. Esto indica su papel fundamental para el actual servicio de dispersión de semillas en el Parque Nacional. Entre las especies vegetales, el cedro *J. cedrus* destaca con el mayor grado y fuerza, lo que refleja su papel esencial en la comunidad de frugívoros del ecosistema de alta montaña. Además, el cedro es la planta más extendida, por lo que parece lógico que también tenga un mayor número de interacciones con más frugívoros (grado) y que la comunidad de frugívoros dependa más de este cedro con respecto a las de otras especies de plantas (fuerza). También hay que considerar que, gracias a su gran biomasa, el cedro canario produce más alimento y semillas que cualquiera de las otras especies de plantas.

Es destacable señalar que todas las especies vegetales dependen para su diseminación tan solo de una o dos especies dispersoras (principalmente *G. galloti* y/o *T. torquatus*), excepto el cedro que tiene interacciones con seis. Esta dependencia de un conjunto limitado de dispersores aumenta el riesgo de coextinción de las tres especies de plantas más amenazadas. Es lo que se llama falta de redundancia ecológica, es decir no tienen o apenas tienen dispersores alternativos (Fricke *et al.*, 2017). Además, el limitado rango de dispersión de *G. galloti* (unas pocas decenas de metros como máximo, Pérez-Méndez *et al.*, 2016), junto con la naturaleza migratoria de *T. torquatus*,

aumenta el estado vulnerable de estas plantas dada la limitada propagación facilitada por ambos agentes dispersantes.

Un colapso de la dispersión de semillas puede afectar no sólo a la demografía de las plantas, sino también a la supresión del flujo genético a través de la dispersión de semillas (Pérez-Méndez *et al.*, 2016). La defaunación de gremios enteros de dispersores de semillas ha sido extrema en algunos archipiélagos (Heinen *et al.*, 2018; Nogales *et al.*, 2024 y referencias allí citadas), como en las islas Marianas y en concreto la isla de Guam como mejor ejemplo. En Guam, la pérdida de casi todas las aves frugívoras debido a la invasión de la serpiente *Boa irregularis* está comprometiendo la regeneración del bosque degradado de esa isla (Caves *et al.*, 2013).

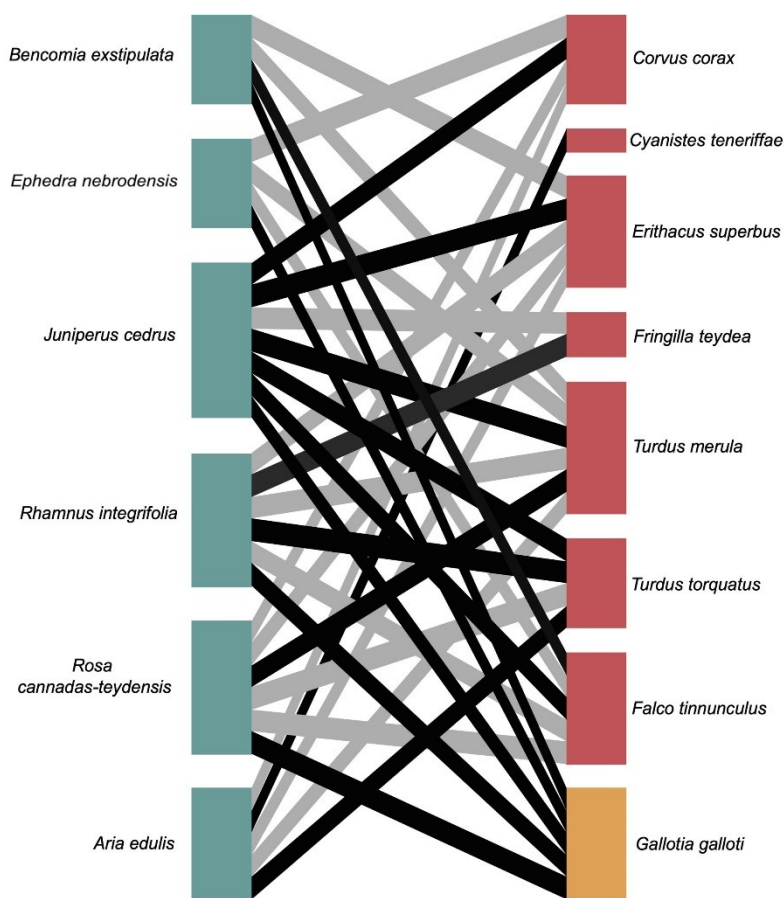


Fig. 8. Topología de la red ecológica entre animales vertebrados frugívoros y especies de plantas que producen frutos carnosos en El Teide. En negro: interacciones registradas; en gris: interacciones potenciales basadas en interacciones registradas de otros miembros del género de plantas, tanto en diferentes hábitats de Canarias como del continente europeo.

Ventanas temporales de las interacciones entre frugívoros

La fructificación de cuatro de las seis especies de planta se produce durante los últimos cuatro meses del año (Fig. 7), por lo que su fenología se solapa con la llegada al Parque Nacional del Teide de la pequeña población invernante de mirlo capiblanco *T. torquatus*, probablemente de menos de 50 individuos (Rumeu *et al.*, 2009a). La estancia regular de mirlo capiblanco comienza hacia mediados de noviembre y se extiende hasta principios de abril (Rumeu *et al.*, 2009a, 2011a). A su llegada, los frutos de *A. edulis*, *R. cannadas-teydenis*, *R. integrifolia* y los gálbulos maduros de *J. cedrus* están a disposición de esta especie frugívora clave. De hecho, la abundancia de gálbulos maduros de *J. cedrus* alcanza su máximo en ese periodo (Fig. 7). Por tanto, la visita de este paseriforme de tamaño medio coincide con la máxima abundancia de frutos y semillas en la zona de alta montaña de Tenerife. De hecho, *T. torquatus* desempeña un papel esencial en la dispersión de tres especies vegetales (*J. cedrus*, *R. integrifolia* y *A. edulis*). A pesar del pequeño tamaño poblacional de las actuales especies de fruto carnoso, esta sincronía fenológica parece desempeñar un papel ecológico fundamental para entender la invernada regular de los mirlos capiblancos en el Parque Nacional del Teide.

Debido al ritmo sin precedentes del cambio climático (Martín Esquivel & Pérez González, 2019), el sistema de dispersión de semillas aquí estudiado puede enfrentarse a varios retos importantes. El calentamiento del clima puede provocar desajustes entre el pico de fructificación de estas especies vegetales y la mencionada aparición de dispersores migratorios, concretamente *T. torquatus*, lo que podría dificultar la regeneración de las poblaciones (Mendes *et al.*, 2023). De hecho, debido al cambio climático, los movimientos migratorios de muchas aves europeas hacia zonas meridionales están disminuyendo (Visser *et al.*, 2009). Como consecuencia, se espera un eventual debilitamiento de su papel como dispersores de semillas en las zonas más periféricas del Paleártico (Tellería, 2019). Dado que las islas Canarias se encuentran en el límite suroccidental de las zonas de invernada de los mirlos capiblancos, el archipiélago podría ser altamente vulnerable a perder visitas de éstos durante futuros inviernos. Para evitarlo, es crucial una gestión adecuada del hábitat de alta montaña y la restauración del bosque abierto de cedros. Esta mejora del hábitat incrementaría los recursos para la avifauna, reforzando el Parque Nacional como área de invernada no sólo de *T. torquatus* sino también de otras aves, entre ellas zorzales como *T. philomelos* y *T. pilaris*, dos especies que se avistan irregularmente formando bandos mixtos con los mirlos capiblancos (Molina *et al.*, 2022, y obs. pers.).

Cabe destacar que el pico de fructificación de *B. exstipulata* y *E. nebrodensis* se produce durante los meses más cálidos (desde principios de mayo hasta finales de agosto), justo cuando los lagartos (*G. galloti*), muy

frugívoros y abundantes, están muy activos. De hecho, *G. galloti* es el único vertebrado nativo registrado como dispersor de semillas de ambas especies (Fig. 8).

Las redes planta-frugívoro: interacciones actuales y potenciales

Juniperus cedrus es una especie clave en el sistema de dispersión de semillas en el Parque Nacional del Teide, por lo que resulta fundamental para atraer a múltiples especies de frugívoros. Por lo tanto, aumentar la abundancia del cedro resultaría esencial para atraer a los dispersores de semillas residentes y migratorios, además de aumentar el tamaño de su población en El Teide. De hecho, los bosques de *Juniperus* del mundo están asociados a diversos frugívoros, como los zorzales en diferentes continentes (por ejemplo, Norteamérica y Europa; Livingston, 1972; Jordano, 1993). En algunos ecosistemas insulares, la reintroducción de especies de aves amenazadas y en peligro de extinción ha sido necesaria para reconstruir las redes de interacción, acelerando el proceso de restauración (Lim & Burns, 2023). En el Parque Nacional del Teide, los principales frugívoros siguen estando presentes, aunque en bajas densidades, por lo que la restauración del cedral podría, al menos desde un punto de vista teórico, aumentar los recursos y restablecer las interacciones perdidas. Por tanto, cabe esperar que se produzca una mejora sustancial en la biodiversidad del ecosistema de alta montaña y de sus interacciones una vez restaurado este bosque.

Falta información sobre el grado de defaunación derivado de los grandes daños sufridos por el bosque de *J. cedrus*. Esta laguna de datos impide estimar con precisión el impacto de la pérdida de sus funciones ecológicas. Aun así, basándonos en las interacciones registradas y en los dispersores potenciales existentes, podemos predecir cómo podría reforzarse la red planta-frugívoro para conseguir preservar un ecosistema funcional de alta montaña.

Las redes de dispersión de semillas en ecosistemas de alta montaña son muy vulnerables a las perturbaciones ecológicas por acción humana, debido a que sus comunidades son pobres en especies que además son poco resilientes (Lei *et al.*, 2023). Aunque no se ha registrado ninguna extinción de plantas con frutos carnosos, la deforestación y la consiguiente reducción de las poblaciones animales del Parque Nacional podrían haber afectado a su sistema de dispersión de semillas, lo que podría haber provocado una pérdida significativa de interacciones. Por ello, resulta alarmante que la mitad de las interacciones estimadas entre las especies de frutos carnosos y los frugívoros pudieran haberse perdido como consecuencia de las actividades humanas históricas. Por otra parte, nuestros estudios indican que la topología de la red planta-frugívoro muestra diferencias entre la red actual y la red potencial. En

concreto, los cambios que hemos detectado en **conectancia** y **anidamiento** señalan que el sistema actual es menos robusto y más susceptible a extinciones secundarias (Dunne *et al.*, 2002b; Bascompte *et al.*, 2003; Landi *et al.*, 2018).

En las islas Canarias, aves residentes como el mirlo *T. merula* y el petirrojo *E. superbus* desempeñan un papel fundamental como dispersoras de semillas, especialmente en hábitats forestales (véanse las redes en Nogales *et al.*, 2016). Sin embargo, hoy en día surge un panorama opuesto en la alta montaña de Tenerife. Mientras que estas aves son generalistas de hábitats y muy abundantes en la mayoría de los ecosistemas, actualmente se encuentran en poblaciones extremadamente pequeñas en la alta montaña. Para estas dos especies de aves, no hemos observado al menos cuatro interacciones potenciales, que han podido perderse en el Parque Nacional debido a la deforestación histórica. Tales pérdidas incluyen la interacción con la amenazada *B. exstipulata*, además de otras especies con poblaciones pequeñas y aisladas: *E. nebrodensis*, *A. edulis* y *R. cannadas-teydensis*. De hecho, las poblaciones de estas especies endozoócoras (que son dispersadas en el tubo digestivo) en la alta montaña se encuentran amenazadas y habrían disminuido debido a la pérdida funcional de estos dispersores. Teniendo en cuenta que estas aves residen todo el año en la alta montaña, el aumento de sus densidades elevaría el número de especies de planta dispersadas y su importancia para la comunidad vegetal. No hay que olvidar que las aves mueven las semillas entre hábitats parecidos, por lo que se espera una mayor eficacia en la dispersión y colonización que la eficacia proporcionada por otros vertebrados (Schupp *et al.* 2010).

La extinción local del cuervo en la zona que nos ocupa se ha ido produciendo en los últimos 25 años (Martín & Lorenzo, 2001), si bien en la última década se han registrado allí algunos individuos no residentes (obs. pers.). La defaunación de los frugívoros de gran talla reduce fuertemente el servicio de dispersión de semillas que prestan en la comunidad de frugívoros carnosos, ya que desempeñan funciones cuantitativas y cualitativas cruciales. Estas funciones dependen de su capacidad para consumir grandes cantidades de frutos y dispersar semillas a distancias más largas que los frugívoros de talla más pequeña (Schleuning *et al.*, 2015, Galetti *et al.*, 2021). En el caso del lagarto endémico, todas las posibles interacciones de *G. galloti* están actualmente activas (Fig. 8). Para *J. cedrus* y *B. exstipulata* se han registrado interacciones secundarias con el cernícalo *Falco tinnunculus*. Es decir, estas especies producen frutos carnosos, los lagartos los consumen primariamente y éstos son depredados por los cernícalos, que acaban dispersando las semillas de manera secundaria (Fig. 8). Tales interacciones secundarias, aunque menos frecuentes que las primarias, aseguran una dispersión efectiva a larga distancia para ambas especies (Padilla *et al.*, 2012). Como los frutos carnosos de *E. nebrodensis*, *R. integrifolia* y *R. cannadas-teydensis* también

son consumidos por los lagartos, sus semillas podrían ser dispersadas de forma secundaria por los cernícalos, si bien aún no ha sido observado (véase Padilla *et al.*, 2012). El hecho de que no se hayan detectado estas interacciones potenciales puede estar relacionado con un proceso subyacente de *pérdida de función críptica*, en el que uno o ambos socios mutualistas (especies de fruto carnoso en este caso) se han vuelto tan raros que la interacción, en caso de producirse, es difícil de observar y rara vez se identifica (McConkey & O'Farrill, 2015; Valiente-Banuet *et al.*, 2015).

Consideraciones finales y consejos de conservación

La regresión de un bosque más amplio de *J. cedrus* en el Parque Nacional del Teide por causas humanas podría haber provocado la ausencia o escasez de importantes dispersores de semillas clave, como *T. merula* y *E. superbus*. Presumiblemente, estas dos especies residentes habrían tenido allí durante todo el año densidades más altas, aprovechando que dicha vegetación les proporcionaría abundante alimento y refugio. Sin embargo, si sus poblaciones han disminuido como aquí se ha planteado, su posterior rareza probablemente habría provocado profundos cambios ecológicos. Todos estos resultados indican que actualmente asistimos a un sistema planta-frugívoro vestigial, en el que las posibles interacciones planta-frugívoro no detectadas estarían relacionadas con el fenómeno de «*pérdida de función críptica*» (McConkey & O'Farrill, 2015); ver también Galetti & Dirzo (2013) y Galetti *et al.* (2013). En consecuencia, las especies de fruto carnoso y los animales frugívoros se han vuelto tan raros que los encuentros entre ellos son limitados y dejan de ser funcionales, aunque se produzcan esporádicamente.

La restauración del hábitat es una medida eficaz para mitigar la defaunación, pero revertirla no es una tarea sencilla (Galetti *et al.*, 2021). Por último, como consejo general de conservación, la restauración de los gremios de frugívoros autóctonos que sustentan los sistemas de dispersión de semillas mencionados es crítica para el futuro de este entorno de la alta montaña en Canarias. Por lo tanto, para que estas interacciones ecológicas sean restauradas, la regeneración del antiguo cedral canario es urgente y una cuestión de conservación clave para la mejora ecológica del Parque Nacional del Teide.

AGRADECIMIENTOS.- El personal del Parque Nacional del Teide facilitó enormemente nuestro trabajo de campo. Las empresas TRAGSA y GESPLAN también nos ayudaron amablemente. El Cabildo Insular de Tenerife (SIGMA 2020-01061; 2021-01220) y el Parque Nacional del Teide (MDV/amp) concedieron permisos específicos para trabajar en la zona de estudio. Esta investigación fue parcialmente financiada por los proyectos (PGC2018-101650-B-I00 y PID2022-137906NB-I00), concedidos por el Ministerio de Ciencia, Innovación y

Universidades (Gobierno de España). Por último, el esfuerzo del editor, Julio Afonso, ha sido clave para mejorar la comprensión de un documento científico a la versión actual, que seguro facilitará la lectura y comprensión a un amplio sector social.

Bibliografía

- ADAMS, R.P. & D. THORNBURG (2010). Seed dispersal in *Juniperus*: a review. *Phytologia* 92: 424-434.
- AFONSO-CARRILLO, J. (Ed.) (2024). *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- ALMEIDA-NETO, M., P. GUIMARÃES, P.R. GUIMARÃES JR., R.D. LOYOLA & W. ULRICH (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- ARECHAVALETA, M., S. RODRÍGUEZ, N. ZURITA & A. GARCÍA (coord.) (2010). *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Gobierno de Canarias. 579 pp.
- ARNAY DE LA ROSA, M. (2021). La presencia humana en las Cañadas del Teide. Avances en las investigaciones arqueológicas, pp. 27-45. In: M. Durbán & J.L. Martín Esquivel (eds.), *Ciencia en el Parque Nacional del Teide*. Cabildo de Tenerife, Publicaciones Turquesa S.L.
- ARNAY DE LA ROSA, M., E. GONZÁLEZ-REIMERS, J.F. NAVARRO-MEDEROS, C. CRIADO-HERNÁNDEZ, M. CLAVIJO REDONDO, J.C. GARCÍA-ÁVILA, E. MARRERO-SALAS & S. POU (2018). Estudios sobre el patrimonio arqueológico del Parque Nacional del Teide, pp. 107-129. In: *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2012-2015*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Red de Parques Nacionales, Madrid.
- BARAHONA, F., S.E. EVANS, J.A. MATEO, M. GARCÍA-MÁRQUEZ & L.F. LÓPEZ-JURADO (2000). Endemism, gigantism and extinction in island lizards: The genus *Gallotia* on the Canary Islands. *Journal of Zoology* 250: 373-388.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C. MELIÁN & J. OLESEN (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO & J.M. OLESEN (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.
- BOMBACI, S. & L. PEJCHAR (2016). Consequences of pinyon and juniper Woodland reduction for wildlife in North America. *Forest Ecology and Management* 365: 34-50.
- CASTILLA-BELTRÁN, A., L. DE NASCIMENTO, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R.J. WHITTAKER, K.J. WILLIS, M. EDWARDS & S. NOGUÉ (2021). Anthropogenic transitions from forested to human-dominated landscapes in southern Macaronesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(40): e2022215118.

- CARRACEDO, J.C., E. RODRÍGUEZ BADIOLA, H. GUILLOU, M. PATERNE, S. SCAILLET, F.J. PÉREZ TORRADO, R. PARIS, U. FRA-PALEO & A. HANSEN (2007). Eruptive and structural history of Teide volcano and rift zones of Tenerife, Canary Islands. *Geological Society of America Bulletin* 119: 1027-1051.
- CAVES, E.M., S.B. JENNINGS, J. HILLERISLAMBERS, J.J. TEWKSBURY & H.S. ROGERS (2013). Natural experiment demonstrates that bird loss leads to cessation of dispersal of native seeds from intact to degraded forests. *PLoS ONE* 8. e65618.
- CROW, C. & C. VAN RIPER (2010). Avian community responses to mechanical thinning of a pinyon-Juniper woodland: Specialist sensitivity to tree reduction. *Natural Areas Journal* 30: 191-201.
- DE NASCIMENTO, L., K.J. WILLIS, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. CRIADO & R.J. WHITTAKER (2009). The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography* 36: 499-514.
- DEL ARCO AGUILAR, M. & O. RODRÍGUEZ-DELGADO (2018). *Vegetation of the Canary Islands. Plant and vegetation*, vol. 16. Springer International Publishing, Cham.
- DIMITRI, L.A., W.S. LONGLAND & S.B. VANDER WALL (2017). Cone and seed traits of two *Juniperus* species influence roles of frugivores and scatter-hoarding rodents as seed dispersal agents. *Acta Oecologica* 85: 93-103.
- DI ROBERTO, A., A. BERTAGNINI, P. DEL CARLO, S. MELETLIDIS & M. POMPILIO (2016). The 1909 Chinyero eruption on Tenerife (Canary Islands): insights from historical accounts, and tephrostratigraphic and geochemical data. *Bulletin of Volcanology* 78: 88.
- DONOSO, I., E.C. FRICKE, S. HERVÍAS-PAREJO, H.S. ROGERS & A. TRAVESET (2022). Drivers of Ecological and Evolutionary Disruptions in the Seed Dispersal Process: Research Trends and Biases. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 794481.
- DORMANN C.F., J. FRUND, N. BLÜTHGEN & B. GRUBER (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24.
- DUNNE, J.A., R.J. WILLIAMS & N.D. MARTINEZ (2002a). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 99: 12917-12922.
- DUNNE, J.A., R.J. WILLIAMS & N.D. MARTINEZ (2002b). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.
- FARWIG, N. & D.G. BERENS (2012). Imagine a world without seed dispersers: A review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology* 13: 109-115.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & J.P. DE NICOLÁS (1995). Altitudinal pattern of vegetation variation on Tenerife. *Journal of Vegetation Science* 6: 183-190.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA & J.J. BACALLADO (2009). Canary Islands, Biology, pp. 127-133. In: R.G. Gillespie and D.A. Clague (eds.), *Encyclopedia of Islands*. University of California Press. Berkeley, CA

- FREGEL, R., A.C. ORDÓÑEZ, J. SANTANA-CABRERA, V.M. CABRERA, J. VELASCO-VÁZQUEZ, V. ALBERTO, M.A. MORENO-BENÍTEZ, T. DELGADO-DARIAS, A. RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, J.C. HERNÁNDEZ, J. PAIS, R. GONZÁLEZ-MONTELONGO, J.M. LORENZO-SALAZAR, C. FLORES, M.C. CRUZ-DE-MERCADAL, N. ÁLVAREZ-RODRÍGUEZ, B. SHAPIRO, M. ARNAY & C.D. BUSTAMANTE (2019). Mitogenomes illuminate the origin and migration patterns of the indigenous people of the Canary Islands. *PLoS ONE* 14: e0209125.
- FRICKE, E.C., J.J. TEWKSBURY, E.M. WANDRAG & H.S. ROGERS (2017). Mutualistic strategies minimize coextinction in plant–disperser networks. *Proceedings of the Royal Society B* 284 (1854): 20162302.
- GALETTI, M. & R. DIRZO (2013). Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* 163: 1-6.
- GALETTI, M., R. GUEVARA, M.C. CÔRTEZ, R. FADINI, S. VON MATTER, A.B. LEITE, F. LABECCA, T. RIBEIRO, C.S. CARBALHO, R.G. COLLEVATTI, M.M. PIRES, P.R. GUIMARAES, P.H. BRANCALION, M.C. RIBEIRO & P. JORDANO (2013). Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086-1090.
- GALETTI, M., F. GONÇALVES, N. VILLAR, V.B. ZIPPARRO, C. PAZ, C. MENDES, L. LAUTENSCHLAGER, Y. SOUZA, P. AKKAWI, F. PEDROSA, L. BULASCOSCHI, C. BELLO, A.P. SEVÁ, L. SALES, L. GENES, F. ABRA & R.S. BOVENDORP (2021). Causes and Consequences of Large-Scale Defaunation in the Atlantic Forest, pp. 297-324. In: M.C.M. Marques & C.E.V. Grelle (eds.), *The Atlantic Forest*. Springer Nature Switzerland.
- GALLO, T. & L. PEJCHAR (2017). Woodland reduction and long-term change in breeding bird communities. *Wildlife Management* 81: 259-268.
- GARCÍA, D. (2001). Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839-848.
- GARCÍA-CERVIGÓN, A.I., M. GARCÍA-HIDALGO, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, V. ROZAS, G. SANGÜESA-BARRERA & J.M. OLANO (2019). The Patriarch: a Canary Islands juniper that has survived human pressure and volcanic activity for a millennium. *Ecology* 100:1-4.
- GAWEL, A.M., E. FRICKE, A. COLTON & H.S. ROGERS (2023). Non-native mammals are weak candidates to substitute ecological function of native avian seed dispersers in an island ecosystem. *Biotropica*. In press.
- GONZÁLEZ LEMUS, N., J.C. CARRACEDO GÓMEZ & M. DURBÁN VILLONGA (2009). El Parque Nacional del Teide: Patrimonio Mundial de la Unesco. *Anuario de Estudios Atlánticos* 55: 519-568.
- GUILLOU, H., J.C. CARRACEDO, R. PARIS & F.J. PÉREZ-TORRADO (2004). Implications for the early, shield-stage evolution of Tenerife from K/Ar ages and magnetic stratigraphy. *Earth Planetary Science Letter* 222: 599-614.
- HARVEY, E., I. GOUNAND, C.L. WARD & F. ALTERMATT (2017). Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 54: 371-379.

- HEINEN, J.H., E. EMIEL VAN LOON, D.M. HANSEN & D. KISSLING (2018). Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands. *Ecography* 41: 1245-1255.
- HELENO, R., C. GARCÍA, P. JORDANO, A. TRAVESET, J.M. GÓMEZ, N. BLÜTHGEN, J. MEMMOTT, M. MOORA, J. CERDEIRA, S. RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, H. FREITAS & J.M. OLESEN (2014). Ecological networks: Delving into the architecture of biodiversity. *Biology Letters* 10: 20131000.
- HÖLLERMANN, P.W. (1978). Geological aspects of the upper timberline in Tenerife, Canary Islands. *Arctic and Alpine Research* 10: 365-382.
- HOWE, H.F. & J. SMALLWOOD (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- ILLERA, J.C., J.C. RANDO, D.S. RICHARDSON & B.C. EMERSON (2012). Age, origins and extinctions of the avifauna of Macaronesia: a synthesis of phylogenetic and fossil information. *Quaternary Science Reviews* 50: 12-22.
- JORDANO, P. (1993). Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104.
- KAISER-BUNBURY, C.N., A. TRAVESET & D.M. HANSEN (2010). Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 131-143.
- KUUSSAARI, M., R. BOMMARCO, R.K. HEIKKINEN, A. HELM, J. KRAUSS, R. LINDBORG, E. ÖCKINGER, M. PÄRTEL, J. PINO, F.R. CONSTANTÍ STEFANESCU, T. TEDER, M. ZOBEL & I. STEFFAN-DEWENTER (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 564-571.
- LANDI, P., O.M. HENINTSOA, Å. BRÄNNSTRÖM, C. HUI & U. DIECKMANN (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology* 60: 319-345.
- LEI, B., Y. TIAN, J. CUI, J. ZHAO & Y. ZHOU (2023). Effects of plant species richness on the structure of plant-bird interaction networks along a 3000-m elevational gradient in subtropical forests. *Forest Ecology and Management* 532: 120819.
- LIM, G. & K.C. BURNS (2023). Avian translocations restore dual interaction networks in an island ecosystem. *Restoration Ecology* 31: e13768.
- LIVINGSTON, R.B. (1972). Influence of birds, stones and soil on the establishment of Pasture Juniper, *Juniperus communis*, and Red Cedar, *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology* 53: 1141-1147.
- LEUSCHNER, C. (1996). Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world: Elevation, structure and floristic. *Vegetatio* 123: 193-206.
- MACA-MEYER, N., S. CARRANZA, J.C. RANDO, E.N. ARNOLD & V.M. CABRERA (2003). Status and relationships of the extinct giant Canary Island lizard *Gallotia goliath* (Reptilia: Lacertidae), assessed using ancient mtDNA from its mummified remains. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 659-670.

- MACHADO, M.C. & B. GALVÁN (2012). La vegetación en el valle de Chafarí (Las Cañadas del Teide, Tenerife) antes de la conquista castellana. *Cuaternario y Geomorfología* 12: 117-125.
- MARRERO, M.V. & J.L. MARTÍN ESQUIVEL (2021). Recuperación de especies amenazadas en el parque nacional del Teide, pp. 153-170. In: M. Durbán & J.L. Martín Esquivel (eds.), *Ciencia en el Parque Nacional del Teide*. Cabildo de Tenerife, Publicaciones Turquesa S.L.
- MARTÍN, A. & J.A. LORENZO (2001). *Aves del archipiélago canario*, 1 ed. La Laguna: Francisco Lemus Editor.
- MARTÍN OSORIO, V.E., W. WILDPRET DE LA TORRE & E. ALCÁNTARA VERNET (2008). *Juniperus cedrus*. In: Bañares, A, G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & O. Ortiz (eds.), *Addenda al Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*, 126-127. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino)-Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid.
- MARTÍN ESQUIVEL, J.L. & M.J. PÉREZ GONZÁLEZ (2019). *Cambio climático en Canarias "impactos"*. Gobierno de Canarias. Ed. Turquesa, S/C de Tenerife.
- MARZOL-JAEN, V. (1988). *La lluvia, un recurso natural para Canarias*. Servicio de publicaciones de la Caja General de Ahorros de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- MCCONKEY, K.R. & G. O'FARRILL (2015). Cryptic functions loss in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 182-189.
- MENDES, S., J. OLESEN, S. TIMÓTEO & R. HELENO (2023). Fruiting phenology matters. *Plant, People, Planet* 5: 324-328.
- MOLINA, B., J. PRIETA, J.A. LORENZO & C. LÓPEZ JURADO (2022). Noticiario Ornitológico. *Ardeola* 69: 371-414.
- MORALES, J., A. RODRÍGUEZ, V. ALBERTO & C. MACHADO (2009). The impact of human activities on the natural environment of the Canary Islands (Spain) during the pre-Hispanic stage (3rd–2nd Century BC to 15th Century AD): an overview. *Environmental Archaeology* 14: 27-36.
- MORALES, J., P. VIDAL-MATUTANO, E. MARRERO-SALAS, P. HENRÍQUEZ-VALIDO, A. LACAVE-HERNÁNDEZ, J.C. GARCÍA-ÁVILA, I. ABREU-HERNÁNDEZ & M. ARNAY DE LA ROSA (2021). High-mountain plant use and management: macrobotanical data from the pre-Hispanic sites of Chasogo and Cruz de Tea, 13-17th centuries AD, Tenerife (Canary Islands, Spain). *Journal of Archaeological Science: Reports* 35: 102730.
- MORALES, J., C. SPECIALE, A. RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, P. HENRÍQUEZ-VALIDO, E. MARRERO-SALAS, J.C. HERNÁNDEZ-MARRERO, R. LÓPEZ, T. DELGADO-DARIAS, J. HAGENBLAD, R. FREGEL & J. SANTANA (2023). Agriculture and crop dispersal in the western periphery of the Old World: the Amazigh/Berber settling of the Canary Islands (ca. 2nd-15th centuries CE). *Vegetation History and Archaeobotany* (<https://doi.org/10.1007/s00334-023-00920-6>).
- NEWMAN, M.E.J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy USA* 103: 8577- 8582.

- NOGALES, M. 1990. *Biología del cuervo, Corvus corax tingitanus Irby 1874 en la isla de El Hierro e importancia en la dispersión de plantas superiores en el archipiélago canario*. Tesis Doctoral. Universidad La Laguna. Tenerife.
- NOGALES, M., J.L. RODRÍGUEZ LUENGO & P. MARRERO (2006). Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Review* 36: 49-65.
- NOGALES, M., B. RUMEU, L. DE NASCIMENTO & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2014). Newly discovered seed dispersal system of *Juniperus cedrus* questions the pristine nature of the high elevation scrub of El Teide (Tenerife, Canary Islands). *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 46: 853-858.
- NOGALES, M., R. HELENO, B. RUMEU, A. GONZÁLEZ-CASTRO, A. TRAVESET, P. VARGAS & J. OLESEN (2016). Seed-dispersal networks on the Canaries and the Galápagos archipelagos: Interaction modules as biogeographical entities. *Global Ecology and Biogeography* 25: 912-922.
- NOGALES, M., K. MCCONKEY, T.A. CARLO, D.M. WOTTON, P.J. BELLINGHAM, A. TRAVESET, A. GONZÁLEZ-CASTRO, R. HELENO, K. WATANABE, H. ANDO, H. ROGERS, J.H. HEINEN & D.R. DRAKE. 2024. A review of frugivory and seed dispersal on islands and the implications of global change. *Botanical Review* 90: 160-185.
- NÚÑEZ, J.R. & M. ARNAY DE LA ROSA (2003). *Estudio histórico del Camino Real de Chasna*. Ministerio de Medio Ambiente.
- OLESEN, J.M., J. BASCOMPTE, Y.L. DUPONT & P. JORDANO (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 104: 19891-19896.
- PADILLA, D.P., A. GONZÁLEZ-CASTRO & M. NOGALES (2012). Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: the case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology* 100: 416-427.
- PALACIOS-GARCÍA, S., P. CRUZ-CABALLERO, R. CASILLAS & C. CASTILLO (2021). Quaternary biodiversity of the giant fossil endemic lizards from the island of El Hierro (Canary Islands, Spain). *Quaternary Science Reviews* 262: 106961.
- PATEFIELD, W.M. (1981). An efficient method of generating random RxC tables with given row and column totals. *Applied Statistics* 30: 91-97.
- PAULAY, G. (1994). Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction. *American Zoologist* 34: 131-144.
- PÉREZ-MÉNDEZ, N., P. JORDANO, C. GARCÍA & A. VALIDO (2016). The signatures of Anthropocene defaunation: cascading effects of the seed dispersal collapse. *Scientific Reports* 6. 24820.
- PÉREZ-MÉNDEZ, N., P. JORDANO & A. VALIDO (2018). Persisting in defaunated landscapes: Reduced plant population connectivity after seed dispersal collapse. *Journal of Ecology* 106: 936-947.
- QUIRANTES, F., J.R. NÚÑEZ, D.A. GARCÍA & A. VIÑA (2011). *Los montes de Tenerife a través de su historia*. Servicio de Publicaciones, Universidad de La Laguna.
- R CORE TEAM (2022) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>

- RANDO, J.C. (2007). New fossil records of choughs genus *Pyrrhonorax* in the Canary Islands: hypotheses to explain its extinction and current narrow distribution. *Ardeola* 54: 185-195.
- ROGERS, H.S., E.R. BUHLE, J. HILLERISLAMBERS, E.C. FRICKE, R.H. MILLER & J.J. TEWKSBURY (2017). Effects of an invasive predator cascade to plants via mutualism disruption. *Nature Communications* 8. 14557.
- ROGERS, H.S., I. DONOSO, A. TRAVESET & E.C. FRICKE (2021). Cascading impacts of seed disperser loss on plant communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 52: 641-666.
- RUMEU, B., D.P. PADILLA & M. NOGALES (2009a). The key role of a Ring Ouzel endemic *Juniperus cedrus* in an insular environment. *Acta Ornithologica* 44: 199-204.
- RUMEU, B., M. NOGALES, R.B. ELIAS, D.P. PADILLA, T. RESENDES, A. RODRÍGUEZ, F. VALDÉS & E. DIAS (2009b). Contrasting phenology and female cone characteristics of the two Macaronesian island endemic cedars (*Juniperus cedrus* and *J. brevifolia*). *European Journal of Forest Research* 128: 567-574.
- RUMEU, B., R.B. ELIAS, D.P. PADILLA, C. MELO & M. NOGALES (2011a). Differential seed dispersal systems of endemic junipers in two oceanic Macaronesian archipelagos: the influence of biogeographic and biological characteristics. *Plant Ecology* 212: 911-921.
- RUMEU, B., M. SEQUEIRA, M. ELLIOT & M.F. GARDNER (2011b). *Juniperus cedrus* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T30327A101032366. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T30327A101032366.en>. Accessed on 18 September 2024.
- RUMEU, B., M. DEVOTO, A. TRAVESET, J. OLESEN, P. VARGAS, M. NOGALES & R. HELENO (2017). Predicting the consequences of disperser extinction: richness matters the most when abundance is low. *Functional Ecology* 31: 1910-1920.
- RUMEU, B. & M. NOGALES (2021). Los bosques de cedro en el parque nacional del Teide, pp. 217-232. In: M. Durbán & J.L. Martín Esquivel (eds.), *Ciencia en el Parque Nacional del Teide*. Cabildo de Tenerife, Publicaciones Turquesa S.L.
- SÁNCHEZ-MARCO, A. (2010). New data and an overview of the past avifaunas from the Canary Islands. *Ardeola* 57: 13-40.
- SANGÜESA-BARREDA, G., A.I. GARCÍA-CERVIGÓN, M. GARCÍA-HIDALGO, V. ROZAS, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, J. MARTÍN-CARBAJAL, R. MARTÍNEZ & J.M. OLANO (2022). Vertical cliffs harbor millennia-old junipers in the Canary Islands. *Ecology* 103: e3633.
- SCHLEUNING, M., J. FRÜND & D. GARCÍA (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant–animal interactions. *Ecography* 38: 380-392.
- SCHUPP, E.W., P. JORDANO, & J.M. GÓMEZ (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188(2), 333-353.
- SERRANO, J.G., A. ORDÓÑEZ, J. SANTANA, E. SÁNCHEZ CAÑADILLAS, M. ARNAY, A. RODRÍGUEZ, J. MORALES, J. VELASCO, V. ALBERTO-BARROSO, T. DELGADO-DARIAS, M. MERCADAL, J. HERNÁNDEZ, M. MORENO, J. PAIS, H. RINGBAUER, M. SIKORA, H. MCCOLL, M. PINO-YANES, M. FERRER & R. FREGEL (2023). The

- genomic history of the indigenous people of the Canary Islands. *Nature Communications* 14: 4641.
- SIMMONS, B.I., W.J. SUTHERLAND, L.V. DICKS, J. ALBRECHT, N. FARWIG, D. GARCÍA, P. JORDANO & J.P. GONZÁLEZ-VARO (2018). Moving from frugivory to seed dispersal: Incorporating the functional outcomes of interactions in plant–frugivore networks. *Journal of Animal Ecology* 87: 995-1007.
- SMITH, K.G. & R.J. ALMEIDA (2019). When are extinctions simply bad luck? Rarefaction as a framework for disentangling selective and stochastic extinctions. *Journal of Applied Ecology* 57: 101-110.
- TEIXIDO, A., L.F. FUZESSY, C.S. SOUZA, I.N. GOMES, L.A. KAMINSKI, P.C. OLIVEIRA & P.K. MARUYAMA (2022). Anthropogenic impacts on plant-animal mutualisms: A global synthesis for pollination and seed dispersal. *Biological Conservation* 266: 109461.
- TELLERÍA, J.L. (2019). Constraints on fruit tracking by birds at the range edge. *Journal of Biogeography* 46: 2289-2298.
- TILMAN, D., R.M. MAY, C.L. LEHMAN, & M.A. NOWAK (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- TRAVESET, A., R. HELENO & M. NOGALES (2014). The ecology of seed dispersal. In *Seeds: the ecology of regeneration of plants communities* (Ed. R.S. Gallagher). CAB International. Pp. 62-93.
- TYLIANAKIS, J.M., E. LALIBERTÉ, A. NIELSEN & J. BASCOMPTE (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143: 2270-2279.
- IUCN. (2022). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1. <https://www.iucnredlist.org>. Accessed on [18/08/2022].
- VALIDO, A. (1999). Ecología de la dispersión de semillas por lagartos endémicos canarios (g. *Gallotia*, Lacertidae). Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias.
- VALIENTE-BANUET, A., M.A. AIZEN, J.M. ALCÁNTARA, J. ARROYO, A. COCUCCI, M. GALETTI, M.B. GARCÍA, D. GARCÍA, J.M. GÓMEZ, P. JORDANO, R. MEDEL, L. NAVARRO, J.R. OBESO, R. OVIEDO, N. RAMÍREZ, P.J. REY, A. TRAVESET, M. VERDÚ & R. ZAMORA (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- VARGAS, P. (2012) Evolución en islas. In: Vargas, P., & R. Zardoya (eds.). *El árbol de la vida: clasificación y evolución de los seres vivos*. Madrid.
- VARGAS, P. & M. LUCEÑO GARCÉS (2024). On the genus *Rosa* (*Rosaceae*) in the Canary Islands: Proposal of three new species. *Flora Montiberica* 89: 89-96.
- VISSER, M.E., A.C. PERDECK, J.H. VAN BALEN & C. BOTH (2009). Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Global Change Biology* 15: 1859-1865.
- WANG, B.C. & T.B. SMITH (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-386.
- WELLER, A.A. & H. REICHERT (2023). On the identity of the Teyde dog-rose (*Rosaceae*): evidence for a new endemic taxon from Tenerife, Spain. *Phytotaxa* 578: 261-274.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Las islas Canarias

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

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

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

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

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

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

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

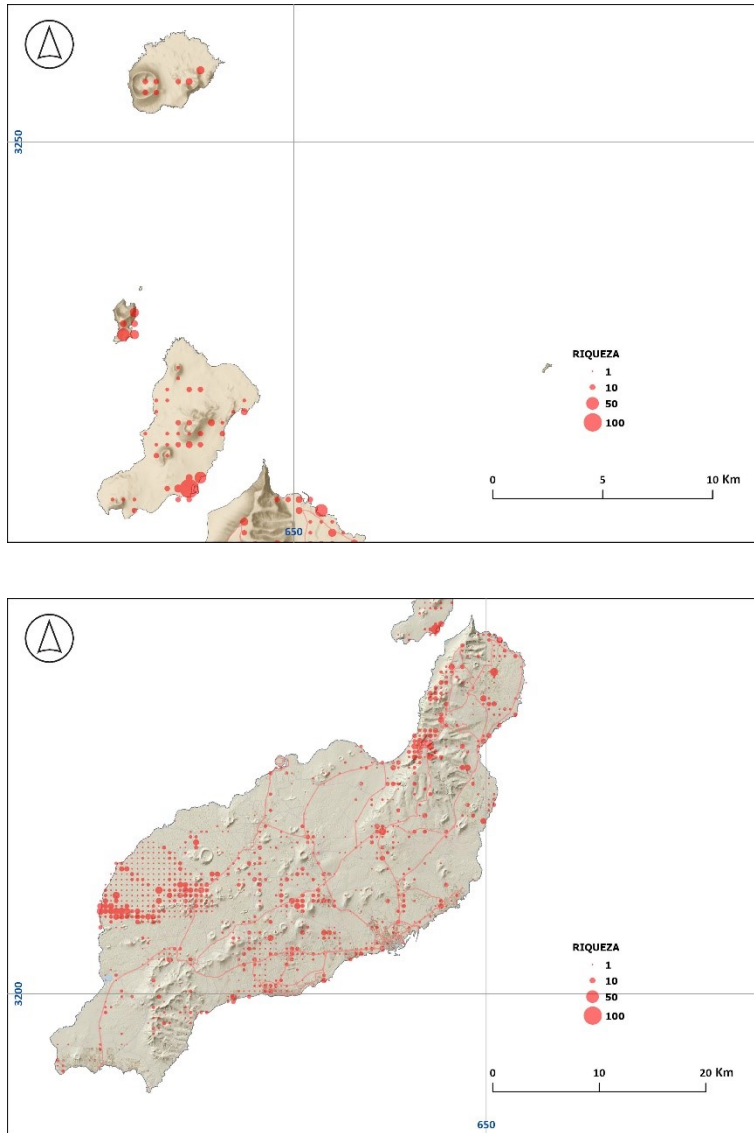


Fig. 1. Mapas de riqueza de especies introducidas para cada una de las islas principales de Canarias. Datos extraídos de BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024). Archipiélago de Chinijo con La Graciosa (arriba) y Lanzarote (abajo). En páginas sucesivas: Fuerteventura, Gran Canaria y Tenerife; y La Gomera,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

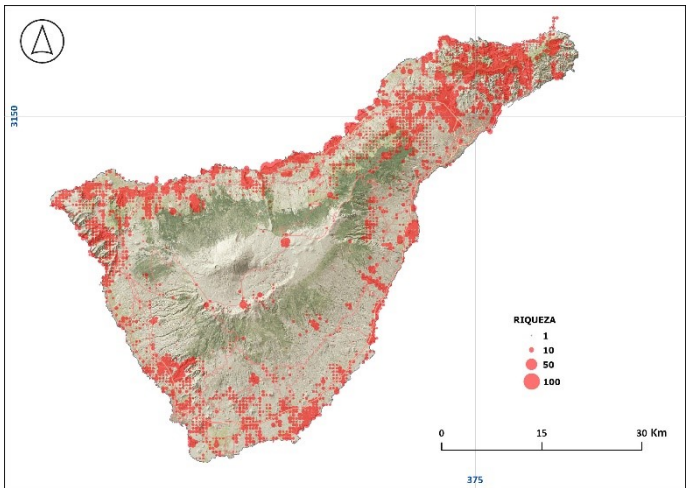
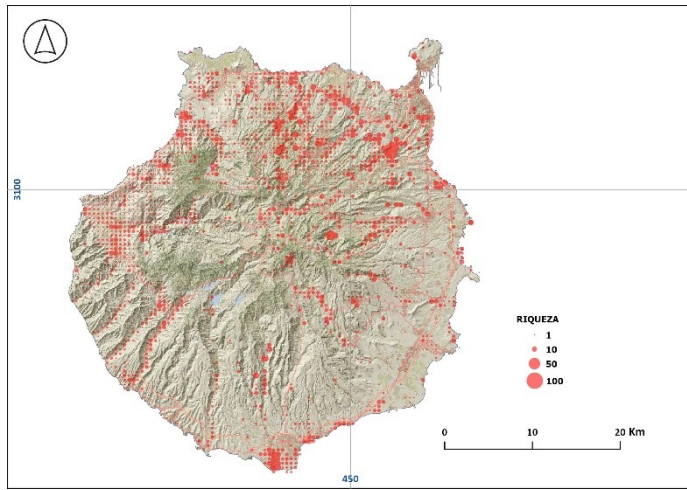
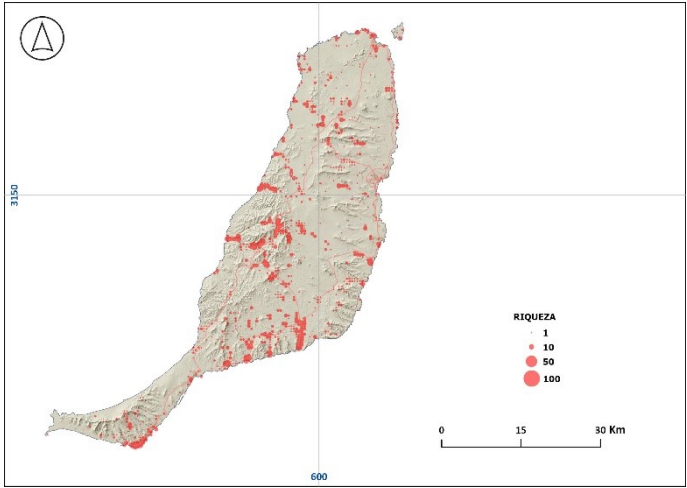


Fig. 1 (cont.)

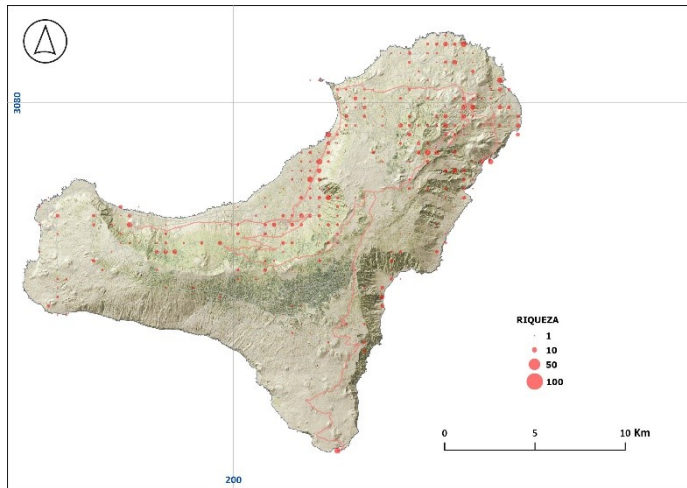
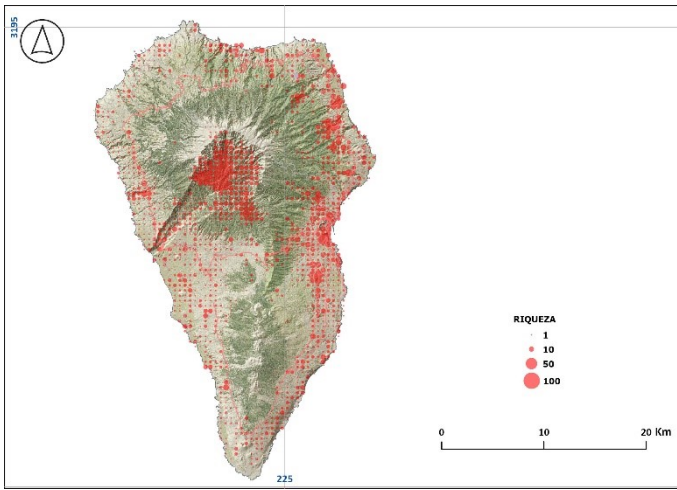
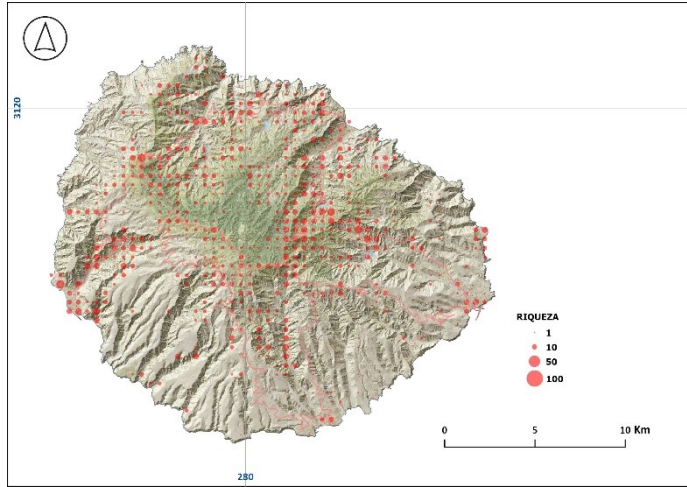


Fig. 1 (cont.)

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

Un origen biogeográfico inesperado

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

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

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

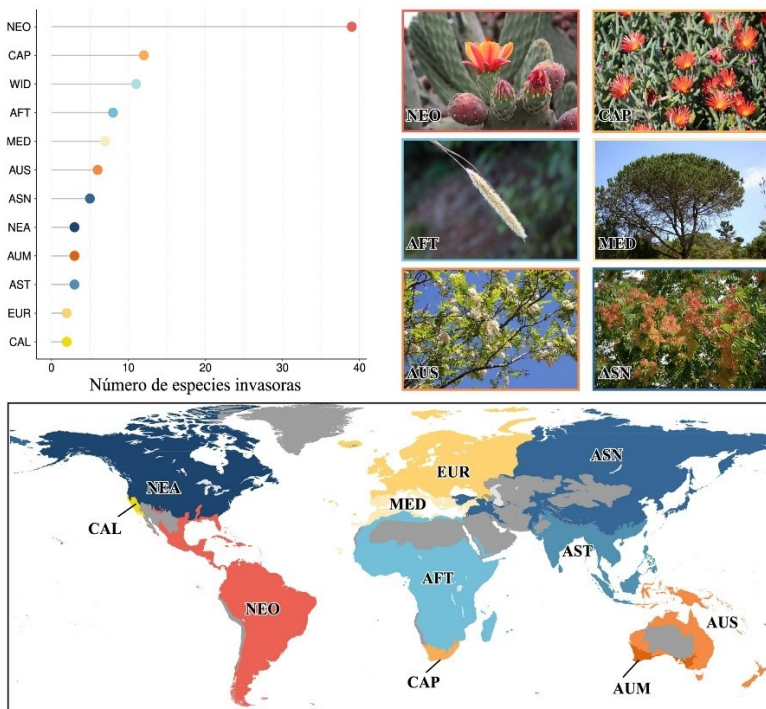


Fig. 2. Origen de las especies invasoras de los ecosistemas canarios. El gráfico de la parte superior izquierda muestra el número de especies invasoras procedentes de cada una de las regiones biogeográficas (mapa). A la derecha, fotos de especies invasoras originarias de las seis primeras regiones biogeográficas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

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

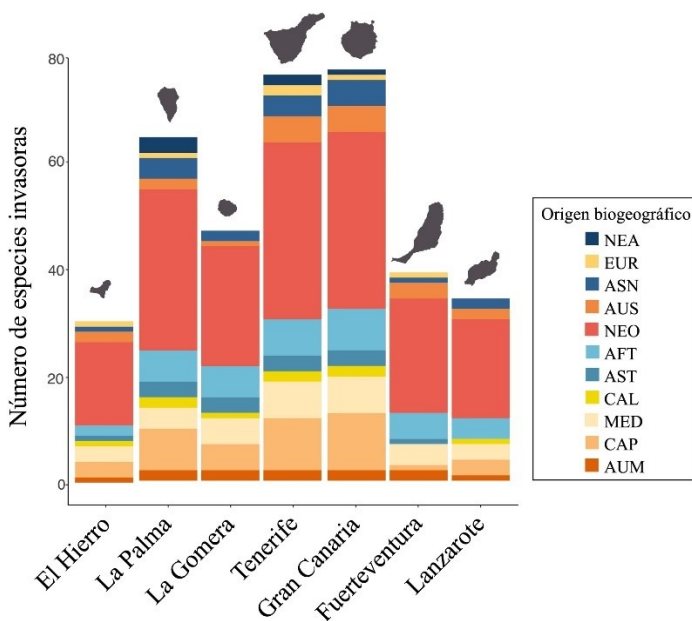


Fig. 3. Origen de las especies invasoras por isla. NEA: Neártico; EUR: Europa Paleártica; ASN: Asia Paleártica; AUS: Australasia; NEO: Neotrópico; AFT: África Tropical; AST: Asia Tropical; CAL: California Mediterránea; MED: Cuenca Mediterránea; CAP: Región Capense; AUM: Australia Mediterránea.

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

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

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

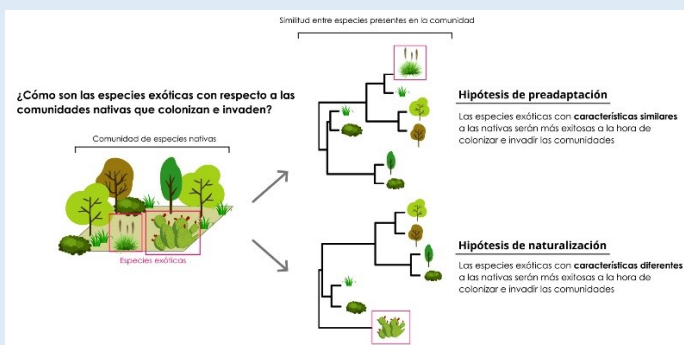


Fig. 4. Representación del Enigma de Naturalización de Darwin detallando las dos hipótesis contrapuestas que lo componen. Una especie introducida que llega a una comunidad nativa puede ser diferente o similar a las especies nativas que componen dicha comunidad. Esas diferencias entre las especies introducidas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

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

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

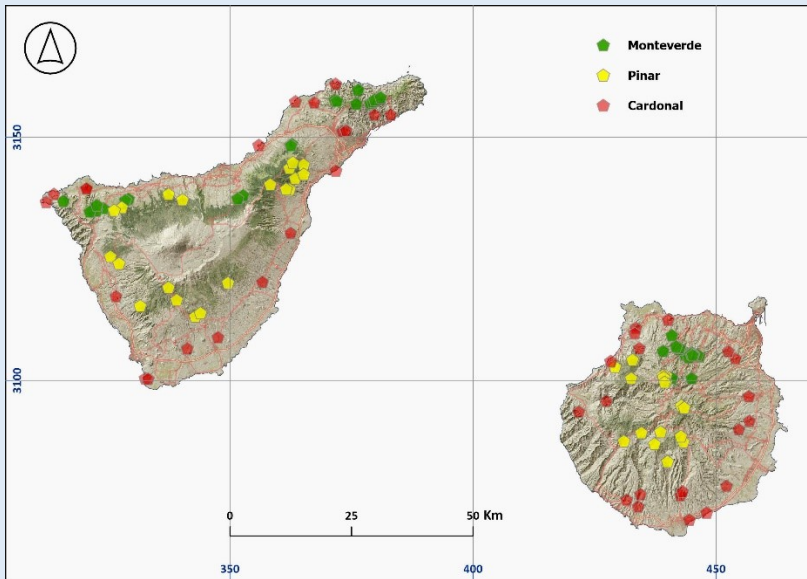


Fig. 5. Distribución de las parcelas muestradas durante el proyecto INVASION en las islas de Tenerife y Gran Canaria. Cada punto representa la localización de dos parcelas de 10x10m (n=240). Los colores representan los tres ecosistemas considerados.

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

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

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

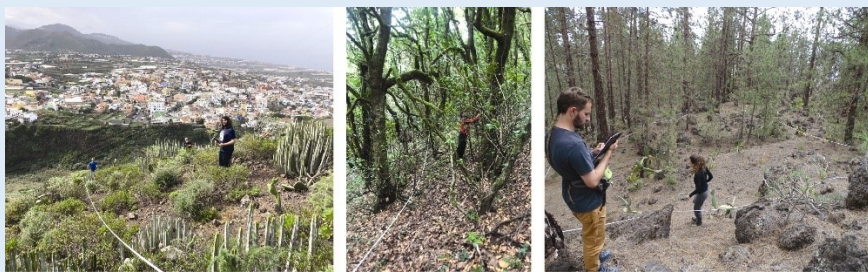


Fig. 6. Fotografías que ilustran el trabajo de campo en los tres ecosistemas estudiados en el proyecto INVASION.

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

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

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

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

Sin señales de saturación en la acumulación de especies invasoras

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

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

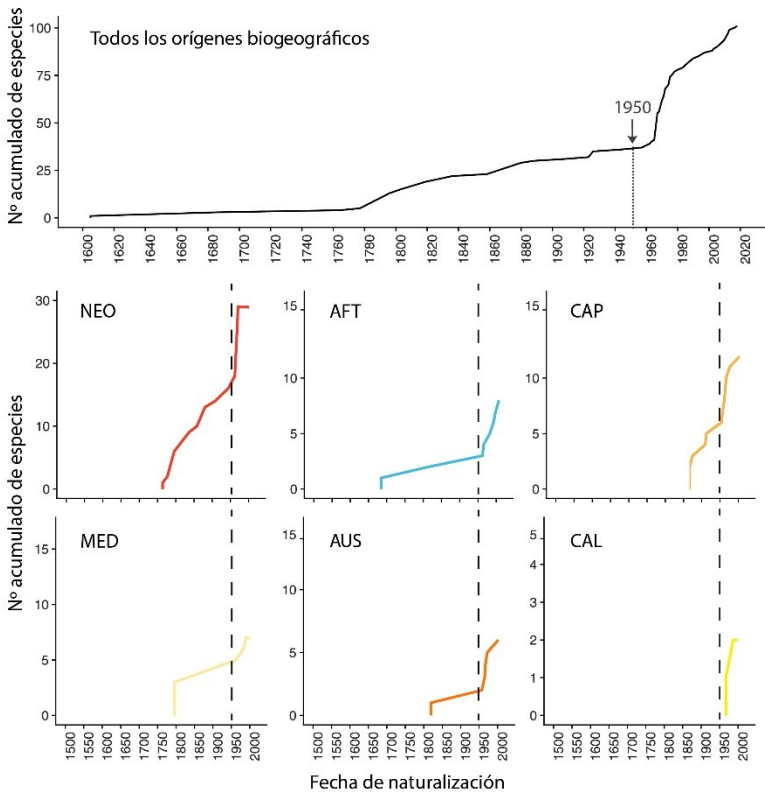


Fig. 7. Curvas de acumulación de especies invasoras según su fecha de naturalización en Canarias. En el gráfico de la parte alta de la figura se muestra la curva de acumulación para todas las especies invasoras, sin considerar su origen biogeográfico. Las curvas de acumulación de las regiones con mayor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

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

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

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

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

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

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

Ensayo: Las introducciones e invasiones en el siglo XXI

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

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

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

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

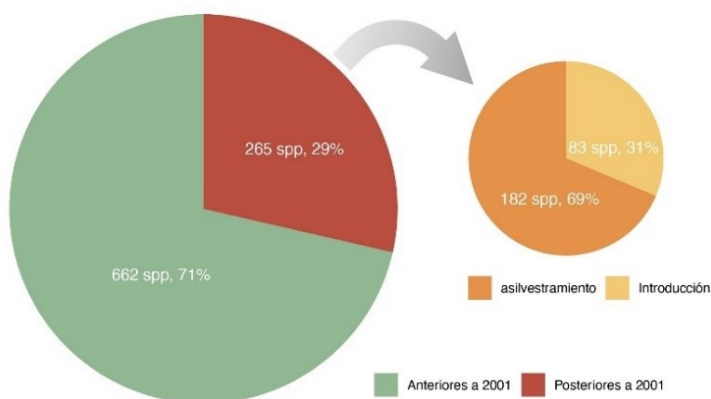


Fig. 8. Introducciónes anteriores y posteriores a 2001 de acuerdo a la comparación del Listado de Especies Silvestres de Canarias, publicado en 2001, y el actual Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias (BIOTA) (Gobierno de Canarias, 2024). De las introducciones recientes, se distinguen si son el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

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

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

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

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

Características de las nuevas introducciones

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

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

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

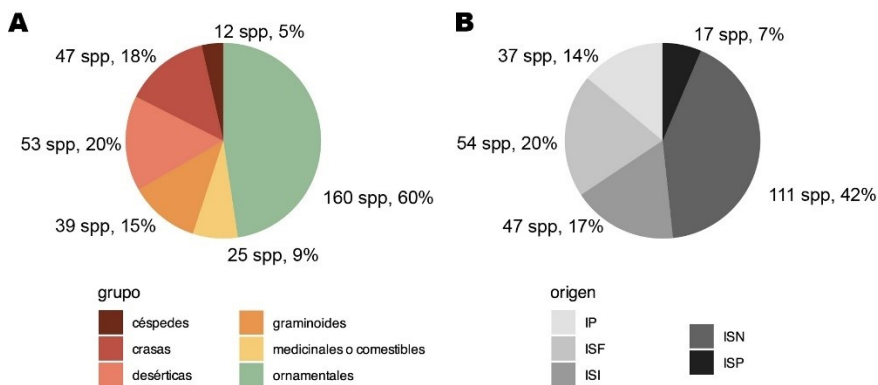


Fig. 9. Distribución de las invasiones e introducciones desde 2001 según BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024), distinguiendo los casos de acuerdo a las características funcionales o ambientales de cada especie o subespecie (A) y a la categoría de plantas introducidas que en la actualidad, septiembre del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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

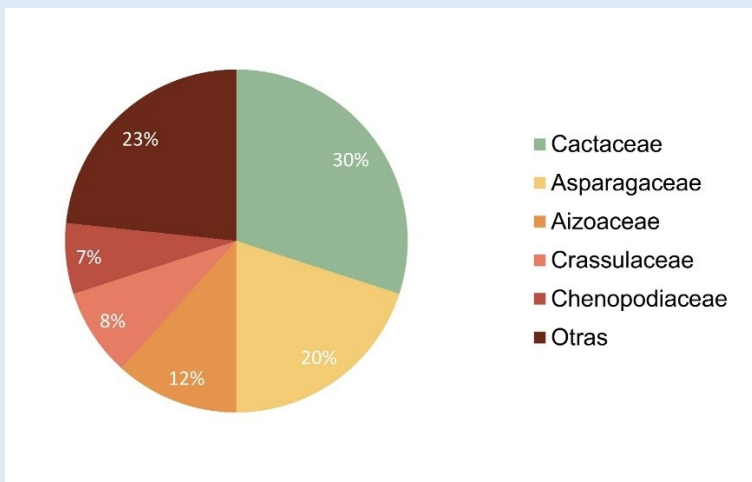


Fig. 10. Composición por familias de las especies y subespecies suculentas o parcialmente suculentas invasoras en Canarias de acuerdo a BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024).

No obstante, esta capacidad para invadir el medio natural no se debe exclusivamente a la suculencia, sino que estas plantas suelen reunir características que les permiten no solo sobrevivir sino prosperar sin la mano humana. Entre estas adaptaciones se encuentra su metabolismo fotosintético, típicamente asociado al Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM) (Fig. 11). A diferencia de las plantas C3, que captan CO₂ y realizan la fotosíntesis durante el día, las plantas CAM han desarrollado la capacidad de almacenar CO₂ por la noche, cuando la pérdida de agua es mínima. Este CO₂ almacenado es utilizado en la fotosíntesis durante el día, manteniendo los estomas cerrados para reducir la transpiración (Griffiths & Males, 2017; Winter & Smith, 2022). Estos rasgos de vida las convierte en unas plantas extraordinariamente eficientes tanto en el uso como en el almacenamiento del agua.

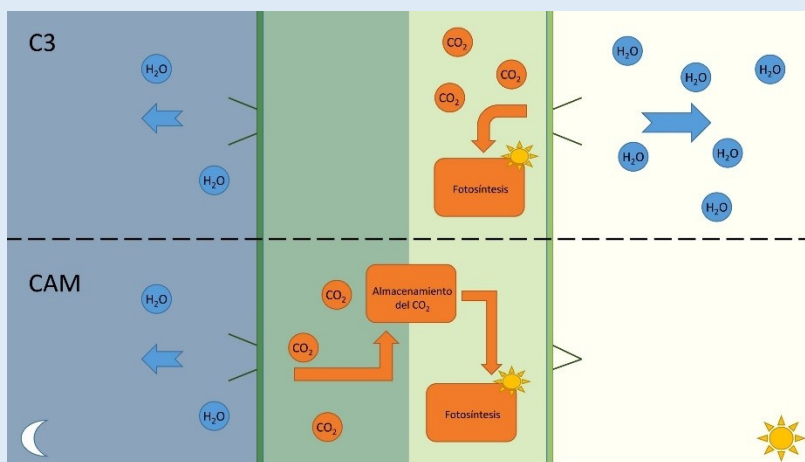


Fig. 11. Comparación del metabolismo fotosintético de las plantas C3 (arriba) y CAM (abajo) con las entradas y salidas de H₂O y CO₂ durante la noche (izquierda) y el día (derecha) junto con el cierre y apertura de estomas.

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

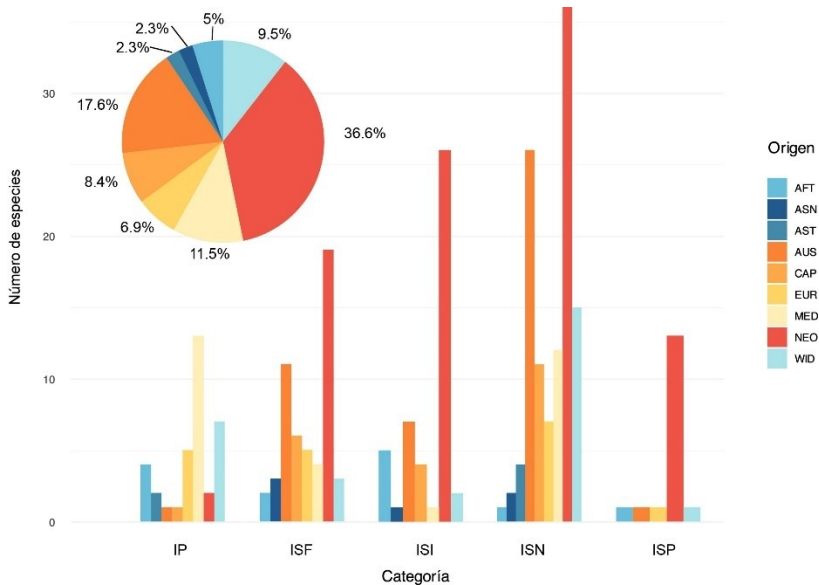


Fig. 13. Origen biogeográfico de las especies y subespecies de plantas que se han incorporado a la base de datos BIOTA (Gobierno de Canarias, 2024) como introducidas desde 2001, en general (diagrama de quesos) y clasificadas a partir de las categorías de introducidas proporcionadas por BIOTA (diagrama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

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

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

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

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

Patrones de distribución y expansión recientes

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Especie	Tipo de corología	Distribución
<i>Agave attenuata</i>	ISF	PGTCL
<i>Atriplex semilunaris</i>	ISI	FLCT
<i>Corymbia ficifolia</i>	ISN	HGTC
<i>Crassula ovata</i>	ISI	HPGTCL
<i>Cylindropuntia prolifera</i>	ISI	GTCFL
<i>Euphorbia hypericifolia</i>	IP	HGTCTF
<i>Ficus microcarpa</i>	ISN	PGTC
<i>Malephora crocea</i>	ISI	HPTCTFL
<i>Opuntia leucotricha</i>	ISI	PTCL
<i>Opuntia microdasys</i>	ISI	HPTCTFL
<i>Oxalis latifolia</i>	ISI	PTCTF
<i>Plumbago auriculata</i>	ISF	PGTC
<i>Portulaca granulatastellulata</i>	ISN	HPTCL
<i>Schinus terebinthifolia</i>	ISP	HTCTF
<i>Turnera ulmifolia</i>	ISF	PGTCTFL
<i>Washingtonia robusta</i>	ISN	PGTCTFL

Conclusiones

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

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

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

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

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

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

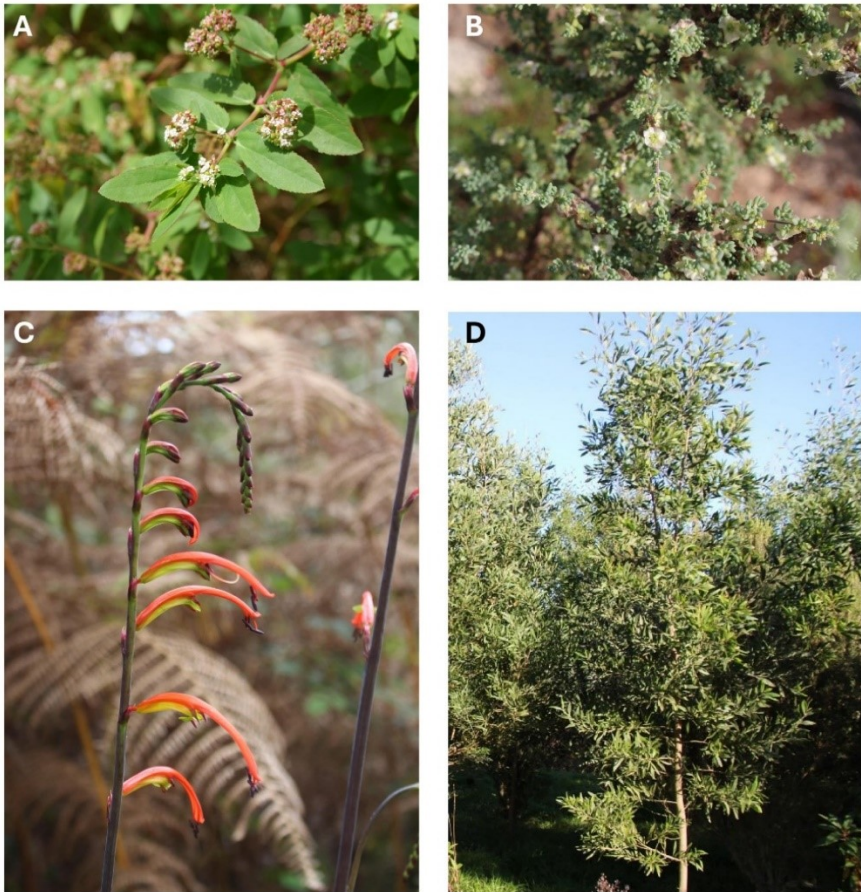


Fig. 14. **A:** *Euphorbia hypericifolia* (Hierba de las golondrinas, América tropical). Hierba extendida en jardines y zonas húmedas del sur. **B:** *Maireana brevifolia* (Mato azul, Australia). Arbusto presente en bordes de carretera y zonas removidas, así como en zonas seminaturales en Fuerteventura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

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

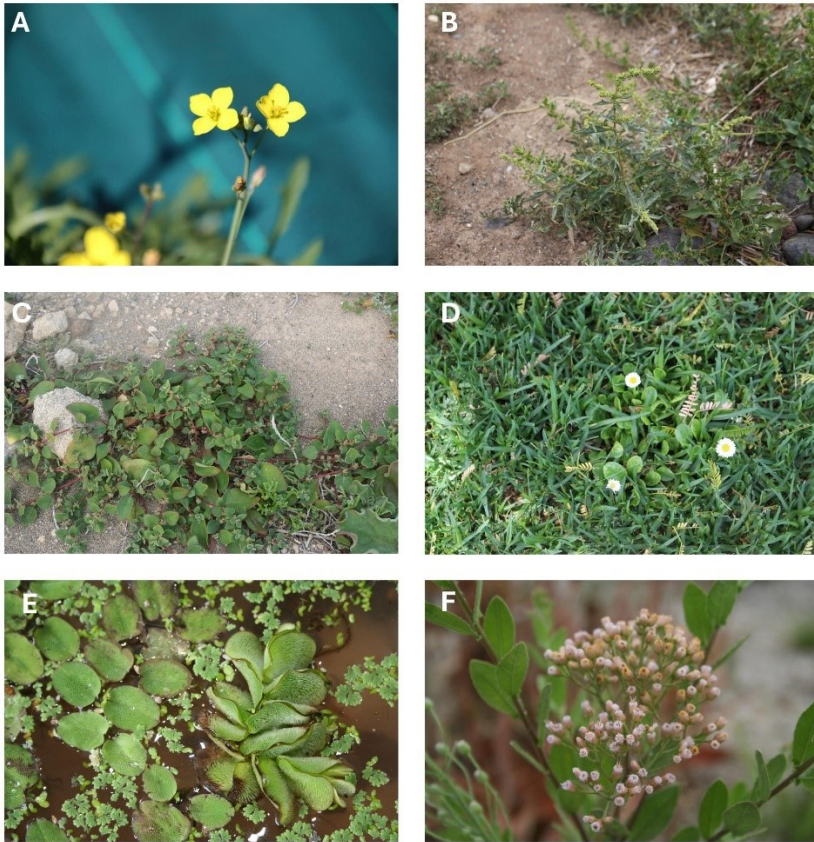


Fig. 15. A: *Diplotaxis tenuifolia* (Rúcula, Europa). Cultivo recientemente introducido en la gastronomía insular. **B:** *Atriplex semilunaris* (Armuelle, Australia). bi-trianual introducida recientemente y presente en cuatro islas. **C:** *Tetragonia echinata* (-, Sudáfrica). Asentada exclusivamente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

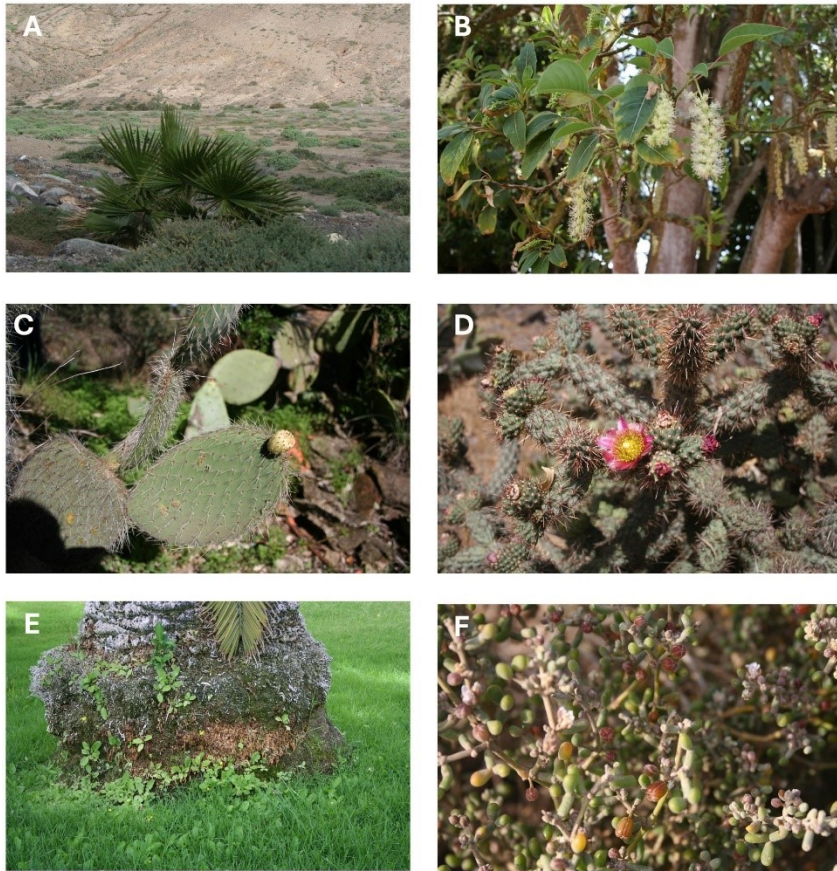


Fig. 16. **A:** *Washingtonia robusta* (Palmera de abanico, México). Cultivada en todo el mundo y asilvestrada en toda Canarias excepto en El Hierro. **B:** *Phytolacca dioica* (Ombú, América tropical). Árbol cultivado desde hace muchos años en Canarias y que recientemente ha empezado a asilvestrarse.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

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

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

Bibliografía

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

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

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

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

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

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

Biblioteca «Semanas Científicas Telesforo Bravo»

J. Afonso

*Vicepresidente de Asuntos Científicos
Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias*

El Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias (IEHC) inició en 2006 la publicación de los libros vinculados a la Semana Científica Telesforo Bravo. Desde entonces, ha publicado cada año en noviembre, un volumen que incluye los artículos de los ponentes que intervinieron en el ciclo del año anterior. Así ha ocurrido a lo largo de los últimos diecinueve años (Fig. 1). En cada ciclo se han tratado cuestiones relacionadas con el medio ambiente, con el ánimo de hacer accesible a la población en general, información científica relevante, procurando utilizar siempre un lenguaje claro y comprensible. Las materias abordadas han sido variadas, pero todas ellas relacionadas con la naturaleza, jugando un papel especial aquellos temas directamente vinculados con las islas Canarias.

Así, por ejemplo, el patrimonio natural de diferentes islas del archipiélago canario fue temática de cinco monográficos dedicados a El Hierro (Pérez de Paz *et al.*, 2013), Lanzarote (Perera Betancort *et al.*, 2015), La Gomera (Navarro Mederos *et al.*, 2016), La Palma (Pais Pais *et al.*, 2018) o Gran Canaria (Alberto-Barroso *et al.*, 2020). También las erupciones volcánicas canarias tuvieron protagonismo en tres libros (Beltrán Yanes *et al.*, 2010; Pérez de Paz *et al.*, 2013; Ancochea Soto *et al.*, 2023). Otras temáticas, como la evolución, el cambio climático, la geología, la biodiversidad, o la ecología fueron los protagonistas (Espinosa García *et al.*, 2007; González Reimers *et al.*, 2008; Anguita *et al.*, 2009; Landeira *et al.*, 2011; Sánchez García *et al.*, 2021; Fernández-Palacios, J.M. *et al.*, 2024). La agricultura canaria (Ríos Mesa *et al.*, 2012), el medio marino (Galindo *et al.*, 2017), la problemática del agua (Marzol Jaén *et al.*, 2019) o el papel de las mujeres en el avance científico (Perdomo Reyes *et al.*, 2022), también fueron materias de análisis y reflexión. Por último, dos volúmenes se centraron en la figura de Telesforo Bravo, uno con el propósito de rendirle homenaje (Coello Bravo *et al.*, 2006), y otro para conmemorar el centenario de su nacimiento (Arnay de La Rosa *et al.*, 2014). En la actualidad la serie acumula 19 títulos, con un total de 96 artículos de los que fueron autores los propios ponentes.

El objetivo principal de este proyecto es la divulgación de la ciencia, manteniendo siempre el imprescindible rigor científico. Para ello nos inspiramos en el buen hacer divulgador del profesor Bravo. Para facilitar la difusión, la versión impresa se ha complementado con la versión digital de cada uno de los documentos (libros y artículos), que están disponibles en el repositorio del Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias.

<https://www.iehcan.com/publicaciones/semana-cultural-telesforo-bravo/>



Fig. 1. Cubiertas de los libros de las Semanas Científicas Telesforo Bravo desde la I a la XIX (2006-2024).

Referencias

- ALBERTO-BARROSO, V.; J.F. BETANCORT LOZANO; J. MANGAS VIÑUELA; M. SALAS PASCUAL; M.Á. PEÑA ESTÉVEZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2020. *Gran Canaria. Las huellas del tiempo*. Actas XV Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- ANCOCHEA SOTO, E.; C. SANGIL; F.M. MEDINA; L. D'AURIA; N.M. PÉREZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2023. *Tajogaite. Enseñanzas de una erupción volcánica (La Palma, otoño 2021)*. XVIII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.

- ANGUITA, F.; E. LUIS BRITO; A. EFF-DARWICH; E. MARTÍN GONZÁLEZ; N.M. PÉREZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2009. *Misterios de la Gea: descifrando los enigmas ocultos en rocas, gases, agua y fuego*. Actas IV Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- ARNAY DE LA ROSA, M.; A. GALINDO BRITO; M. BÁEZ FUMERO; I. SÁNCHEZ GARCÍA; F.J. COELLO BRAVO; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2014. *Cien Años de Don Tele. Celebrando y recordando al sabio y la persona*. Actas IX Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- BELTRÁN YANES, E.; S. SOCORRO; P. OROMÍ; C.E. HERNÁNDEZ PADRÓN; S. ORDÓÑEZ DELGADO; M.C. SOLANA; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2010. *Volcanes: mensajeros del fuego, creadores de vida, forjadores del paisaje*. Actas V Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- COELLO BRAVO, J.; J. AFONSO-CARRILLO; A. MARTÍN; L. SÁNCHEZ-PINTO; J.J. COELLO BRAVO; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2006. *Actas de la Semana Homenaje a Telesforo Bravo*. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- ESPINOSA GARCÍA, L.; J. ARAUJO; O. RODRÍGUEZ DELGADO; G. DELGADO; E. VILLALBA; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2007. *Reflexiones sobre una naturaleza en constante evolución*. Actas II Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; L. DE NASCIMENTO; R. OTTO; M. NOGALES; J. PATIÑO; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2024. *Islas. Espléndidos laboratorios naturales*. XIX Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- GALINDO, I.; E. SANTAELLA ÁLVAREZ; P. MARTÍN-SOSA; R. MARTEL REYES; F. PÉREZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2017. *Investigando el mar. Viaje al planeta agua*. Actas XII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- GONZÁLEZ REIMERS, E.; A. MACHADO CARRILLO; M. SANSÓN; M. DEL ARCO AGUILAR; A. BRITO; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2008. *Naturaleza amenazada por los cambios en el clima*. Actas III Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- LANDEIRA, J.M.; E. BELTRÁN TEJERA; L. MORO; W. WILDPRET DE LA TORRE; J. REYES; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2011. *Biodiversidad: explorando la red vital de la que formamos parte*. Actas VI Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- MARZOL JAÉN, M.V.; M.P. GARCÍA ALONSO; J.J. GONZÁLEZ GONZÁLVEZ; Ó. MONTERROSO-HOYOS; L. VEGA; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2019. *Agua. Reflexiones para una gestión eficaz*. Actas XIV Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- NAVARRO MEDEROS, J.F.; J. MONTESINO BARRERA; E. ANCOCHEA SOTO; J. GARCÍA CASANOVA; Á.B. FERNÁNDEZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2016. *La Gomera. Entre bosques y taparuchas*. Actas XI Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.

- PAIS PAIS, J.F.; J. DE LA NUEZ PESTANA; R.T. GÉNOVA SANTOS; A. SANTOS GUERRA; F.M. MEDINA; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2018. *La Palma. Agua, tierra, fuego y cielo*. Actas XIII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- PERDOMO REYES, I.; S. CLEMENTE; Á. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ; C. RODRÍGUEZ; C. MARTÍNEZ PULIDO; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2022. *Mujeres de la Ciencia*. XVII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- PERERA BETANCORT, M.A.; J.A. REYES BETANCORT; E. MATEO MEDEROS; A. CARRASCO MARTÍN; S. GONZÁLEZ RUIZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2015. *Lanzarote. Naturaleza entre volcanes*. Actas X Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- PÉREZ DE PAZ, P.L.; C. SANGIL; N. AGUILAR SOTO; J.C. HERNÁNDEZ; P.A. HERNÁNDEZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2013. *El Hierro: nacimiento de un volcán*. Actas de la VIII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.
- RÍOS MESA, D.; I. RODRÍGUEZ TORRES; R. CABRERA PÉREZ; F. SABATÉ BEL; M.C. JAIZME-VEGA; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2012. *Agricultura en Canarias: conciliando tradición y ciencia*. Actas VII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz. 205
- SÁNCHEZ GARCÍA, I.; J. AFONSO-CARRILLO; J. COELLO BRAVO; J.J. COELLO BRAVO; J. GONZÁLEZ; J. AFONSO-CARRILLO (Ed.). 2021. *Reflexiones medioambientales en tiempos de un coronavirus*. Actas XVI Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz.