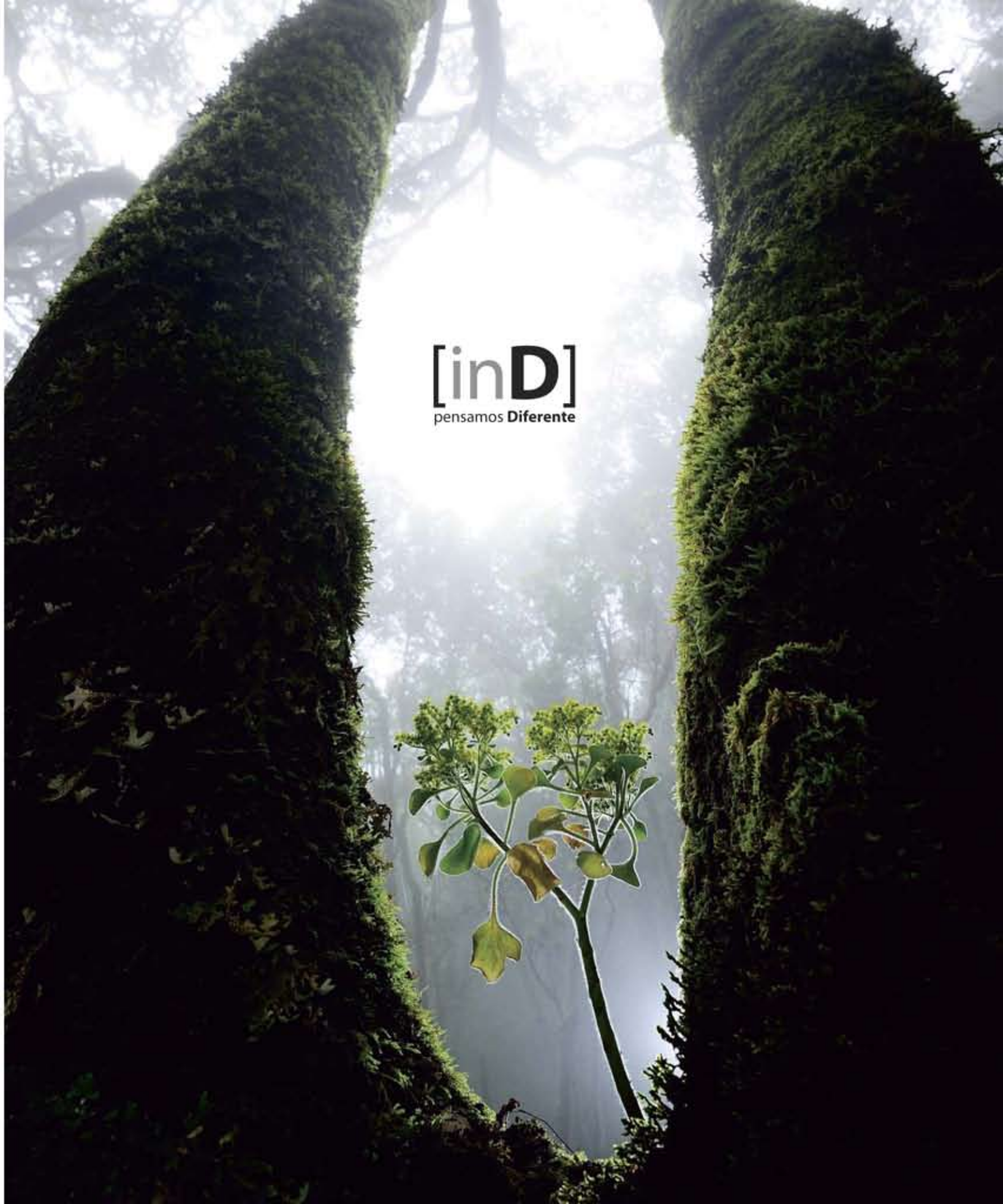


inDiferente

CIENCIA y DIVULGACIÓN

Química en el ambiente

AMENAZA SILENCIOSA
PARA NUESTRA FAUNA



[inD]
pensamos **Diferente**



A José Juan Hernández

Homenajeamos su trabajo y compromiso con esta publicación desde épocas pretéritas. Pretendemos hacer una modesta exaltación de su arte, donde captura y plasma momentos increíblemente únicos. Que el obturador y esa mirada personal y sublime sigan siendo tus armas de batalla. [eDitor].



[NATURALEZA Y BIODIVERSIDAD EN ISLAS OCEÁNICAS]

Las islas oceánicas han jugado un papel primordial en el estudio de muchas cuestiones relacionadas con la ecología y la evolución. Estas especiales tierras volcánicas emergidas de los fondos marinos inicialmente carentes de vida, son colonizadas lentamente por la biota capaz de llegar y establecerse en ellas. Estos procesos de colonización están íntimamente relacionados con características geográficas de las islas, como el tamaño y la distancia al continente; con las particularidades de las especies colonizadoras, como su capacidad de dispersión y establecimiento en el lugar de arribada; y, por último, con las singularidades de los ecosistemas y comunidades insulares que han de ser colonizados. Todos estos condicionantes dan lugar al poblamiento de las islas oceánicas, en las cuales existe un empobrecimiento de especies con respecto a ecosistemas similares en los continentes.

[FOTO: José Juan Hernández]

[DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS]

El alcaudón real es una figura destacada del paisaje cumbrero de la alta montaña tinerfeña. Sus principales rasgos descriptivos son una máscara negra, una larga cola y un pico ganchudo adaptado a la depredación, semejante al de las rapaces. Los estudios relacionados con la ecología trófica de las especies permiten el conocimiento de muchas de las interacciones que se producen en los ecosistemas, facilitando la detección de especies clave, claramente influyentes en el mantenimiento y en el equilibrio de otras muchas especies. En las islas Canarias, tanto alcaudones como cernícalos pueden actuar como dispersores secundarios de semillas al depredar sobre los lagartos frugívoros del género *Callotia*. Esta interacción produce un proceso de doble endozoocoria (proceso de dispersión de las semillas mediante frugívoros), con diversas consecuencias para las semillas.

[FOTO: José Juan Hernández]



[HECHAS PARA VOLAR]

Las aves son el grupo de vertebrados con mayor diversidad y mejor representación en las islas Canarias. Las particularidades de las avifaunas insulares permiten, como consecuencia del aislamiento geográfico, la formación de especies y subespecies endémicas. La alta especialización de las aves en ambientes concretos, la reducción del tamaño de las puestas con respecto a las aves continentales, las distribuciones restringidas y la alta fragilidad de las poblaciones y sus hábitats son factores que acenúan el peligro de extinción.

[FOTO: José Juan Hernández]



[LAS AVES MIGRATORIAS: TURISTAS ALADOS]

No somos los únicos seres que ven en este archipiélago un lugar ideal para vivir; hay más visitantes excepcionales que año tras año acuden a pasar el invierno o pasan simplemente una corta temporada. Canarias forma parte de una importante ruta migratoria para millones de aves que todos los años se mueven entre el continente europeo y el africano, con más de 300 especies ya citadas. Algunas, como el martinete común *Nycticorax nycticorax*, decidieron quedarse más tiempo y comenzaron a nidificar hace más de una década en las islas de Tenerife y Gran Canaria.

[FOTO: José Juan Hernández]





inDiferente n.º 22, junio del 2016

Fotos de cubierta y contracubierta respectivamente:
José Juan Hernández y Roberto Duque Cranny

Fotos de las páginas 1, 2, 15, 206 y 208:
José Juan Hernández

Foto de la página 17: Alejandro Betoret

Para contactar con la redacción de esta publicación, diríjase al Centro de Educación Ambiental Municipal del Excmo. Ayuntamiento de La Orotava.

Tfnos.: 922 32 44 44 ext. 575 | 618 105 173
www.laorotava.es
nicolasmj@villadelaorotava.org

ISSN: 1885-5172
Depósito legal: TF 395-2016
Impresión: Gráficas Sabater

Esta publicación no se responsabiliza de las opiniones y los textos de sus colaboradores ni se identifica necesariamente con aquellos, como tampoco de las imágenes utilizadas por los autores en sus artículos. Queda prohibida la reproducción total o parcial de la presente publicación con fines mercantiles o comerciales, así como la edición de sus contenidos, en cualquier proceso reprográfico, fónico, electrónico, mecánico, fotocopia o cualquier otra forma de impresión sin la autorización escrita previa del editor y de los autores.

Editor y coordinador

Nicolás Martín

Asesor científico

David P. Padilla

Comité editorial

David P. Padilla y Nicolás Martín

Diseño editorial

Ángel Morales

Corrección de textos

Darío Cedrés Castro

Fotógrafos

José Juan Hernández, Domingo Trujillo, Beneharo Rodríguez, Nicolás Martín, Pedro Oromí, Roberto Duque Cranny, Alejandro Betoret, Norberto Ruiz-Suárez, Samuel García, Antonio J. Pérez, Lea de Nascimento, Beneharo Rodríguez, Rubén Barone, Guillermo López, Jorge Saavedra Bolaños, Ramón Gallo Barneto, Clara Patiño Martínez, Cristian Rodríguez Vega, Ana Portero, Joseph Burgess, Alan Greensmith, Troy L. Best, Juan Carlos Rando, Fabrice Brecias, Björn Gudmundsson, Tomás G. Gunnarsson, Jonay Cubas, Víctor Garzón-Machado, Marta López Darias, Ángel Palomares, Paulo Borges, Fernando Pereira, Antonio Machado, Artur Serrano, Javier Torrent, Enésima Mendonça y Pedro Cardoso.

Editan

Excmo. Ayuntamiento de La Orotava
Concejalía Delegada de Medio Ambiente
Centro de Educación Ambiental Municipal

Copyright

Autores y Centro de Educación Ambiental Municipal

Agradecimientos

Quiero mostrar mi más sincero agradecimiento a los amigos José J. Hernández y Domingo Trujillo, quienes, haciendo gala de su enorme generosidad, han cedido una importante cantidad de material gráfico de extraordinaria calidad. A David P. Padilla, por la inestimable profesionalidad que, de forma eficaz, viene desempeñando en el comité editorial desde hace algunos años. A Roberto Duque y Yéssica Pérez, por la fotografía de la contracubierta y el texto que la acompaña. A Alejandro Betoret y Beneharo Rodríguez, por su colaboración cediendo, una vez más, fotografías para ilustrar algunos artículos. A Juan Carlos Illera, por sus siempre bien recibidas contribuciones desde diferentes ámbitos y por su esencial papel como «agente dispersor a corta y larga distancia» de los contenidos de esta publicación. A Pedro Oromí, por facilitar excelentes fotografías para ilustrar varios artículos. A Ángel Morales y Darío Cedrés, por su asesoramiento y acertados comentarios para afrontar la compleja labor de dar carácter a esta publicación. Las importantes aportaciones de los investigadores canarios Aurelio Martín, Alfredo Valido, Juan Carlos Rando, Manuel Nogales, Lázaro Sánchez Pinto y Juan Carlos Illera, hechas en un momento crucial, cimentaron hace ya mucho tiempo una nueva etapa editorial de esta publicación. Como siempre, y desde los inicios de esta aventura editorial, a Salomé Báez, por el incondicional y anónimo apoyo prestado durante el proceso de gestación de la presente edición. Para terminar, quisiera dar también las gracias a todos los lectores que nos muestran su cariño y nos impulsan a continuar trabajando en este pequeño y, para mi persona, necesario proyecto editorial.



CUMPLIMOS
[20]
AÑOS
1996-2016

EDITORIAL

20 años de un legado en continua evolución

Se me ha conferido la prerrogativa de volver la vista atrás y elaborar una pequeña reseña histórica sobre esta publicación, medio de difusión del Centro de Educación Ambiental Municipal (CEAM) del Excmo. Ayuntamiento de La Orotava. Esbozaré someramente parte de su trayectoria desde sus orígenes, no libres de dificultades y escollos que se han sabido sortear exitosamente con la contribución significativa de destacados colaboradores.

Han pasado veinte años desde la aparición del primer ejemplar de la revista EL INDIFERENTE, en enero de 1996. Durante una década, una experiencia educativa denominada Taller Municipal de Medio Ambiente canalizó una parte de las inquietudes ambientales de los jóvenes del municipio de La Orotava. La intervención dentro de la sociedad orotavense fue muy enriquecedora cualitativamente por las transformadoras aportaciones que los destinatarios desarrollaron, con una clara orientación para facilitar la participación ciudadana en la mejora y conservación del patrimonio. De aquella época no solo quedan buenos recuerdos, sino que aún permanecen vigentes procesos en continua evolución. Progenitores de acciones no exentas de cierto atrevimiento, hoy en día

son valiosos referentes en sensibilización ambiental. INDIFERENTE, la publicación decana de la Comunidad Autónoma de Canarias en la que se han publicado artículos de divulgación científica sobre los ecosistemas insulares terrestres y marinos, y la celebración de las prestigiosas jornadas de formación Telesforo Bravo son solo algunas de las propuestas que han formado parte de una experiencia de aprendizaje compartido.

Desde entonces, la publicación obedece a la iniciativa editorial de la necesidad de ofrecer un marco de comunicación e intercambio plural de información en el ámbito de la divulgación científica. A lo largo de su existencia, ha logrado consolidarse en el panorama divulgativo canario como un referente, superando un áspero y duro periodo económico e intenta ser un punto de encuentro entre quienes hacen ciencia y quienes se interesan por ella.

A lo largo de estos años hemos vivido intensamente el desarrollo de una idea, de un proyecto con el objetivo global y la fidelidad del compromiso inicial de servir como vehículo de comunicación para la preservación de la biodiversidad en islas oceánicas. En el transcurso de estas dos décadas, un número importante de prestigiosos investiga-

dores y excelentes fotógrafos ha propiciado conferir a la publicación contenidos de mucha calidad.

Acercar a la ciudadanía estos procesos de investigación no ha sido una tarea fácil. Hemos tratado de aproximar, de forma amena y sin perder de vista el rigor científico, los resultados del trabajo silencioso, largo y muchas veces arduo que realizan los investigadores. La difusión de la ciencia no solo se propone como objetivo la transmisión de conocimientos científicos, sino que también debe y puede contribuir a sensibilizar sobre ese patrimonio natural heredado que en muchas ocasiones, trágicamente, se encuentra en graves problemas de conservación.

Arraigado este proyecto editorial ha sido un proceso cuya prioridad ha estado centrada en hacer partícipes a los demás de un afán común, de envolverles en la ilusión de una aventura de comunicación y contagiarles de lo que es posible en medio de tantos imposibles: consolidar una modesta iniciativa editorial dentro de una institución de ámbito municipal.

Lo más importante, tal vez, lo constituye la esencia de la que se nutre este proyecto: la imprescindible aportación de sus colaboradores. Sin su destacada presencia este medio no tendría ni el valor ni

la repercusión que está consiguiendo. Me refiero a esos pioneros que apostaron, en un momento crucial, por divulgar a través de este medio una serie de conocimientos que han contribuido de forma significativa a mejorar la percepción sobre la biodiversidad insular. Su constancia ha conseguido vislumbrar un pasado, un presente y un futuro que pretenden no dejar indiferente a nadie.

Hemos repensado la publicación para dotarla de una nueva imagen y de un nuevo diseño, imprimiéndole carácter, reorganizando los contenidos e incorporando nuevas secciones. Mediante estas innovaciones pretendemos facilitar su comprensión para que así disfruten de sus contenidos de una forma más atractiva.

Cumplimos veinte años y, lógicamente, aspiramos a que los lectores compartan con nosotros la tarea de evaluar el trabajo que realizamos. Les invitamos a mejorar los contenidos con sus comentarios, sugerencias y valoraciones de nuestra labor. En definitiva, son justamente ustedes la prioridad de esta publicación y son sus inquietudes las que marcarán nuestra línea de actuación.

Para terminar, quisiera agradecer de forma sincera y mostrar mi más cálido abrazo a todas las personas que, de una u otra manera, han contribuido de forma notable con su trabajo al desarrollo de este ilusionante y comprometido proyecto editorial desde sus comienzos.

NICOLÁS MARTÍN

[eDitor]



PRESENTACIÓN

INDIFERENTE cumple años, y son nada más y nada menos que veinte. A lo largo de este tiempo se han publicado en sus páginas importantes artículos de divulgación científica sobre los ecosistemas insulares terrestres y marinos, prestando especial atención a los archipiélagos macaronésicos, de los cuales las islas Canarias forman parte importante en cuanto a investigación se refiere. Mientras, por desgracia, otras publicaciones canarias han desaparecido, esta ha sabido mantenerse a lo largo del tiempo, en buena medida gracias a la constancia en el trabajo, el empeño y el gran interés de su editor y coordinador, Nicolás Martín, y su equipo de colaboradores, junto con un compromiso institucional firme por mantenerla viva.

Para mí es un verdadero honor como responsable político presentar el número 22 de INDIFERENTE, en esta edición especial por su vigésimo aniversario. Ha sido un año de intenso trabajo pero muy ilusionante a la vez, logrando conformar una magnífica publicación de divulgación científica, con un nuevo formato y una imagen renovada y sugerente tanto en su presentación como en la estructuración de los contenidos y la maquetación, con un material gráfico espectacular, cuidando hasta el más mínimo detalle.

El Ayuntamiento de la Villa de La Orotava, a través de su Centro de Educación Ambiental Municipal (CEAM), es plenamente consciente de la transcendencia que tiene esta

publicación, seguramente a sabidas del importante patrimonio natural que posee nuestro municipio —y, por extensión, las islas Canarias— y con el que convivimos cada día. Por ello, consideramos fundamental para la conservación de nuestros ecosistemas la divulgación de los trabajos aquí presentados por científicos e investigadores de reconocido prestigio, contrastados rigurosamente y que servirán como manuales de consulta para profesionales de la rama, jóvenes científicos, naturalistas y público en general sensibilizado con un entorno frágil y al que el factor del cambio climático también afecta exponencialmente y de forma muy singular.

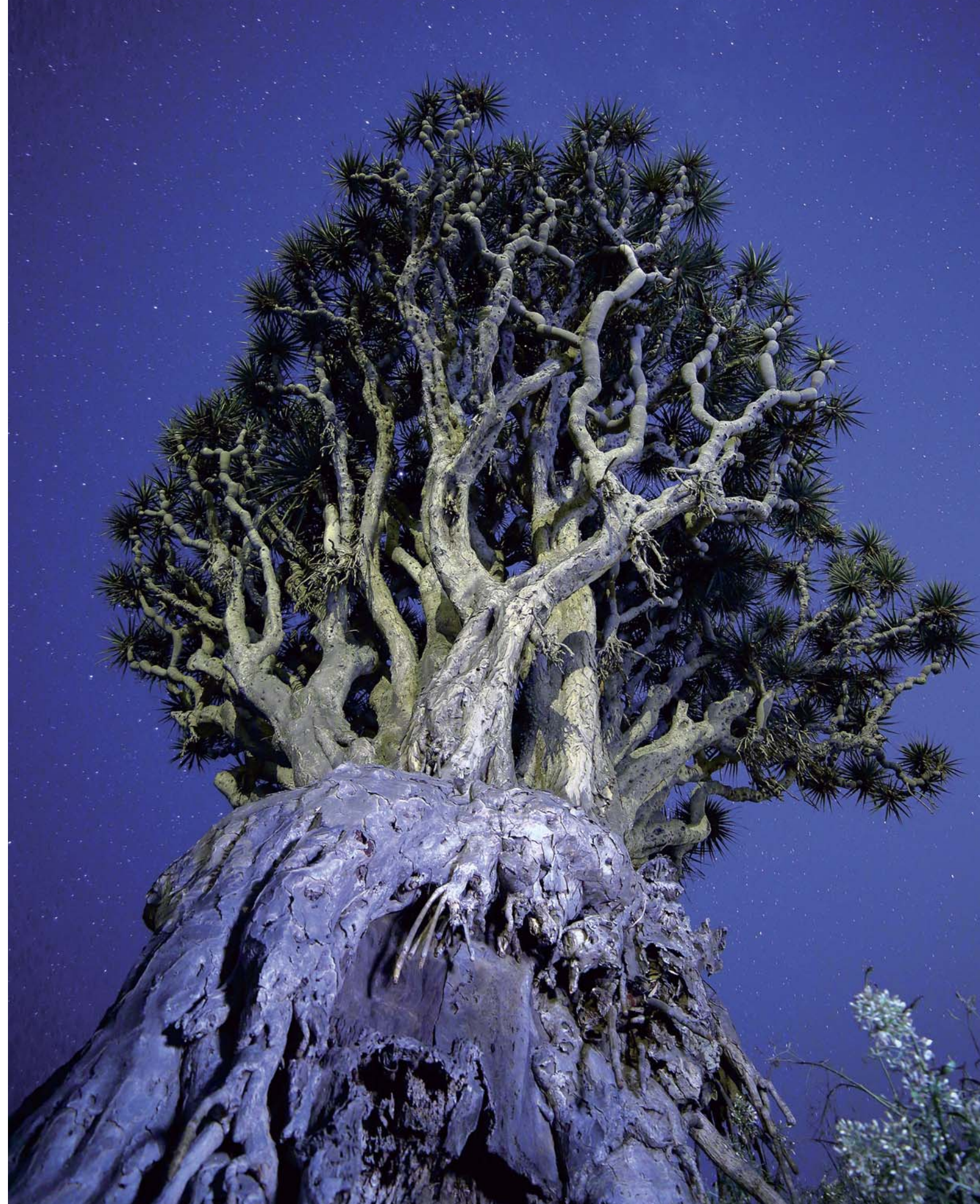
En esta ocasión, los lectores penetrarán en las entrañas del medio subterráneo del Parque Nacional del Teide gracias a un estudio desarrollado por el Grupo Investigaciones Entomológicas de Tenerife (GIET); harán un viaje en el tiempo de nada menos que de 10 000 años al pasado, concretamente a los antiguos bosques de las islas Canarias. El vuelo de los herrerillos canarios nos ayudará a desenredar su complicada historia evolutiva y conoceremos los poderes del pino canario para sobrevivir entre volcanes. Tendrán que hacer un esfuerzo por intentar recordar a los pájaros olvidados de la Macaronesia. Estudiaremos mejor al enemigo invasor, el conejo europeo, con el objetivo de poder derrotarlo; conocerán a los llamados escarabajos armadura, que les contarán tanto su increíble

éxito evolutivo como las serias dificultades de supervivencia que atraviesan; e intentaremos que la intrusa serpiente real de California, que habita actualmente en nuestro jardín de las Hespérides, vuelva a su lugar de procedencia. También observarán la modificación del paisaje y el empobrecimiento de la biodiversidad insular que han producido las cabras asilvestradas, además de los graves problemas de conservación que ocasionan en las islas los aparentemente «inofensivos» gatos. Sabremos todo lo que hay que saber sobre las agujas colinegras de Islandia y, por último, sobre un más que interesante trabajo acerca de una amenaza invisible para la biota canaria con el acertado título de «Química en el ambiente».

En estos veinte años de la revista INDIFERENTE, decana de las publicaciones canarias y muy valorada por la comunidad científica, el interés municipal y de las personas que la han hecho realidad no ha sido otro que tener un compromiso con la divulgación científica, un compromiso por mejorar el conocimiento de la ciudadanía, con el claro objetivo de cuidar y preservar en el tiempo y para las generaciones futuras unos recursos naturales escasos, una belleza visual singular asociada a estos frágiles ecosistemas insulares y una biodiversidad única, de la que **todos** formamos parte.

LUIS PERERA GONZÁLEZ

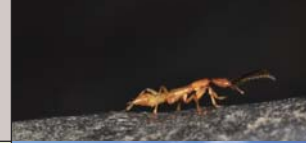
[Concejal delegado de Medio Ambiente]



[SUMARIO]



[20-23]	SABER MIRAR
[24-25]	CANARIAS INVESTIGA
[26-41]	QUÍMICA EN EL AMBIENTE AMENAZA SILENCIOSA PARA NUESTRA FAUNA
[42-55]	MORADORES EN EL REINO DEL SILENCIO EL MEDIO SUBTERRÁNEO EN EL PARQUE NACIONAL DEL TEIDE
[56-71]	LOS BOSQUES DEL PASADO EN LAS ISLAS CANARIAS UN VIAJE DE 10000 AÑOS
[72-87]	DESENREDANDO LA COMPLICADA HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS HERRERILLOS CANARIOS
[92-99]	EL PINO CANARIO UN SUPERVIVIENTE ENTRE VOLCANES
[100-113]	LOS PÁJAROS OLVIDADOS LOS GRANÍVOROS EXTINTOS DE LA MACARONESIA
[114-125]	IMPACTO DE LAS CABRAS ASILVESTRADAS RESULTADOS OBTENIDOS POR EL PROYECTO LIFE+ INAGUA
[126-141]	CULEBRA REAL DE CALIFORNIA UNA INTRUSA EN EL JARDÍN DE LAS HESPERIDES
[142-153]	GATOS EN ISLAS UN PROBLEMA GLOBAL DE CONSERVACIÓN
[154-167]	LA ECOLOGÍA DE LAS AGUJAS COLINEGRAS DE ISLANDIA EXPANSIÓN POBLACIONAL, MIGRACIÓN Y GUERRA DE SEXOS
[168-193]	EL CONEJO EUROPEO EFECTOS DE UNA ESPECIE INVASORA EN CANARIAS
[194-205]	ESCARABAJOS ARMADURA ENTRE ÉXITO EVOLUTIVO Y AMENAZA ECOLÓGICA EN LA MACARONESIA



SABER MIRAR

Exige un plus de reflexión, deleite, confianza en que existe algo más allá de lo meramente sensorial. Requiere saber extraer de la realidad la naturaleza imperceptible y reivindicar ser uno mismo, mirar con la mente, con el alma, no solo con los ojos. Lo esencial es invisible a una mirada insustancial...

[JOSÉ] JUAN HERNÁNDEZ

Como fotógrafo profesional especializado en fotografía de naturaleza, mis conocimientos sobre el medio natural de las islas Canarias, unidos a una metodología adecuada para cada situación y a muchos años de experiencia, me han ayudado al captar momentos únicos en el comportamiento de muchas especies. Mis trabajos han sido publicados en más de un centenar de ocasiones en diferentes medios, entre los que destacan revistas como *National Geographic* y *Geo*, libros como *La Naturaleza de España* y *Fauna Canaria*, o la prestigiosa enciclopedia *Handbook of the Birds of the World*. Durante estos últimos años, mis imágenes han sido galardonadas en diferentes concursos nacionales e internacionales de fotografía de naturaleza, como Montphoto, GDT, Asferico, Glanzlichter y Oasisphoto.



[SABER MIRAR]

[ALEJANDRO BETORET]

Soy un apasionado de la naturaleza y la ornitología desde muy temprana edad. Tomé contacto con la fotografía de aves por primera vez a los 10 años y, desde ese momento, se convirtió en una de mis grandes pasiones. Con el paso del tiempo, comencé a experimentar dentro del mundo de la imagen y con la llegada de la fotografía digital, se abrieron nuevas posibilidades en el campo creativo. He publicado imágenes en diversos libros y revistas de prestigio relacionados con el medio natural canario y he obtenido varios premios y galardones en concursos fotográficos nacionales e internacionales.



CANARIAS INVESTIGA

Apuesta que pretende propiciar un encuentro con la ciencia y la innovación, buscando conocer y observar, razonar y experimentar, para generar preguntas, hacer hipótesis o deducir principios, y obtener respuestas que nos ayuden a entender el universo que nos rodea, y avanzar hacia un futuro con bases sólidas.



EL IMPACTO HUMANO EN LOS ECOSISTEMAS MARINOS

Gran parte de nuestro esfuerzo lo hemos encauzado a estudiar los efectos de los impactos humanos en los ecosistemas marinos, investigando fenómenos como la sobrepesca y la acidificación de los océanos.

[DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL (CIENCIAS MARINAS) ULL]

Los investigadores, de izquierda a derecha: el Dr. José Carlos Hernández, la Dra. Marta Sansón Acedo y Laureano González González-Granda, doctorando FPI del proyecto BLUEROCK. Otros miembros importantes de este proyecto son Celso A. Hernández y los Dres. Julio Afonso, Carlos Sangil y Alberto Brito.

Teniendo en cuenta que estos impactos ocurren en un ambiente multidimensional y que están ligados a otros estresores, también estamos interesados en conocer los efectos sinérgicos o antagónicos del aumento de las temperaturas, la radiación ultravioleta, la contaminación, la eutrofización, la pérdida de hábitat y las especies invasoras. Una de las líneas más importantes del grupo ha sido el estudio de la biología y la dinámica de las poblaciones de equinoideos, en especial aquellos capaces de transformar el hábitat, generando un colapso de los bosques de macroalgas que da paso a ecosistemas empobrecidos, conocidos en Canarias como *blanquizales*.

Se han explorado diversos aspectos del ciclo de vida de estas especies clave, como, por ejemplo, el desarrollo larvario, el asentamiento, la reproducción, el crecimiento y la mortalidad. En cuanto a la ecología de comunidades, hemos investigado las causas del establecimiento y estabilidad de estos ecosistemas degradados, interesándonos particularmente aquellos estresores de origen humano. En este sentido, hemos trabajado intensamente en las reservas marinas de Canarias, ya que son experimentos ecológicos a gran escala donde se pueden estudiar las dinámicas de las comunidades marinas en ausencia de seres humanos.

Del estudio de las larvas de invertebrados a los ecosis-

temas marinos, el objetivo principal de nuestra investigación es promover un conocimiento científico de calidad que ayude a identificar las acciones más adecuadas en el medio marino y así mantener los importantes servicios que nos ofrece, como son la producción de oxígeno, absorción de CO₂, disponibilidad de recursos pesqueros, etc.; por lo que la conservación marina está presente de manera transversal en todos nuestros estudios. Con la investigación y la docencia buscamos generar una conciencia ecológica que ayude a comprender el funcionamiento y la importancia de conservar la vida en los océanos.

GRUPO DE ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN EN ISLAS

El Grupo de Ecología y Evolución en Islas (GEEI) se creó con el objetivo de desarrollar estudios ecológicos y evolutivos en el ámbito de las islas macaronésicas. Se centran fundamentalmente en la ecología, la evolución, la biogeografía y la biología de la conservación.



Este grupo de investigación se constituyó en mayo del 2004 en el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología en La Laguna, el único centro del Consejo Superior de Investigaciones Científicas en las islas Canarias. La idea básica fue iniciar una línea sobre ecología y evolución en islas, especialmente en las de carácter oceánico. Aunque en una primera fase este grupo estuvo dedicado fundamentalmente al estudio de diversos aspectos relacionados con la ecología evolutiva, como las interacciones mutualistas (dispersión de semillas y polinización), en la actualidad el grupo se ha fortalecido con una línea centrada en la biología evolutiva (estudios sobre la biodiversidad, espe-

ciación, diversificación...), utilizando para ello diversas técnicas moleculares. Además, se estudian ciertos aspectos relacionados con la conservación, como los efectos producidos por las especies exóticas invasoras en los ecosistemas insulares. En estos momentos, se desarrollan unos cinco proyectos de investigación en las islas macaronésicas (Azores, Madeira y Canarias), Galápagos, Seychelles, Reunión y Mauricio, financiados por diversas instituciones tanto nacionales como internacionales. En el GEEI desarrollan su actividad unos diez investigadores (dos investigadores principales, cuatro posdoctorales, cuatro predoctorales), un técnico de investigación, además de unos cuatro

alumnos más en prácticas y trabajos de fin de máster. Aparte de su actividad en la publicación de artículos en prestigiosas revistas de investigación de diversas áreas, el grupo valora la importancia de la divulgación científica, potenciándola a través de artículos, impartiendo conferencias, o participando en la docencia del máster de la Universidad de La Laguna «Biodiversidad terrestre y conservación en ecosistemas insulares».

[GRUPO DE ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN EN ISLAS]

El GEEI está liderado por Manuel Nogales (segundo empezando por la derecha y Brent Emerson (primero por la izquierda). La mayor parte de los trabajos de investigación se desarrolla en las islas Canarias. Sin embargo, también se realizan estudios en el resto de archipiélagos macaronésicos y en las zonas continentales más próximas a estos (península ibérica y norte de África).



[AMENAZA SILENCIOSA PARA NUESTRA FAUNA]

QUÍMICA EN EL AMBIENTE

Chemicals in the environment: a real threat to our wildlife

It is well known that nowadays wildlife is threatened by multitude of factors, many of them being of anthropogenic origin. Among them, a major cause of the decline of many wildlife species is the chemical contamination: the man-made chemicals, which are released into the environment and are distributed to the ecosystems. Although it has been described that background chemical contamination affects animals and humans around the world, we focus this article in some chemical products that are used as pesticides. Our research group, namely Grupo de Investigación en Medioambiente y Salud (GIMAS), has studied the incidence of pesticide poisoning in domestic animals and wildlife of the Canary Islands in the last decade, and our studies have confirmed that the use of pesticides is one of the major reasons for the reduction of animal populations observed in our archipelago. On one hand we are suffering the consequence of a common behavior inherited from our ancestors, based on the use of baits to eliminate species considered as harmful animals, and on the other hand, the massive and widespread use of anticoagulant rodenticides. Both groups of chemicals are frequently detected in our fauna, and the concentrations found very often surpass the toxicity thresholds. The education of the young generations appears as a necessary and useful tool to manage this problem and increase the survival of our species.

NORBERTO RUIZ-SUÁREZ, MARÍA CAMACHO, MAIRA ALMEIDA-GONZÁLEZ, LUIS D. BOADA,
LUIS ALBERTO HENRÍQUEZ-HERNÁNDEZ, MANUEL ZUMBADO Y OCTAVIO P. LUZARDO

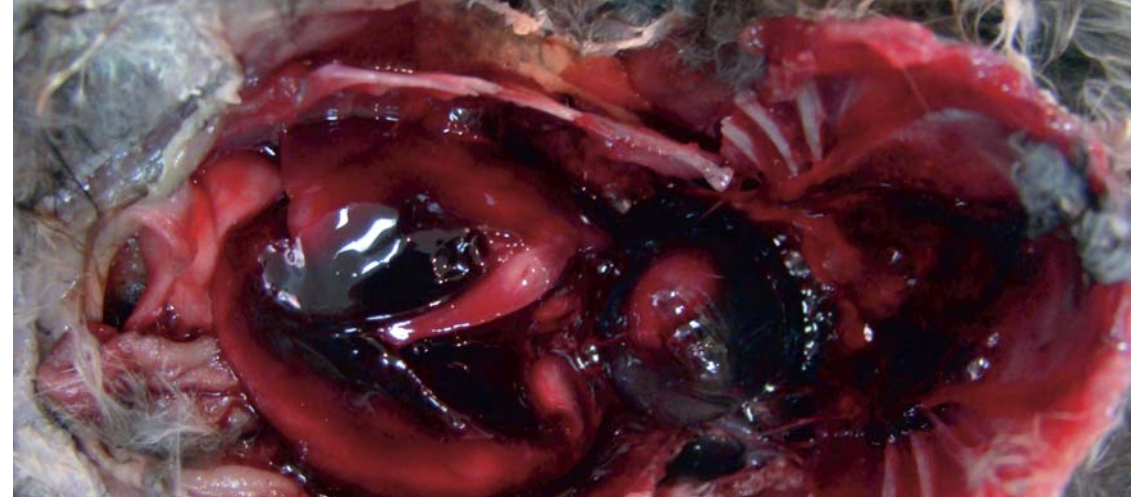
La química en el medio natural

RESULTA indiscutible que la fauna silvestre de todo el planeta se enfrenta a un gran número de amenazas que ponen en peligro su supervivencia. De hecho, algunos especialistas de renombre mundial han indicado recientemente que el ritmo actual de extinción de especies es unas cien veces superior al esperable, lo que indicaría que la sexta extinción masiva de especies del planeta ya ha dado comienzo¹. La mayoría de estas amenazas tiene que ver, directa o indirectamente, con factores de origen antropogénico tales como la invasión y la destrucción de hábitats, la sobreexplotación de recursos, las actividades turísticas... Canarias, a pesar del elevado grado de protección ambiental del que goza gran parte del territo-

rio, no es ajena a esta situación mundial, y nuestra fauna silvestre cada vez encuentra más dificultades para sobrevivir.

Dentro de la gran variedad de amenazas originadas por la actividad humana, nos centraremos en este artículo en una de las menos evidentes, una amenaza invisible, podríamos decir, pero que se cierne sobre nuestros campos contribuyendo de forma decisiva al ocaso de nuestra fauna: las sustancias químicas tóxicas, el veneno.

Se cuentan por miles las sustancias químicas que fabrica el ser humano para todo tipo de aplicaciones que nos hacen más fácil la vida. De hecho, el extraordinario desarrollo tecnológico de la sociedad a lo largo de la segunda mitad del siglo xx y el principio del presente siglo no habría sido posible sin el desarrollo paralelo de la industria química, que ha permitido «inventar» nuevas moléculas que no existían antes en la naturaleza y cuyas características



En esta foto se pueden observar lesiones macroscópicas debido a la exposición de un búho chico *Asio otus* a rodenticidas anticoagulantes.

[FOTO: Norberto Ruiz-Suárez]

permitieron desarrollar todos aquellos avances que la mente del hombre iba imaginando: medicamentos más eficaces, aditivos, nuevos materiales, cosméticos, comburentes, retardantes de llama, superconductores, superaislantes, impermeabilizantes, pinturas, plaguicidas, productos de limpieza y un larguísimo etcétera que no ha hecho sino crecer de forma exponencial con los años.

Hay que destacar en este punto algo que a nadie se le esconde y es que muchas de estas sustancias químicas, aunque útiles, son también tóxicas. A la vez, es obvio para todos que toda esta introducción de la química de síntesis ha dejado su huella en el planeta, ya sea en forma de residuos que lo contaminan de forma creciente o bien en forma de accidentes, mucho más esporádicos pero de consecuencias dramáticas tanto para el hombre como para los ecosistemas. Es decir, que, como indica el título de este artículo, la química se ha convertido en una amenaza silenciosa para los seres vivos en todo el planeta^{2,3,4}, ya que todos

—animales y seres humanos— estamos expuestos a un cóctel de sustancias tóxicas de diversa índole pero con un denominador común: han sido producidas en un laboratorio.

A pesar de que existen numerosos trabajos que relacionan el declive de muchas poblaciones de animales y plantas con la contaminación química ambiental^{1,4}, los efectos a largo plazo de esta exposición crónica son desconocidos en muchos casos. Sin menospreciar la enorme importancia ecotoxicológica de estos contaminantes ambientales que aparecen como residuos colaterales de la actividad humana, dejaremos su discusión para otra oportunidad, para centrarnos en este artículo en otro tipo de agentes químicos cuyos efectos adversos son visibles de forma mucho más directa. Hablamos de un grupo químico que constituye una amenaza inmediata para la fauna debido a su elevada toxicidad y porque son introducidos directamente en su hábitat en altas concentraciones: los plaguicidas.



Momento en el que se localiza el lugar donde se encuentra un perro enterrado, sospechoso de haber sido envenenado. El registro fotográfico del lugar de los hechos es fundamental y aporta información valiosa para la resolución del caso.

[FOTO: Norberto Ruiz-Suárez]

En algunas islas, los ganaderos de caprino alegan que aves como el busardo ratonero, el cuervo canario y el guirre o alimoche canario atacan a las crías de sus cabañas, y por eso las persiguen con veneno.

[FOTO y FOTO PORTADA: José Juan Hernández]





Cultivar los alimentos con veneno hace daño a la vida silvestre

Está bien documentado que el uso de plaguicidas en la agricultura ocasiona un número elevado de intoxicaciones accidentales en especies de vida silvestre⁵⁻¹². Evidentemente, esta situación es aún peor cuando los pesticidas se utilizan de forma intencionada para envenenar animales que se consideran molestos mediante la colocación de cebos envenenados^{10,13}. De hecho, se ha estimado que los pesticidas se han utilizado ilegalmente en alrededor del 70% de los episodios de envenenamiento de animales registrados en Europa en los últimos años⁵. Por otro lado, se calcula que los pesticidas, de forma intencionada o accidental, son los responsables de la muerte por envenenamiento de un 53% de las aves y de la mayoría de las muertes por veneno de los mamíferos silvestres¹⁴.

Precisamente por este motivo, dada su elevada toxicidad tanto para la fauna silvestre como para el hombre, muchos de los pesticidas más populares han sido prohibidos o severamente restringidos en su uso durante las dos últimas décadas^{15,16}. Sin embargo, son muchos los plaguicidas que permanecen autorizados y siguen utilizándose masivamente en la agricultura. Paralelamente, se ha observado en todo el mundo un declive de las poblaciones de aves que está claramente ligado a la transformación del sistema de producción agrícola y al empleo de plaguicidas en los campos de cultivo. Parece estar claro que la intensificación agrícola ha llevado a una disminución de la cantidad de alimento natural disponible para las aves, por lo que se han visto obligadas a buscar fuentes de alimentación alternativas en los cultivos tratados con plaguicidas, lo que repercute en su estado de salud, en su capacidad reproductora y, en definitiva, en la viabilidad de las poblaciones^{17,18}. También es conocida la relación que parece existir entre el uso de plaguicidas y el declive de la población mundial de abejas y otros insectos polinizadores¹⁹.

A todos estos problemas para la fauna derivados del uso agrícola de los plaguicidas hay



que sumarles los derivados de su uso intencionado para el control de depredadores o para la solución de conflictos con los animales, que ha sido y sigue siendo una práctica habitual en nuestros campos e incluso en zonas urbanas. El uso de cebos envenenados es un método ilegal que, aparte de a los animales contra los que se dirigen (lagartos, perros y gatos asilvestrados, aves rapaces...), afecta de forma masiva y

no selectiva a muchas especies. Su uso es una grave amenaza para la salud pública y la biodiversidad en Europa. En la Unión Europea (UE), esta práctica ilegal representa uno de los mayores problemas de conservación de algunas especies en peligro de extinción y a menudo se convierte en la principal causa de muerte no natural. Actualmente, el envenenamiento intencionado se considera un acto de crueldad

La presencia masiva e indiscriminada de pesticidas en nuestro medio natural constituye una de las amenazas más serias a las que se enfrenta nuestra fauna cada día. Esperemos que esta situación no nos prive de seguir observando a estos habitantes de acantilados y barranqueras.

[FOTO: José Juan Hernández]

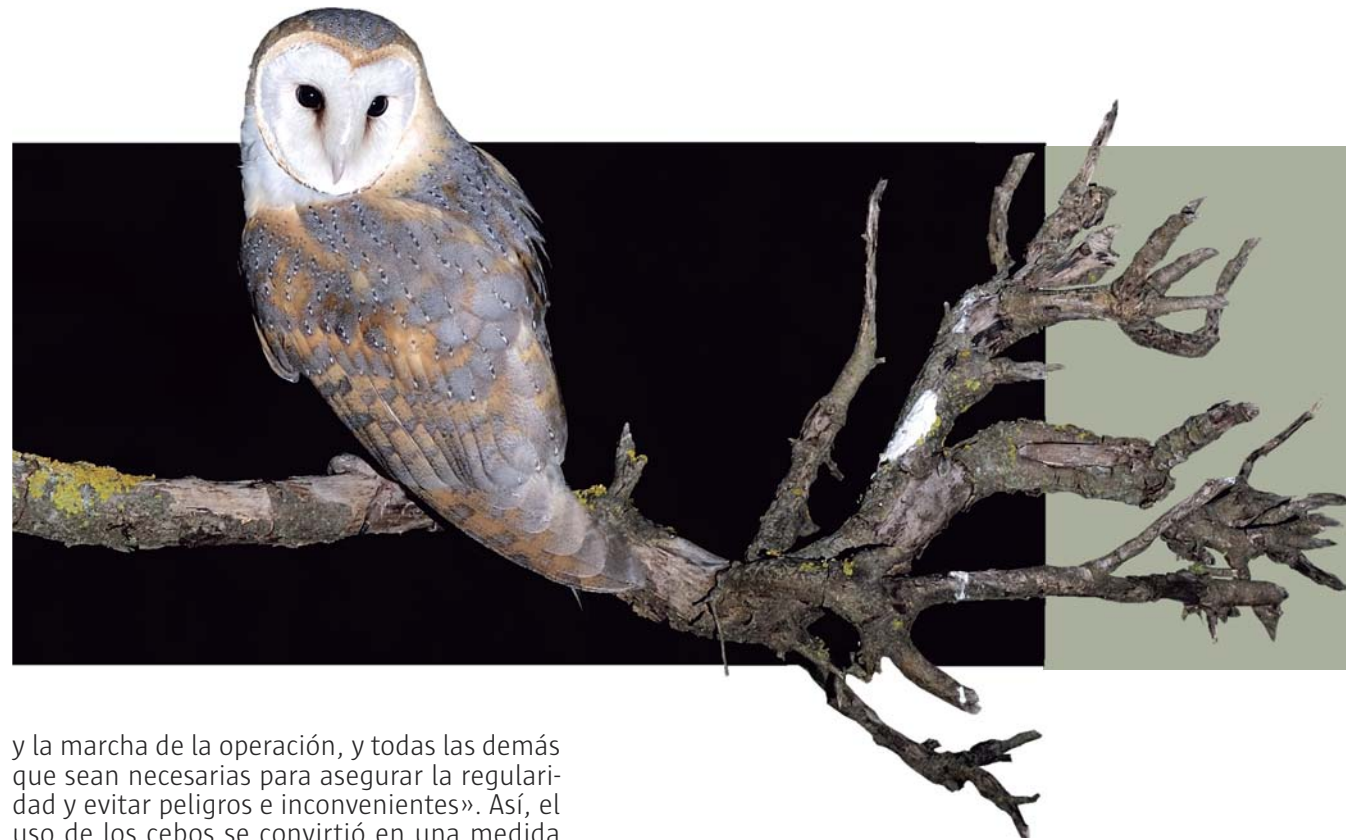


Cabezas de gallinas utilizadas como cebo en las que se puede apreciar un granulado negro que corresponde al veneno aldicarb.

[FOTO: Norberto Ruiz-Suárez]

Incluso los gavilanes, ornitófagos estrictos, se ven afectados por la presencia de RA, lo que indica que pequeñas aves los consumen y vuelven a entrar en la cadena trófica.

[FOTO: José Juan Hernández]



Resulta paradójica la situación de nuestras rapaces nocturnas, ya que favorecemos su declive en un intento por nuestra parte de controlar las poblaciones de roedores.

[FOTOS: José Juan Hernández]

hacia los animales (maltrato animal) y, por consiguiente, es un delito penal en la legislación europea y en el Código Penal español.

Diversos estudios han revelado que en España y en otros países mediterráneos, debido a que son países predominantemente agrícolas, se ha establecido una situación que ha favorecido la aparición del conflicto entre las poblaciones de animales residentes y la práctica de esta actividad, lo que ha motivado el uso ilegal de cebos envenenados. Aunque la legislación española vigente condena y enjuicia el uso de cebos envenenados, esta práctica se ha utilizado legalmente (e incluso se ha promovido desde la Administración pública) para eliminar los animales que en España eran considerados como dañinos durante el siglo pasado²⁰. Además, se utilizaron cebos envenenados en áreas urbanas contra los gatos y los perros callejeros.

El uso tradicional del veneno y, más específicamente, el uso de los cebos como herramienta para la eliminación de especies consideradas dañinas para otras actividades económicas, tuvo su mayor amparo en la Ley de Caza de 1879, en cuyo artículo 41 aparece la siguiente frase: «Cuando las circunstancias lo exijan, los alcaldes, previa autorización del gobernador civil de la provincia, podrán disponer batidas generales para la destrucción de animales dañinos y el *envenenamiento* de estos. Tomarán las medidas necesarias para la seguridad y conservación de las personas y de las propiedades, el modo, la duración, el orden

y la marcha de la operación, y todas las demás que sean necesarias para asegurar la regularidad y evitar peligros e inconvenientes». Así, el uso de los cebos se convirtió en una medida arraigada en las costumbres de nuestro país que gozó de legalidad e incluso de gratificación, tal y como promulga la Ley de Caza de 16 de mayo de 1902 (y la Real Orden de 3 de julio de 1903), que establecía recompensas por la caza de especies consideradas dañinas.

Finalmente, se promulgó la Ley de Caza de 1970, en la que los animales que anteriormente eran considerados dañinos pasaron a tener cierta regulación y se clasificaron como animales de caza mayor o menor, estando entre las primeras el oso, el lince y el lobo. La Ley 4/1989, de 27 de marzo, de Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestre, prohíbe en su artículo 34 la tenencia, utilización y comercialización de todos los procedimientos masivos o no selectivos para la captura o muerte de animales y en particular los venenos. No obstante, un cambio legislativo no implica un cambio inmediato en la mentalidad, dado que al estar profundamente arraigado en la población el hábito de usar cebos envenenados, no se ha percibido como un riesgo grave, principalmente en las zonas rurales.

Actualmente, ningún organismo gubernamental en España puede proporcionar estadísticas fiables sobre la incidencia real del envenenamiento intencionado y su repercusión sobre las poblaciones de animales. Sin em-

bargo, varios trabajos independientes han estudiado los efectos de los venenos en las poblaciones de vida silvestre en peligro de extinción²¹⁻²⁴, y algunos de ellos, realizados en España, indican que el envenenamiento de los animales sigue siendo una práctica común en nuestro país^{7,25,26}. Así, se ha demostrado que el uso intencionado de compuestos como la estricnina, el carbofurano, el aldicarb o los rodenticidas anticoagulantes ha causado verdaderos estragos en algunas poblaciones de animales^{9,10,27,28}. El uso de veneno en el medio natural de Canarias ha extinguido o puesto al borde de la extinción a especies tan emblemáticas como el milano real *Milvus milvus*, el cuervo canario *Corvus corax canariensis* o el guirre *Neophron percnopterus majorensis*. Además, el veneno representa la primera causa de mortalidad entre los perros de caza, y son incontables las mascotas que cada año caen víctimas de él.

En cualquier caso, el impacto real de los agentes químicos sobre la fauna de cada región debe evaluarse y seguirse minuciosamente con el fin de poder poner en marcha las medidas correctoras que sean necesarias y, para ello, el laboratorio de toxicología se convierte en una herramienta imprescindible.

	Ptas/CT
Por cada lobo	15
Por cada lobezno	20
Por cada zorro	7,50
Por cada zorra	7,50
Por cada cría de zorro	10
Por cada garduña	3,75
Por cada gato montés	3,75
Por cada lince	3,75
Por cada turón	3,75
Por cada ave de rapiña de tamaño igual o superior al milano	4
Por cada ave de rapiña de tamaño menor al milano	2
Por cada cría ave de rapiña de tamaño igual o superior al milano	2
Por cada cría ave de rapiña de tamaño menor al milano	1

Tabla de recompensas por alimaña recogida en la Ley de Caza de 1902.

El laboratorio de análisis toxicológicos: una herramienta clave en la lucha contra el veneno

Una de las principales conclusiones extraídas de los diferentes informes sobre la incidencia del veneno en las especies silvestres es que la principal carencia que dificulta el conocimiento real del problema es la no realización, o un retraso de años, de las analíticas toxicológicas por la saturación de los pocos laboratorios con capacidad para realizarlas que hay disponibles en España. Este tipo de analíticas es imprescindible para identificar la participación de las sustancias químicas como causa de morbilidad/mortalidad en las especies silvestres. Tal y como fue recogido en el documento de conclusiones del I Seminario contra el uso ilegal de sustancias tóxicas en el medio natural de Canarias, celebrado en Las Palmas de Gran Canaria en junio del 2010, Canarias no era una excepción. Podemos decir que la celebración de este seminario organizado por la Asociación Ve-

Realización de la toma de muestras en la sala de necropsias de la Facultad de Veterinaria de la ULPGC del cadáver de un perro sospechoso de haber sido envenenado.

[FOTO: Norberto Ruiz-Suárez]



El Grupo de Investigación en Medioambiente y Salud (GIMAS) nació en el seno de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria como grupo de investigación interdepartamental y agrupa investigadores que compartimos un interés común: el estudio de los efectos

sobre la salud de los contaminantes químicos presentes en nuestro medio, tarea que llevamos desempeñando desde hace ya más de veinte años. Desde el año 2010, nuestro grupo de investigación está comprometido con el grave problema que representa el veneno en nuestros campos para la fauna silvestre, y por ello hemos puesto nuestro laboratorio a disposición de los agentes de la autoridad ambiental y de la Administración pública en general, para la investigación de todos los casos de envenenamiento de fauna silvestre que se produzcan en nuestra comunidad autónoma.

Cabe destacar que, en general, es difícil llevar a cabo investigaciones analíticas exhaustivas en las muestras de ejemplares de fauna envenenada que se envían al laboratorio, ya que en muchas ocasiones se trata de muestras en descomposición muy degradadas y, además, la información sobre la sustancia tóxica potencialmente implicada es deficiente en la mayoría de los casos. Por lo tanto, este tipo de análisis representa un reto para cualquier laboratorio forense. Muchos autores han publicado métodos para el análisis de plaguicidas en muestras de vida silvestre, pero la mayoría ha sido diseñada para el análisis de unos pocos plaguicidas pertenecientes a un mismo grupo químico, por lo que, de no disponer de información sobre el tóxico implicado (que es lo habitual), es necesario el uso de varios de estos métodos de forma complementaria. Por esta razón, lo primero que hicimos en nuestro laboratorio fue desarrollar la metodología analítica que nos permitiera afrontar este reto. Durante el primer año estuvimos trabajando en la optimización de un procedimiento metodológico que fuera a la vez altamente sensible y versátil para detectar los venenos frecuentemente empleados, según la literatura, para atentar contra la vida silvestre. De este modo, conseguimos validar un método para la extracción, la detección y la cuantificación de 117 plaguicidas que fueron seleccionados de acuerdo con su alta toxicidad para la fauna o por su uso frecuente en la agricultura. Este método fue publicado a nivel internacional³⁰ y a fecha de hoy está disponible para que pueda utilizarse en los laboratorios de toxicología forense de todo el mundo.

Utilizando esta metodología, y tras varios años de análisis, podemos tener una idea precisa de la amenaza que representa el veneno para la fauna del archipiélago canario.



Situación del veneno en Canarias: el veneno agrícola

Durante estos años (desde el 2011) hemos analizado en nuestro laboratorio más de 650 muestras procedentes de unos 330 animales potencialmente envenenados y de cebos que nos fueron remitidos, bien desde las clínicas veterinarias, bien por los agentes de medioambiente de los cabildos insulares, de ayuntamientos, parques nacionales y agentes del SEPRONA de la Guardia Civil. Hay que destacar que no solo analizamos muestras de animales silvestres, sino también de perros y gatos hallados muertos o que han sufrido un cuadro sintomático compatible con un envenenamiento, ya sea en el medio natural o en zonas

periurbanas. Se analizan las muestras provenientes de este último tipo de caso ya que se considera que estas especies son buenas centinelas del efecto adverso del veneno, y esto se debe a que habitualmente buscan la compañía humana cuando se encuentran enfermos por haberlo consumido y a que, en general, son objeto de mayor atención por nuestra parte. Así, las especies analizadas han sido, además de perros *Canis lupus familiaris* y gatos *Felis silvestris catus*: lagartos tizones *Gallotia galloti*, busardos ratoneros *Buteo buteo*, cuervos *Corvus corax canariensis*, erizos morunos *Atelerix algirus*, cernícalos vulgares *Falco tinnunculus*, lechuzas comunes *Tyto alba*, búhos chicos *Asio otus*, tórtolas europeas *Streptopelia turtur*, halcones tagarotes *Falco pelegrinoides*, halcones de Eleonora *Falco eleonora*, gavilanes comunes *Accipiter nisus* y guirres *Neophron percnopterus*. Asimismo, se ha analizado una variedad de materiales sospechosos de haber sido utilizados como cebo o como continente de este (carne, pescado, huesos, pan, leche, plásticos y contenedores).

El cuervo canario, en grave peligro de desaparición, es una de las especies que más ha sufrido por la colocación de cebos envenenados en nuestro medio rural.

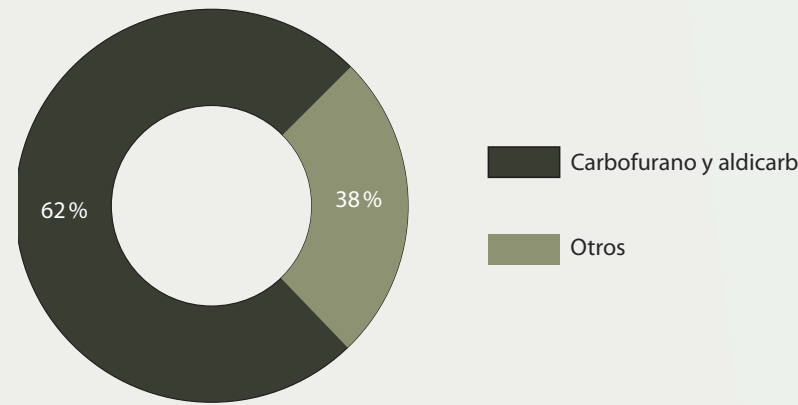
[FOTO: José Juan Hernández]

Nuestros análisis confirmaron que el 77% de los animales sospechosos de haber muerto por causa del veneno estaba, efectivamente, envenenado. Las sustancias químicas que se detectaron con mayor frecuencia fueron el carbofurano (43% de los incidentes) y el aldicarb (13%), pero también estuvieron implicados plaguicidas como el oxamilo, el metomilo, el carboxin, el clorpirifos, el diazinón, el fentión, el propoxur, el fenazaquin, el fipronilo, la

estos cebos eran conocedoras de su altísima toxicidad y eficacia como veneno.

La alta incidencia de casos de envenenamiento por plaguicidas en este territorio, así como la alta mortalidad de los animales expuestos, es preocupante, ya que nuestros datos arrojan cifras superiores a otros resultados publicados en Europa^{14,26}. Asimismo, hay que tener en cuenta que estas cifras podrían incluso no reflejar la dimensión real del efecto del ve-

[FIGURA 1]
Porcentaje de aldicarb y carbofurano frente a otros pesticidas, implicados en los episodios de envenenamiento.



A la derecha, cebo preparado utilizando cabezas de gallina impregnadas con aldicarb (granulado negro).



bromadiolona, el brodifacoum y el difenacoum. Encontramos, además, que existe una relación altamente significativa entre el número de animales muertos en cada incidente y el plaguicida implicado. Indudablemente, los plaguicidas más letales en nuestro estudio fueron el aldicarb y el carbofurano, que implicaron la muerte de $3,92 \pm 0,78$ y $2,52 \pm 0,46$ animales por incidente, respectivamente.

Curiosamente, cuatro de los plaguicidas detectados son sustancias prohibidas desde hace muchos años ya en la UE: el aldicarb, el carbofurano, el diazinón y el fentión. De entre ellos destacan el carbofurano y el aldicarb, ambos pertenecientes al grupo de los carbamatos y prohibidos por su elevadísima toxicidad, pero que, según nuestros resultados, fueron responsables de más del 60% de las muertes de animales en Canarias durante este periodo. Además, resulta muy significativo que estos dos plaguicidas prohibidos se encontraran en más del 90% de los cebos analizados, lo que es indicativo de que las personas que prepararon

nenos en nuestro archipiélago porque, aunque el problema se está investigando a fondo en nuestra región, diversos estudios han estimado que los casos que se hacen visibles representarían en torno a un 20% de los que realmente se producen³¹. Esto es especialmente relevante en el caso de los animales de vida silvestre, puesto que los animales enfermos a menudo se vuelven menos visibles y muchos mueren en los nidos, madrigueras o lugares de difícil acceso.

De nuestro estudio en Canarias es especialmente llamativo y preocupante el hecho de que una buena parte de las intoxicaciones de fauna silvestre se deba a la colocación intencionada de cebos envenenados. Es fácil deducirlo a partir de la implicación en más de la mitad de los casos analizados (y en casi la totalidad de los presuntos cebos) de sustancias prohibidas desde hace más de una década en nuestro país. El carbofurano y el aldicarb son insecticidas que fueron prohibidos en la UE^{15,32} por su alta toxicidad, el bajo nivel de seguridad en

Potencial de letalidad del carbofurano y del aldicarb.		
5 g de producto		
Carbofurano	Busardo ratonero <i>Buteo buteo</i>	926
	Cernícalo vulgar <i>Falco tinnunculus</i>	4167
	Gato <i>Felis silvestris catus</i>	257
	Ser humano <i>Homo sapiens</i>	13
Aldicarb	Busardo ratonero <i>Buteo buteo</i>	11211
	Cernícalo vulgar <i>Falco tinnunculus</i>	50 012
	Gato <i>Felis silvestris catus</i>	3246
	Ser humano <i>Homo sapiens</i>	154

su manipulación y sus efectos ecotoxicológicos. Para dar una idea de la toxicidad de estos compuestos presentamos en la tabla 1 su potencial de letalidad, parámetro que indica el número de especies diferentes que teóricamente podrían morir por gramo de sustancia.

En España y en otros países occidentales estos productos altamente tóxicos han estado a menudo involucrados en envenenamientos, pero las referencias disponibles son anteriores a la prohibición permanente de estos plaguicidas^{14,22,23,26}. Sin embargo, en Canarias los envenenamientos por estas sustancias prohibidas se siguen produciendo en el 2015, lo que implicaría que se continúa utilizando aun conociendo su eficacia y letalidad. Ambos pesticidas se han utilizado ampliamente en el sector agrícola de las islas, en particular en el cultivo del plátano (el carbofurano) y en los cultivos de hortalizas (el aldicarb); por consiguiente, importantes cantidades de producto obsoleto que no han sido destruidas pueden estar almacenadas aún en fincas privadas, lo que podría motivar su uso intencionado contra la fauna doméstica y salvaje. Además, algunos autores han demostrado recientemente que todavía es fácil adquirir estos productos a través de Internet³¹, un mercado ilegal que también podría estar presente en el archipiélago.

Los raticidas anticoagulantes: un problema añadido

En el sector agrícola, las poblaciones de roedores siguen siendo una de las principales causas de pérdidas económicas. El método preferido y ampliamente utilizado para el control de la población de roedores es el uso de raticidas anticoagulantes (RA), que son productos químicos que interfieren con la coagulación normal de la sangre y causan la muerte al inducir hemorragias difusas. En la UE, estos productos no solo se venden y distribuyen libremente, sino que las administraciones públicas fomentan su uso y en muchas ocasiones financian su compra a los agricultores y ganaderos (campañas anuales de los cabildos insulares). Esta situación conduce a un amplio uso de estos productos por personal no cualificado que puede aplicar los raticidas directamente en espacios abiertos, práctica habitual que facilita el libre acceso de muchos animales a estos productos químicos. También hay que señalar que, después de haber consumido una dosis letal de RA, los roedores no se enferman o mueren al instante, sino en el transcurso de varios días (generalmente de 2 a 4) y experimentan un cambio gradual en sus hábitos que puede incluir un comportamiento errático o pasar más tiempo en espacios abiertos, por lo que se convierten en presa fácil de las aves rapaces. Durante el periodo en que los roedores se alimentan de los cebos pueden llegar a consumir hasta 10 veces la DL₅₀ (dosis letal 50) de los productos más utilizados en las campañas de control de roedores. Todos estos factores conducen a la exposición de muchas especies silvestres a los RA, y así se ha documentado para diversas especies de depredadores en todo el mundo. No obstante, no son únicamente las especies de depredadores las que preocupan, sino que, tal y como se ha documentado en la literatura científica, también las especies granívoras pueden verse afectadas por estos productos. Según artículos publicados, esta exposición de las especies silvestres a los RA puede llevar a los animales a una intoxicación secundaria que puede causar debilidad y que sean más vulnerables a otras patologías o a sufrir accidentes e incluso

Nuestra pequeña rapaz, distribuida tanto en zonas rurales como urbanas y quizá la especie más conocida por la población canaria, no escapa a los envenenamientos secundarios sufridos por consumir roedores y lagartos.

[FOTO: José Juan Hernández]
[ÚLTIMA FOTO: Samuel García]



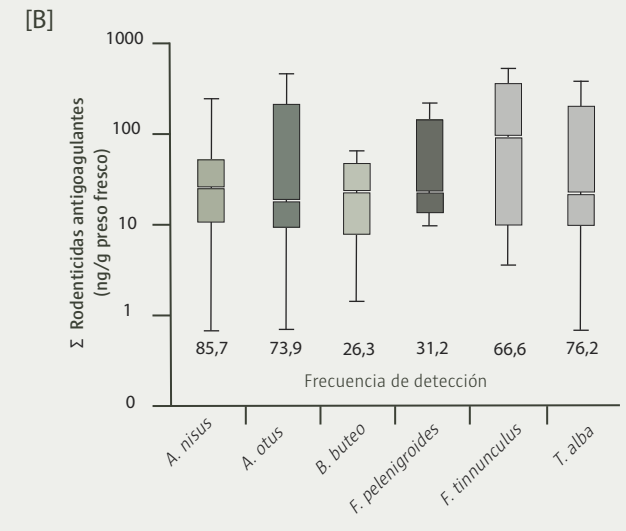
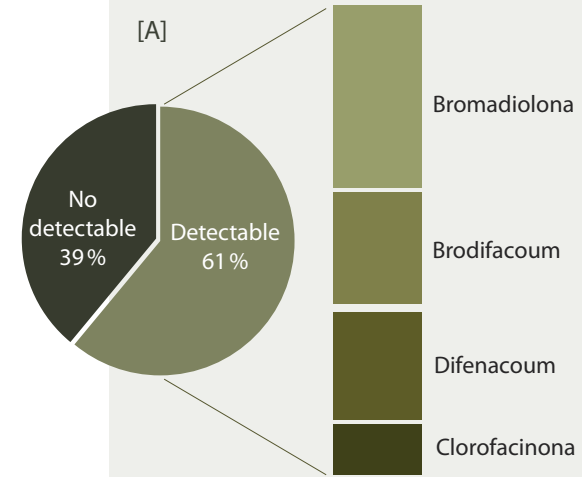
llega a causarles directamente una intoxicación mortal.

Los investigadores del GIMAS realizamos un estudio para evaluar las exposiciones a RA de primera y segunda generación en seis especies de aves rapaces en las islas Canarias. La finalidad fue determinar si las especies de rapaces del archipiélago están expuestas a cantidades tóxicas de esas sustancias, que podrían representar una amenaza para su conservación. Para ello, se investigó la presencia de estos compuestos en 104 muestras de aves rapaces pertenecientes a seis especies, que se recibieron en los Centros de Recuperación de Fauna Silvestre (CRFS) de Tafira (Gran Canaria, España) y La Tahonilla (Tenerife, España).

Nuestros resultados indicaron que, de las 104 muestras de hígado analizadas, el 61% tenía residuos detectables de al menos un RA (figura 2A), y el 36,5% contenía más de un compuesto (seis hígados tenían residuos detectables de tres RA y un hígado tenía residuos de cuatro compuestos diferentes). Compuestos como la bromadiolona, el brodifacoum, el difenacoum y la clorofacinona se detectaron comúnmente en todas las especies estudiadas.

Nuestros resultados indicaron que el perfil de la contaminación depende de los hábitos de alimentación de las aves rapaces incluidas en este estudio. Las aves que se alimentan de pequeños mamíferos acumulan mayores concentraciones de residuos de RA, lo cual no es un resultado sorprendente, ya que estos compuestos están diseñados para matar pequeños mamíferos (tales como ratones y ratas) y estos pueden llegar a acumular niveles consi-

derablemente altos de estas sustancias químicas en el hígado y en el tracto digestivo. Sin embargo, resultó llamativo que las aves rapaces que se alimentan de otras aves también presentarían niveles relativamente altos de estos compuestos químicos, lo cual indica indirectamente que las aves granívoras también habrían estado expuestas a estos tóxicos, señal de una elevada penetración de los RA en la cadena alimentaria.



[FIGURA 2] [A] Porcentajes de animales con residuos detectables y no detectables de RA, y distribución de los compuestos detectados.

[B] Frecuencias de detección por especies y diagrama de cajas que indica los niveles cuantitativos de ΣRA en las seis especies que se incluyeron en el estudio. La línea interior de la caja representa la mediana y las partes inferior y superior de la caja son el primer y tercer cuartil de la distribución de los valores, respectivamente. Las líneas que se extienden verticalmente desde las cajas indican la variabilidad fuera de los cuartiles superiores e inferiores (rango).

Hay que destacar que un gran porcentaje de animales de este estudio (un 34,8%) superó el umbral de toxicidad descrito en la literatura para estos compuestos (niveles hepáticos superiores a 0,1-0,2 mg/kg del total de estos compuestos se asocian con efectos tóxicos en las aves rapaces). Es decir, que, si bien la interpretación diagnóstica de residuos de RA en hígado en ausencia de otros hallazgos clínicos es problemática, tomando en con-

sideración lo descrito en la literatura científica, existe la posibilidad de que una exposición crónica a estos compuestos pueda ser la causa de un cambio en el estado de salud de estos animales, lo que predispone a la debilidad, la enfermedad y a los accidentes que finalmente les producen la muerte. Por todo ello, la utilización masiva de raticidas en nuestros campos representa una amenaza adicional a todo lo expuesto en este artículo. []

[Lecciones para el futuro]

Si bien nadie puede negar que algunos productos químicos comporten importantes beneficios para la sociedad —a través de su uso en la asistencia sanitaria, por ejemplo—, algunos de estos compuestos están dañando la vida silvestre y al ser humano. Hoy en día existen muchas sustancias químicas que se usan habitualmente y de las cuales no sabemos lo suficiente sobre sus efectos a largo plazo. El creciente cuerpo de investigación científica sobre la contaminación química presenta un panorama preocupante: dondequiera que los científicos buscan —los trópicos, los sistemas marinos, las regiones industriales, el Ártico— se encuentran los impactos de nuestros productos químicos tóxicos, con daños

sobre los ecosistemas e incluso sobre la salud del ser humano. Como hemos visto, nuestro archipiélago no queda al margen de esta situación, y tanto nuestra fauna silvestre como nosotros mismos nos enfrentamos a los riesgos que representa este enemigo invisible.

Históricamente, el medioambiente ha sido tratado como un receptáculo infinito para los desechos de la actividad humana. Algunas de las consecuencias ecológicas de esta actitud ignorante son ahora evidentes. Realmente, la mayoría de los tipos de contaminación es innecesaria y las actividades que contaminan el medioambiente pueden modificarse. Así, se han ido buscando alternativas a los

plaguicidas más contaminantes y se ha creado una nueva generación de pesticidas que son menos tóxicos y se degradan más rápidamente en el ambiente, de manera que produzcan un impacto mínimo. Igualmente, los métodos de control de plagas también han ido variando de tal forma que en muchas ocasiones se reduce o elimina por completo la necesidad de usar productos químicos sintéticos. Además, el interés por la agricultura y la jardinería sin pesticidas va aumentando cada vez más a medida que los efectos secundarios de los productos químicos se van conociendo. De igual modo, la tecnología y la legislación, así como la apuesta por las energías renovables, pueden contribuir de forma definitiva a minimizar

los efectos de la contaminación química de origen industrial.

Con respecto a la liberación intencionada de tóxicos en el medioambiente, como ocurre con la preocupante tradición de usar veneno para resolver los conflictos con los animales, solo la educación de las nuevas generaciones brinda la oportunidad de acabar con ella de una forma efectiva.

En definitiva, una combinación de conocimiento, creatividad y voluntad de modificar nuestro estilo de vida nos permitirá reducir la amenaza que la contaminación representa para la vida silvestre y otras especies, incluidos los humanos.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 DIRZO, R; HS YOUNG; M GALETTI y otros: «Defaunation in the Anthropocene». *Science*, 2014, vol. 345, n.º 6195, pp. 401-406.
- 2 HUDSON, LN; T NEWBOLD; S CONTU y otros: «The PREDICTS database: a global database of how local terrestrial biodiversity responds to human impacts». *Ecology and evolution*, 2014, vol. 4, n.º 24, pp. 4701-4735.
- 3 LUZARDO, OP; N RUIZ-SUÁREZ; LA HENRÍQUEZ-HERNÁNDEZ y otros: «Assessment of the exposure to organochlorine pesticides, PCBs and PAHs in six species of predatory birds of the Canary Islands, Spain». *Science of the Total environment*, 2014, vol. 472, pp. 146-153.
- 4 CAMACHO, M; OP LUZARDO; LD BOADA y otros: «Potential adverse health effects of persistent organic pollutants on sea turtles: evidences from a cross-sectional study on Cape Verde loggerhead sea turtles». *Science of the Total Environment*, 2013, vols. 458-460, pp. 283-289.
- 5 BERNY, P: «Pesticides and the intoxication of wild animals». *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*, 2007, vol. 30, n.º 2, pp. 93-100.
- 6 BERNY, P y JR GAILLET: «Acute poisoning of Red Kites (*Milvus milvus*) in France: data from the Sagir network». *Journal of Wildlife Diseases*, 2008, vol. 44, n.º 2, pp. 417-426.
- 7 GUITART, R; S MANOSA; X GUERRERO y R MATEO: «Animal poisonings: the 10-year experience of a veterinary analytical toxicology laboratory». *Veterinary and Human Toxicology*, 1999, vol. 41, n.º 5, pp. 331-335.
- 8 KWON, YK; SH WEE y JH KIM: «Pesticide poisoning events in wild birds in Korea from 1998 to 2002». *Journal of Wildlife Diseases*, 2004, vol. 40, n.º 4, pp. 737-740.
- 9 MARTÍNEZ-HARO, M; R MATEO; R GUITART y otros: «Relationship of the toxicity of pesticide formulations and their commercial restrictions with the frequency of animal poisonings». *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2008, vol. 69, n.º 5, pp. 396-402.
- 10 OGADA, DL: «The power of poison: pesticide poisoning of Africa's wildlife». *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2014, vol. 1322, pp. 1-20.
- 11 SLANINOVA, A; M SMUTNA; H MODRA y Z SVOBODOVA: «A review: oxidative stress in fish induced by pesticides». *Neuroendocrinology Letters*, 2009, n.º 30 supl. 1, pp. 2-12.
- 12 WAGNER, N; W REICHENBECHER; H TEICHMANN y otros: «Questions concerning the potential impact of glyphosate-based herbicides on amphibians». *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2013, vol. 32, n.º 8, pp. 1688-1700.
- 13 BROWN, PM; G TURNBULL; S CHARMAN y otros: «Analytical methods used in the United Kingdom Wildlife Incident Investigation Scheme for the detection of animal poisoning by pesticides». *Journal of the Association of Official Analytical Chemists International*, 2005, vol. 88, n.º 1, pp. 204-220.
- 14 GUITART, R; M SACHANA; F CALONI y otros: «Animal poisoning in Europe. Part 3: Wildlife». *The Veterinary Journal*, 2010, vol. 183, n.º 3, pp. 260-265.
- 15 «2003/199/CE: Decisión del Consejo, de 18 de marzo de 2003, relativa a la no inclusión del aldicarb en el anexo I de la Directiva 91/414/CEE y a la retirada de las autorizaciones de los productos fitosanitarios que contengan esta sustancia activa». *Diario Oficial de la Unión Europea*, L76, 2003, pp. 21-24.
- 16 «Reglamento (CE) n.º 199/2006 de la Comisión, de 3 de febrero de 2006, que modifica el Reglamento (CE) n.º 466/2001 por el que se fija el contenido máximo de determinados contaminantes en los productos alimenticios por lo que se refiere a dioxinas y PCB similares a dioxinas». *Diario Oficial de la Unión Europea*, L32, 2006, pp. 34-38.
- 17 LOPEZ-ANTIA, A; ME ORTIZ-SANTALIESTRA; F MOUGEOT y R MATEO: «Imidacloprid-treated seed ingestion has lethal effect on adult partridges and reduces both breeding investment and offspring immunity». *Environmental Research*, 2015, vol. 136, pp. 97-107.
- 18 LOPEZ-ANTIA, A; ME ORTIZ-SANTALIESTRA; E GARCÍA-DE BLAS y otros: «Adverse effects of thiram-treated seed ingestion on the reproductive performance and the offspring immune function of the red-legged partridge». *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2015, vol. 34, n.º 6, pp. 1320-1329.
- 19 RUNDLÖF, M; GKS ANDERSSON; R BOMMARCO y otros: «Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees». *Nature*, 2015, vol. 521, n.º 7550, pp. 77-80.
- 20 Decreto, de 11 de agosto de 1953, por el que se declara obligatoria la organización de las Juntas Provinciales de Extinción de Animales Dañinos y Protección a la Caza, 1953.
- 21 GONZÁLEZ, LM; A MARGALIDA; S MAÑOSA y otros: «Causes and spatio-temporal variations of non-natural mortality in the vulnerable Spanish imperial eagle *Aquila adalberti* during a recovery period». *Oryx*, 2007, vol. 41, n.º 4, pp. 495-502.
- 22 HERNÁNDEZ, M y A MARGALIDA: «Pesticide abuse in Europe: effects on the Cinereous vulture (*Aegypius monachus*) population in Spain». *Ecotoxicology*, 2008, vol. 17, n.º 4, pp. 264-272.
- 23 HERNÁNDEZ, M y A MARGALIDA: «Poison-related mortality effects in the endangered Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) population in Spain». *European Journal of Wildlife Research*, 2009, vol. 55, n.º 4, pp. 415-423.
- 24 MARGALIDA, A; R HEREDIA; M RAZIN y M HERNÁNDEZ: «Sources of variation in mortality of the bearded vulture *Gypaetus barbatus* in Europe». *Bird Conservation International*, 2008, vol. 18, n.º 1, pp. 1-10.
- 25 BERNY, P; F CALONI; S CROUBELS y otros: «Animal poisoning in Europe. Part 2: Companion animals». *The Veterinary Journal*, 2010, vol. 183, n.º 3, pp. 255-259.
- 26 MOTAS-GUZMÁN, M; P MARLA-MOJICA; D ROMERO y otros: «Intentional poisoning of animals in southeastern Spain: a review of the veterinary toxicology service from Murcia, Spain». *Veterinary and Human Toxicology*, 2003, vol. 45, n.º 1, pp. 47-50.
- 27 KERVÉGANT, M; L MERIGOT; M GLAIZAL y otros: «Paraquat poisonings in France during the European ban: experience of the Poison Control Center in Marseille». *Journal of Medical Toxicology*, 2013, vol. 9, n.º 2, pp. 144-147.
- 28 FAJARDO, I; A RUIZ; I ZORRILLA y otros: «Use of specialised canine units to detect poisoned baits and recover forensic evidence in Andalucía (Southern Spain)», en RICHARDS, N (ed.): *Carbofuran and wildlife poisoning: global perspectives and forensic approaches*, John Wiley & Sons, Ltd., 2012, pp. 174-155.
- 29 CONSEJERÍA DE EDUCACIÓN, UNIVERSIDADES y SOSTENIBILIDAD DEL GOBIERNO DE CANARIAS: «Orden 1489, de 28 de marzo de 2014, por la que se aprueba la estrategia para la erradica-



ción del uso ilegal de veneno en el medio urbano de Canarias». *Boletín Oficial de Canarias*, 2014 n.º 70, pp. 9252-9324.

- 30 LUZARDO, OP; N RUIZ-SUÁREZ; PF VALERÓN y otros: «Methodology for the identification of 117 pesticides commonly involved in the poisoning of wildlife using GC-MS-MS and LC-MS-MS». *Journal of Analytical Toxicology*, 2014, vol. 58, n.º 3, pp. 155-163.
- 31 DE LA BODEGA ZUGASTI, D: *Estudio sobre las sustancias que provocan el envenenamiento de la fauna silvestre*. SEO/BirdLife, 2012.
- 32 «2007/416/CE: Decisión de la Comisión, de 13 de junio de 2007, relativa a la no inclusión del carbofurano en el anexo I de la Directiva 91/414/CEE del Consejo y a la retirada de las autorizaciones de los productos fitosanitarios que contengan esta sustancia». *Diario Oficial de la Unión Europea*, L156, 2007, pp. 30-31.

LOS AUTORES

Norberto Ruiz Suárez es licenciado en Veterinaria por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (ULPGC) y posee un máster universitario en Clínica Veterinaria e Investigación Terapéutica. Realiza su labor de investigación en el Grupo de Investigación en Medioambiente y Salud desde 2010. Actualmente, su principal ocupación es la detección de venenos en fauna silvestre y doméstica.

María Camacho Rodríguez es licenciada y doctora en Veterinaria por la ULPGC. En este momento realiza su trabajo posdoctoral en

el Grupo de Investigación de Medioambiente y Salud. Dedicada a investigación desde 2007, actualmente es la jefa de sección de cromatografía de líquidos.

Maira Almeida González es licenciada y doctora en Veterinaria por la ULPGC. Es, además, profesora asociada a tiempo parcial en la misma universidad desde el año 2009 y técnico superior en el Instituto de Medicina Legal de Las Palmas en el área de toxicología. Compatibiliza su tarea docente con su labor investigadora, centrada en la analítica de fármacos y drogas de abuso.

Luis Domínguez Boada es licenciado en Medicina y Cirugía por la Universidad de La Laguna (ULL) y doctor en Medicina por la ULPGC. Es profesor titular de Toxicología en la misma universidad desde el año 2002 y, además, experto universitario en Toxicología por la Universidad de Sevilla y director de plantilla y evaluación del profesorado de la ULPGC. Compatibiliza su tarea docente con su labor investigadora, centrada en los efectos sobre la salud de los contaminantes orgánicos persistentes en la población y la fauna salvaje de las islas Canarias.

Luis Henríquez Hernández es licenciado y doctor en Veterinaria por la ULPGC. Además, es profesor contratado doctor de Toxicología en la misma universidad desde el año 2015. Compatibiliza su tarea docente con su labor investigadora, centrada en los efectos sobre la salud de los contaminantes orgánicos persistentes en la población y la fauna salvaje de las islas Canarias.

Manuel Zumbado Peña es licenciado y doctor en Veterinaria por la Universidad de Córdoba. Profesor titular de Toxicología en la ULPGC desde el año 2002, es, además, máster universitario en Toxicología por la Universidad de Sevilla, vicedecano de Planificación Académica de la Facultad de Veterinaria de la ULPGC y presidente de la Comisión Deontológica del Ilustre Colegio Oficial de Veterinarios de Las Palmas. Compatibiliza su tarea docente con su labor investigadora, centrada en los efectos sobre la salud de los contaminantes orgánicos persistentes en la población de las islas Canarias.

Octavio Pérez Luzardo es licenciado en Veterinaria por la Universidad de Zaragoza y doctor en Veterinaria por la ULPGC. Profesor titular de Toxicología en la misma universidad desde el año 2003, también es experto universitario en Toxicología por la Universidad de Sevilla y secretario del Departamento de Ciencias Clínicas de la ULPGC. Compatibiliza su tarea docente con su labor investigadora, centrada en los efectos sobre la salud de los contaminantes orgánicos persistentes en la población y la fauna salvaje de las islas Canarias.

CITA RECOMENDADA

RUIZ-SUÁREZ, N; M CAMACHO; M ALMEIDA-GONZÁLEZ y otros: «Química en el ambiente. Amenaza silenciosa para nuestra fauna». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 26-41.



[EL MEDIO SUBTERRÁNEO EN EL PARQUE NACIONAL DEL TEIDE]

MORADORES EN EL REINO DEL SILENCIO

Living in the silent kingdom.

The underground environment of Teide National Park

The subterranean habitat is an underground network of caves, voids and cracks. The fauna occurring in this environment is mostly formed by troglotic species. These animals have undergone adaptations that have permitted them to live in this difficult and inhospitable habitat. Due to these changes, they cannot survive out of this environment. The troglotic fauna present in the Canary Islands has been found in lava tubes formed by pahoehoe basaltic flows, in volcanic pits and in the MSS (mesovoid shallow substratum). Studies carried out since the 1980s have shown that this archipelago has a rich diversity of species adapted to subterranean habitats, with more than 150 described species. Most of them have been discovered in studies conducted in lava tubes, but the MSS also harbours a significant amount of exclusive species (31) besides those that are also present in volcanic caves (37). In 2014 we started a study of a new habitat, pyroclastic accumulations, with surprising results.

ANTONIO J. PÉREZ DELGADO, NICOLÁS MARTÍN Y PEDRO OROMÍ MASOLIVER

Fotografía:
SAMUEL GARCÍA

El Parque Nacional del Teide: monumento de la historia de la Tierra y de la naturaleza

Las cavidades volcánicas constituyen uno de los ecosistemas más bellos y singulares del archipiélago canario. Sus particulares condiciones ambientales suponen una difícil barrera para la vida, reservada a unas pocas criaturas que han tenido que sufrir profundas adaptaciones para sobrevivir en este reino de silencio y oscuridad.

La isla de Tenerife tiene el privilegio de poseer unos bienes patrimoniales ricos y variados. La gama que ofrece es muy amplia y engloba tanto los espacios naturales como los creados por el hombre, que presentan numerosas características específicas, históricas y culturales presentes desde tiempos lejanos en nuestra geografía insular. A este conjunto de valores heredados se une todo lo que ha transmitido la historia y la cultura: las costumbres, el folclore, la gastronomía, los maestros de la tierra y artesanos con sus antiguas técnicas que conforman una idiosincrasia especial.

La esencia de este territorio oceánico está perfectamente representada en uno de sus espacios históricamente vitales: el Parque Nacional del Teide. Este emblemático paraje es el mayor y más antiguo de los cuatro parques nacionales de Canarias y es el más visitado de España con más de tres millones de personas al año. Sin duda, es uno de los lugares más exóticos y sorprendentes del mundo: sus paisajes de aspecto singular, el colorido de sus tierras, las coladas volcánicas creando las formas más caprichosas, el silencio y toda la grandiosidad del volcán confieren a este espacio una belleza y un carácter únicos.

Todas estas particularidades hicieron que en 1954 se declarara por decreto la creación del Parque Nacional del Teide con el fin de proteger un paisaje de impresionante belleza que, junto con sus particularidades geológicas y arqueológicas y a las singularidades de su flora y fauna, lo hicieron merecedor de esta declaración. En 1989 el Consejo de Europa concedió al parque nacional el diploma europeo en su máxima categoría. Años más tarde, en la 31.ª sesión del Comité del Patrimonio Mundial que tuvo lugar del 23 de junio al 2 de julio del 2007 en Christchurch, Nueva Zelanda, fue incluido en la Lista del Pa-



Venezillo tenerifensis. Esta pequeña vaquita de la humedad presenta las principales adaptaciones al medio subterráneo como son la despigmentación y la ausencia de ojos.

[FOTO: Antonio J. Pérez]

trimonio Mundial de conformidad con los criterios de representación de fenómenos naturales superlativos o de belleza natural e importancia estética excepcionales. Es un ejemplo particularmente distintivo de las grandes fases de la historia de la Tierra, de procesos geológicos en curso en la evolución de las formas terrestres o de elementos geomorfológicos y fisiográficos de mucha significación.

La biota presente es el fruto de procesos evolutivos ocurridos en un contexto particular, conocido como la doble insularidad. Se combinan de una parte la condición de isla oceánica y los fenómenos de colonización y, por otra, el tratarse de un ecosistema de alta montaña con sus duras condiciones ambientales. Por lo tanto, las especies que lo pueblan son aquellas que han superado este doble filtro. El parque se extiende a lo largo de 18990 ha y hasta la fecha se han inventariado 227 especies de plantas fanerógamas, 1333 de animales invertebrados y 36 de vertebrados¹. Como en el resto del planeta, los invertebrados son también el grupo más diverso y agrupan el 95% de las especies animales, y el 45% es endémico de Canarias. En los últimos años se han llevado a cabo diversos estudios sobre la fauna invertebrada con los que se ha contribuido no solo al conocimiento de las especies que la forman, sino también de diversos aspectos ecológicos, y gracias a ellos se ha obtenido una información más detallada del funcionamiento del ecosistema. Parte de esta investigación se ha dirigido hacia la fauna subterránea, parcela que, cada vez que se retoma, aporta nueva información y sorpresas que permanecían ocultas en las entrañas del Parque Nacional del Teide.

El medio subterráneo: el reino de los ciegos

El medio hipogeo o subterráneo se identifica con el subsuelo, considerado etimológicamente como la fracción de terreno que se encuentra bajo la capa edáfica o suelo². En principio, está constituido por toda la red de espacios de diversos calibres, conectados entre sí y con el exterior, aptos para ser ocupados de forma permanente por seres vivos. En terrenos volcánicos como Canarias, los espacios mayores (cuevas) son los tubos y las simas volcánicas; pero mucho más extensa es la red de grietas, fisuras y pequeños espacios subterráneos presentes en gran parte del territorio. El medio subterráneo constituye un hábitat muy peculiar, que suele estar ocupado por una fauna adaptada a unas condiciones especiales de falta de luz, elevada humedad relativa, temperatura constante y, sobre todo, escasez de recursos alimenticios debido a la ausencia de productores primarios. Las especies que sobreviven en estos hábitats han desarrollado evolutivamente una serie de adaptaciones morfofisiológicas para ahorrar energía tan extremas que les impiden vivir en cualquier otro ambiente del exterior. Esta serie de adaptaciones se conoce como el síndrome troglomórfico, y a esta fauna se la denomina troglobia o troglobionte, si es terrestre, y estigobia o estigobionte, si es acuática.



Adaptaciones al medio hipogeo: el síndrome troglomórfico

Algunos ejemplos de estas adaptaciones son i) la reducción o la ausencia de ojos y la pigmentación más tenue que en sus parientes epigeos (del exterior), ya que en el medio subterráneo no hay luz solar que permita ver ni de la que haya que protegerse; ii) el adelgazamiento y la poca esclerotización de los tegumentos (piel o exoesqueleto de los artrópodos), pues no tienen que evitar la deshidratación por tratarse

de un medio con humedad relativa próxima a la saturación; iii) la reducción de la tasa metabólica comparada con las especies epigeas, lo que les permite subsistir con menos alimento y ser más longevos; iv) las estrategias reproductivas destinadas a producir menos descendientes pero mejor dotados para resistir prolongadas fases de ayuno. Todas estas adaptaciones tienen como objetivo principal ahorrar energía, y han permitido a las especies troglóbias colonizar el medio hipogeo — uno de los hábitats más inhóspitos conocidos — pero también les ha condenado a vivir exclusivamente en él (figura 1). Así pues, su fragilidad es notable frente a cualquier alteración ambiental, por lo que es de extrema importancia conservar las cuevas y el conjunto del medio hipogeo.



Domene vulcanica. Este género de escarabajos ciegos al igual que el resto de su familia son grandes depredadores, armados con poderosas mandíbulas en busca de cualquier animal que se cruce en su camino.

[FOTO: Antonio J. Pérez]

Estudio de la fauna del medio subterráneo

El primer troglóbico descrito, en 1768, fue el anfibio urodelo *Proteus anguinus* de cuevas kársticas (originadas por la meteorización de rocas solubles por acción del agua) de los Alpes Dinaricos, en la península balcánica. No fue hasta 1892 que se describió el jameíto de Lanzarote *Munidopsis polymorpha*, con lo que se constató que las especies adaptadas al medio hipogeo no eran exclusivas de las cuevas kársticas. Posteriormente se ha ido demostrando que las cavidades volcánicas pueden albergar una fauna troglóbica rica y exclusiva, sobre todo en archipiélagos oceánicos como Hawái³, Galápagos⁴, Azores⁵ o Canarias^{6,7}. Durante mucho tiempo el estudio de la fauna hipogea se limitaba a las cuevas propiamente dichas, hasta que Juberthie y colaboradores⁸ descubrieron la presencia de fauna troglóbica en el llamado medio subterráneo superficial (MSS). Este hábitat lo constituyen los espacios existentes entre los fragmentos de roca que, por diversas razones morfológicas, se han acumulado sobre la roca madre formando una red de fisuras y espacios interconectados y está recubierta en superficie por una capa edáfica². El MSS no es simplemente una estructura física, sino un

conjunto de condiciones ambientales, y solo se define como tal si presenta características similares al medio subterráneo profundo en el que se encuentran las cuevas: ausencia de luz y fotoperiodo, una mínima oscilación térmica y una humedad cercana a la saturación. En la búsqueda de otros medios hipogeos se han encontrado algunos que, a diferencia del MSS, no están aislados de la superficie por un suelo suprayacente; así ocurre con el epikarst y el medio hipotelminorreico⁹, o con los campos de acumulación de piroclastos¹⁰, que en el Parque Nacional del Teide pueden resultar prometedores como hábitat de troglóbios.

No fue hasta 1892 que se describió el jameíto de Lanzarote *Munidopsis polymorpha*, con lo que se constató que las especies adaptadas al medio hipogeo no eran exclusivas de las cuevas kársticas.

La fauna subterránea en Canarias

Desde la década de 1980 se han llevado a cabo innumerables estudios de la biología subterránea en todas las islas canarias y se ha demostrado que este archipiélago cuenta con una rica diversidad de especies adaptadas a hábitats hipogeos, con más de 150 especies descritas^{7,11}. De hecho, es la zona volcánica más rica del mundo en especies subterráneas conocidas, y está considerada como uno de los puntos calientes mundiales de biodiversidad hipogea⁹. La fauna troglóbica canaria se ha encontrado tanto en tubos volcánicos como en el MSS^{12,7}. Inicialmente, la mayoría de estas especies se descubrían en estudios llevados a cabo

en tubos de lava, pero luego se ha ido demostrando que el MSS también alberga una cantidad significativa de especies troglóbias (en Canarias 31 son exclusivas de este hábitat y otras 37, compartidas con las cuevas). El desarrollo y la mejora de la técnica de muestreo del MSS¹³ han contribuido a mejorar el conocimiento de la fauna subterránea canaria, con lo que se han descubierto muchas especies en este ambiente. El estudio del MSS ha permitido, además, obtener información de zonas donde las cuevas son escasas o inexistentes, como las islas de Gran Canaria o La Gomera¹⁴⁻¹⁶. De hecho, cada vez tiene mayor aceptación que el hábitat idóneo para la mayoría de troglóbios no lo constituyen las cuevas en sí, sino la red de espacios subterráneos de menores dimensiones².

El archipiélago canario es la zona volcánica más rica del mundo en especies subterráneas conocidas, y está considerada como uno de los puntos calientes mundiales de biodiversidad hipogea.

La fauna subterránea en el Parque Nacional del Teide

El Parque Nacional del Teide ha sido objeto de diversos estudios de biología subterránea^{17,12,18,19,20}. Aunque en el parque nacional hay 63 cavidades catalogadas²¹, en los estudios antes referidos solamente se había prospectado la fauna en tres de ellas: Cueva de los Roques, Cuevas Negras y Cueva de Chavao. Pese a este limitado número, se habían hallado en estas cuevas hasta 23 especies troglóbias (de las más de 150 descritas para Canarias), de las cuales tres arañas (*Walckenaeria cavernicola*, *Dysdera gollumi* y *Pholcus roquensis*) y dos coleópteros estafilínidos (*Micranops mlejneki* y *Ocypus n. sp.*) son exclusivos del parque. La ausencia de prácticamente cualquiera de los tipos de MSS (típico, de coluvio y volcánico) ha hecho que el listado de animales troglóbiontes se limitara a las especies encontradas en cuevas.

Estudio de la fauna hipogea

Durante el año 2014 el Grupo de Investigaciones Entomológicas de Tenerife (GIET) realizó un estudio en el parque²² destinado tanto a aumentar el conocimiento de la fauna que habita en sus cuevas como a la prospección de otros hábitats no cavernícolas, incorporando el análisis de parámetros ambientales que puedan influir en la distribución de las especies troglóbias. Para el estudio se seleccionaron las cuevas que presentaran las características más apropiadas para albergar fauna troglobia, de acuerdo con la bibliografía existente^{17,12,18,20,21,23,24}. Así pues, se estudiaron ocho cavidades distribuidas a lo largo del parque procurando cubrir la máxima área: Sima de los Helechos, Cueva del Hielo, Cueva de los Roques, Cueva de los Roques Superior 1, Cueva de Chavao y Cuevas Negras 1, 3 y 6. Para cumplir con los objetivos fijados fue necesario

Especie	Localidad
<i>Loboptera chionensis</i> Martín e Izquierdo, 1999	Cuevas Negras
<i>Lymnastis subovatus</i> Machado, 1992	Cueva de los Roques
<i>Alevonata outereloi</i> Gamarra y Hernández, 1989	Sima de los Helechos

[TABLA 1] Nuevas citas para las cuevas del Parque Nacional del Teide.

caracterizar cada una de las cuevas y dividir las interiormente en sectores o unidades muestrales. De las ocho cuevas resultó un total de 19 sectores, cada uno abarcaba aproximadamente unos 25 metros de longitud y en ellos se replicaron todas las acciones (trampeos, colocación de cebos libres, toma de medidas ambientales, etc.). El método de muestreo utilizado combina la búsqueda activa en cada visita con un sistema de trampeo usando cebo atrayente, que ha demostrado su eficacia en este tipo de ambiente²⁰. Dado el bajo rendimiento de los muestreos faunísticos en el medio cavernícola, estos deben reiterarse para obtener mejor representatividad de la fauna existente. Por este motivo se llevaron a cabo dos muestreos en diferentes épocas del año: uno en primavera y otro en otoño, para así averiguar las posibles diferencias estacionales existentes.

Tras las prospecciones en las ocho cavidades se encontró un total de 18 especies troglóbias, tres de las cuales eran desconocidas

anteriormente en el Parque Nacional del Teide (tabla 1); además, se ha ampliado la distribución de otras siete especies dentro del conjunto de cuevas del área. Dos de las nuevas citas aparecieron en las cavidades tradicionalmente más estudiadas (Cueva de los Roques y Cuevas Negras), lo que indica que para el conocimiento de la fauna subterránea se requiere un seguimiento prolongado dadas las fluctuaciones de las poblaciones de las especies troglóbias.

La Cueva de los Roques, con 22 especies troglóbias²⁰, es con diferencia la cueva del parque que presenta mayor riqueza de especies y abundancia de individuos, y la cuarta de Canarias después de la cueva de Felipe Reventón (Tenerife), con 36; del complejo Cueva del Viento-Sobrado (Tenerife), con 33; y la Cueva de La Corona (Lanzarote), con 33^{20,25}. La Cueva de los Roques tiene cuatro especies cuya distribución se limita estrictamente a esta cavidad (*Ocypus n. sp.*, *Dysdera gollumi*, *Pholcus roquensis* y



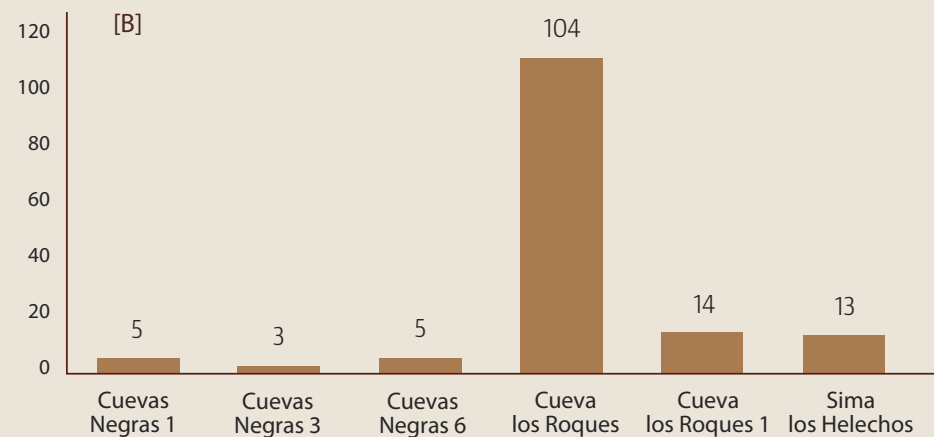
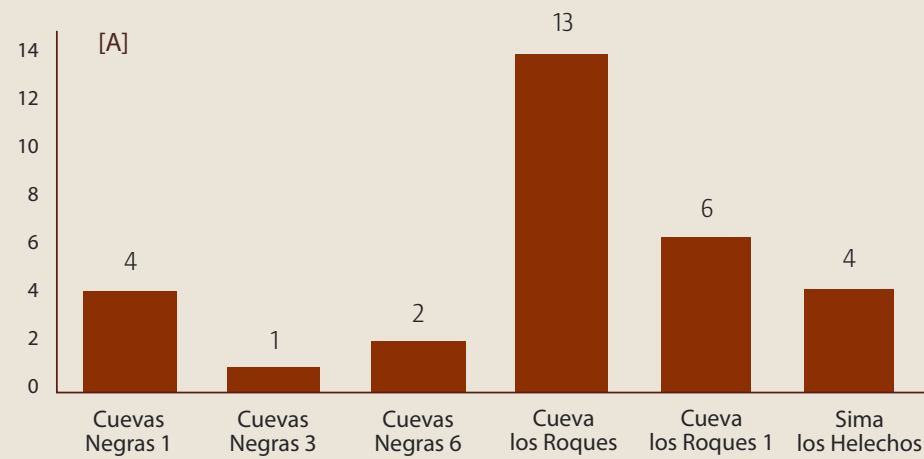
Uno de los ambientes del Parque Nacional del Teide de gran interés, tanto geológico como biológico, lo constituye su medio hipogeo o subterráneo, que ha mostrado tener especies animales ausentes en cualquier otro ámbito de la geografía insular. Existen zonas de uso restringido donde, por cuestiones de conservación, se ha regulado el acceso al público, de acuerdo con el Plan rector de uso y gestión del parque. Este es el caso del medio subterráneo, donde el uso científico está permitido.

Walckenaeria cavernicola), y nueve especies que no comparte con ninguna otra cueva del parque nacional.

Cabe destacar que la Cueva de los Roques, seguida por la Cueva de los Roques Superior, son las cavidades del parque con mayor diversidad y abundancia de troglobios, probablemente debido a la naturaleza de la colada que originó ambas cavidades, que parece constituir el ambiente subterráneo más rico de la zona subalpina de Tenerife (figura 2). No todas las especies troglobias del parque están presentes en cada una de las cuevas (figura 3), ni su distribución es homogénea dentro de aquellas donde se han hallado.

La explicación de estas diferencias fue uno de los objetivos principales de este estudio. Se

registraron diversas variables ambientales en cada uno de los sectores de las cuevas (humedad relativa, temperatura, concentración de CO₂, tipo de sustrato y su granulometría) para poder interpretar los requerimientos de esta fauna y encontrar factores que respondan a los patrones de distribución conocidos. Una vez analizados los resultados obtenidos, ninguna de estas variables parece estar fuertemente correlacionada con el patrón de distribución y la abundancia de especies troglobias, aunque la temperatura y, en mayor medida, la concentración de CO₂ (figura 4) fueron las que dieron valores algo significativos. Efectivamente, la influencia de la concentración de CO₂ en la presencia de especies troglobias es un hecho ya demostrado en cuevas volcánicas tanto de Aus-

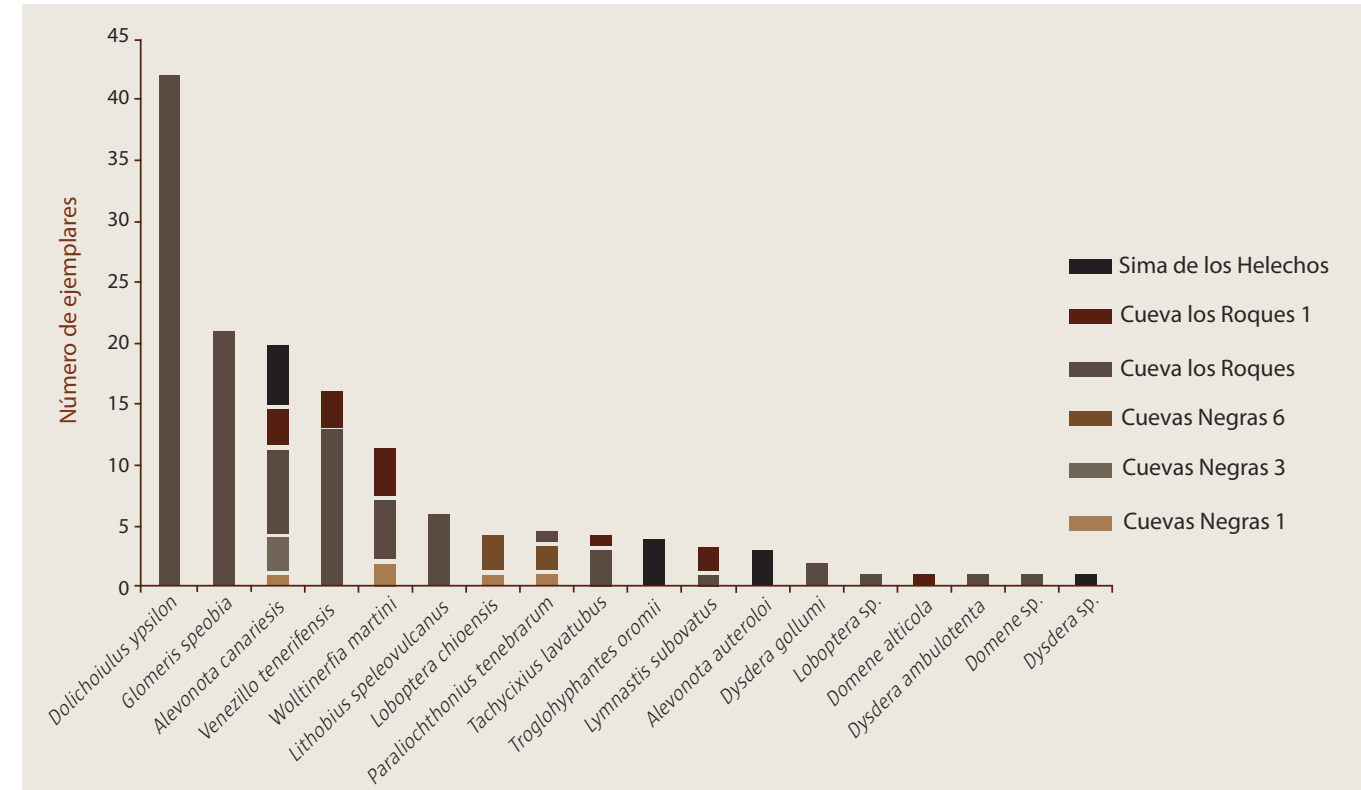


[FIGURA 2] Riqueza específica y abundancia de individuos troglobios hallados en las cuevas del parque nacional durante el presente estudio.

[A] Riqueza de especies.

[B] Abundancia de individuos.

En la figura no aparecen las cuevas de Chavao y del Hielo por no haberse encontrado fauna troglobia en ellas.

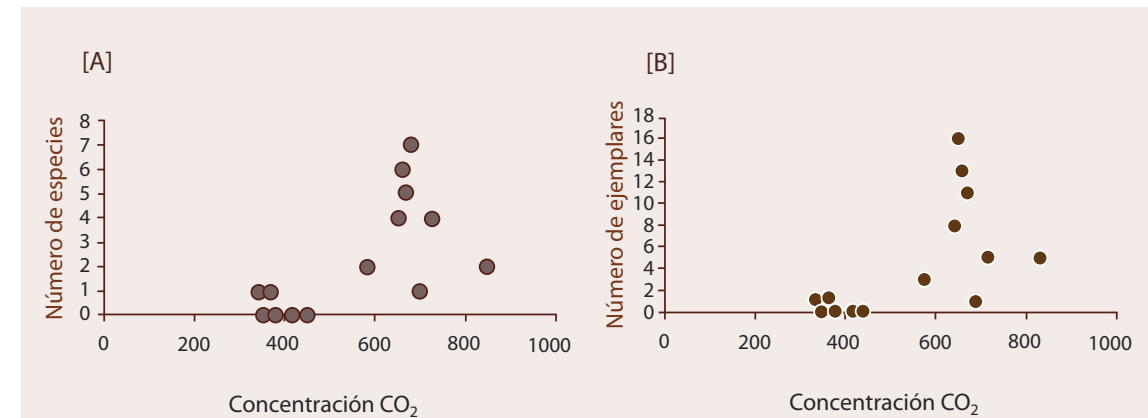


[FIGURA 3] Distribución por cuevas (colores) y abundancia de individuos de las diferentes especies troglobias halladas en el estudio.

tralia²⁶ como de Canarias²⁷, aunque en general tiene menor relevancia que en las cuevas kársticas.

En este estudio también se llevaron a cabo muestreos en ambientes subterráneos no cavernícolas para comprobar la posible presencia de fauna troglobia. Dada la ausencia de MSS en el parque por la juventud de los terrenos, la búsqueda se realizó en los cúmulos de piroclastos, un medio prácticamente inédito salvo un hallazgo puntual obtenido en la isla de As-

tralia¹⁰. En un estudio de la fauna del MSS en el valle de La Orotava²⁸, que incluía la prospección de unos campos de lapilli en las proximidades de Izaña, se obtuvieron resultados limitados pero de gran interés que indican el potencial de este hábitat. En el plan de trabajo de 2014 se desarrolló una técnica más depurada y se llevó a cabo la experiencia en tres zonas del Parque Nacional del Teide (Izaña, Montaña Blanca y Cuevas Negras) siguiendo la metodología propuesta por López y Oromí para



[FIGURA 4] Representación gráfica de la riqueza de especies [A] y la abundancia de ejemplares [B] por sectores en relación con la concentración de CO₂.



Instalación del tubo en el acúmulo de piroclastos, recolocando ordenadamente los materiales extraídos con cuidado de no alterar el entorno.



Introducción de la cazoleta en el tubo previamente cargada con cebo y líquido conservante.



Detalle de la superficie perforada del tubo y su tapa.

el MSS¹³. El principal componente de la trampa es un tubo de PVC de 75 cm a 100 cm de largo y 11 cm de diámetro interior que se entierra verticalmente en el sustrato, y cuya a superficie está perforada por numerosos agujeros de pequeño diámetro (5-7 mm). En el interior del tubo se introduce hasta el fondo una cazoleta de plástico (de una anchura que se ajuste al diámetro) equipada con un sistema de izado. La cazoleta dispone de un compartimento para el cebo usado como atrayente. La parte superior del tubo se dejó a unos 15 cm de la superficie para evitar la entrada de fauna epigea y no causar ningún impacto visual al entorno.

Los resultados obtenidos durante esta prueba superaron todas las expectativas, pues se encontró un total diez especies troglobias (tabla 2), de las cuales una es nueva para la ciencia y otras dos son nuevas citas para el parque nacional. En unos pocos muestreos tentativos se había detectado una diversidad de troglobios que en el conjunto de cuevas del parque habría supuesto un esfuerzo y un tiempo de muestreo muy superior. Estos datos indican la eficacia del método para el estudio de la fauna subterránea en los campos de piroclastos, que resultan muy útiles para prospectar el medio subterráneo en zonas donde no hay cavidades volcánicas ni MSS. Lo relevante de este medio es que, a diferencia del MSS y de la mayoría de tubos volcánicos, no precisa de recubrimiento exterior por suelos, lo que permite que los troglobios lo colonicen en corto periodo de tiempo. Probablemente se deba a la capacidad de los acúmulos de picón de captar y retener humedad, característica que se aprovecha en Canarias para usos agrícolas en zonas áridas.

El medio subterráneo es un hábitat extremadamente sensible a las alteraciones; su fauna está en tan delicado equilibrio con su ambiente que cualquier cambio puede significar la extinción de una especie. Esto se debe a que los troglobios han llevado al límite la adaptación al medio, adquiriendo estrategias de adaptación a este hábitat tan duro e inhóspito que les imposibilitan sobrevivir a cualquier alteración en él. Esto, unido a la necesidad de proteger las estructuras geológicas interiores de las cuevas, y a la peligrosidad de la práctica de la espeleología por personas sin la formación ni la experiencia adecuadas, ha motivado que muchas de las cuevas del parque estén cerradas al público.

Orden	Especie	Localidad
Cochinillas de la humedad	<i>Venezillo tenerifensis</i> Dalens	Mña. Blanca
Pseudoescorpiones	<i>Paraliochthonius cf. tenebrarum</i> Mahnert	Mña. Blanca / C. Negras
Arañas	<i>Agracina canariensis</i> Wunderlich	Izaña
Arañas	<i>Dysdera madai</i> Arnedo	Mña. Blanca
Milpiés	<i>Dolichoilulus ypsilon</i> Enghoff	Mña. Blanca
Cucaracha	<i>Loboptera cf. troglobia</i> Martín e Izquierdo	Izaña / Mña. Blanca
Escarabajos	<i>Wolltinerfia martini</i> Machado	Izaña / Mña. Blanca
Escarabajos	<i>Lymnastis subovatus</i> Machado	Izaña
Escarabajos	<i>Alevonota canariensis</i> Oromí y Martín	Mña. Blanca
Escarabajos	<i>Euconnus</i> n.sp.	Izaña

Conclusiones

En el presente estudio se ha descubierto una nueva especie troglobia para la ciencia y se ha incrementado en cinco el número de especies conocidas para el Parque Nacional del Teide. Se pone de manifiesto que el subsuelo del parque, y por extensión el del archipiélago canario, dista mucho de ser un hábitat bien prospectado.

Es de particular importancia el descubrimiento de los acúmulos de piroclastos como medio habitable para la fauna troglobia. Este hecho abre la posibilidad de estudio en zonas donde no hay cuevas ni MSS. La prosecución de esta línea de investigación puede aportar un mejor conocimiento de la fauna subterránea del Parque Nacional del Teide y una mejor comprensión de las vías de poblamiento del subsuelo. []

[TABLA 2]
Especies troglobias encontradas con la nueva técnica de estudio en campos de piroclastos.



[Los jameos]

Los tubos de lava son consecuencia del enfriamiento de las zonas de la colada lávica en contacto con el aire, formándose una costra más o menos endurecida bajo la cual continúa discurriendo la lava todavía caliente y fluida.

Posteriormente, debido a una disminución de las emisiones de la boca eruptiva, baja el nivel de lava en el interior del tubo y se forma un vacío bajo la costra superficial ya solidificada. Cuando la erupción volcánica termina, queda for-

mada la gruta o tubo lávico, pudiendo más tarde producirse derrumbamientos del techo, denominados jameos, que permiten acceder al interior de estas estructuras volcánicas.



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado gracias a la financiación del Gobierno de Canarias (Parque Nacional del Teide) y a la colaboración del Excmo. Ayuntamiento de La Orotava, a través del Centro de Educación Ambiental Municipal.

Queremos agradecer de manera especial a Samuel García su trabajo como especialista en técnicas de trabajos verticales y escalada, cuando el acceso a algún tubo volcánico así lo requirió; además de felicitarle por su excelente trabajo fotográfico, que ha ilustrado el material divulgativo que se ha editado sobre el proyecto de investigación «Estudio de la fauna cavernícola del Parque Nacional del Teide». Al concejal delegado de Medio Ambiente del Excmo. Ayuntamiento de La Orotava, don Luis Perera, por su constante implicación y pasión por la divulgación de los valores patrimoniales que atesora el Parque Nacional del Teide. A don Manuel Durbán, director-conservador del Parque Nacional del Teide, y al resto del personal, por el respaldo al proyecto y el apoyo mostrado durante su desarrollo. A Heriberto López, a Isabel Sancibrián, a Sara Febles, a Delia Escobar y a Raimondo Melis, por su colaboración durante las duras jornadas de trabajo de campo. A Alejandro Padrón, a Raquel Hernández y a José Carlos Hernández, por su ayuda y asesoramiento en el análisis y en la interpretación de los resultados.

BIBLIOGRAFÍA

1 PÉREZ, AJ; J HENDORFF; J OLESEN y M NOGALES: «Redes tróficas del parque Nacional del Teide» [informe sin publicar]. IPNA-CSIC/Gesplan, SA, 2012.

2 GIACHINO, PM y D VAILATI: *The subterranean environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques*, vol. 3 de *World Biodiversity Association Handbooks*, World Biodiversity Association OSAL, 2010.

3 HOWARTH, FG: «Hawaiian cave faunas: macroevolution on young islands», en DUDLEY, EC (ed.): *The unity of evolutionary biology*, vol. 1, Dioscorides Press, 1990, pp. 285-295

4 PECK, SB: «Eyeless arthropods of the Galapagos Islands, Ecuador: composition and origin of the cryptozoic fauna of a young, tropical oceanic archipelago». *Biotropica*, 1990, vol. 22, n.º 4, pp. 366-381.

5 BORGES, PAV y P OROMÍ: «Azores», en JUBERTHIE, C y V DECU (eds.): *Encyclopaedia Biospeologica*, vol. I. Société de Biospéologie, 1994, pp. 605-610.

6 OROMÍ, P y JL MARTÍN: «The Canary Islands. Subterranean fauna, characterization and composition», en CAMACHO, AI (ed.) *The natural history of biospeleology*, Centro Superior de Investigaciones Científicas, 1992, pp. 527-567.

7 OROMÍ, P: «Canary Islands: Biospeleology», en GUNN, J (ed.) *Encyclopedia of caves and karst science*. Fitzroy Dearborn, 2004, pp. 366-371.

8 JUBERTHIE, C; B DELAY y M BOUILLON: «Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coléoptères troglobies». *Mémoires de Biospéologie*, vol. 7, Société de Biospéologie, 1980, pp. 19-52.

9 CULVER, DC y T PIPAN: *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, 2009.

10 ASHMOLE, NP y MJ ASHMOLE: «The land fauna of Ascension Island: new data from caves and lava flows, and a reconstruction of

the prehistoric ecosystem». *Journal of Biogeography*, 1997, vol. 24, n.º 5, pp. 549-589.

11 OROMÍ, P: «Biospeleology in Macaronesia», en: ESPINASA-PEREÑA, R y J PINT (eds.): *Proceedings of the X, XI and XII International Symposia on Vulcanospeleology. Association for Mexican Cave Studies Bulletin 19 y Sociedad Mexicana de Exploraciones Subterráneas Boletín 7*. Association for Mexican Cave Studies, 2008, pp. 114-118

12 MARTÍN, JL: «Caracterización ecológica y evolución de las comunidades subterráneas en las islas de Tenerife, El Hierro y La Palma (Canarias)» [tesis doctoral]. Universidad de La Laguna, 1992.

13 LÓPEZ, H y P OROMÍ: «A pitfall trap for sampling the mesovoid shallow substratum (MSS) fauna». *Speleobiology Notes*, 2010, vol. 2, pp. 7-11.

14 GILGADO, JD; H LÓPEZ; P OROMÍ y V ORTUÑO: «Description of the first larval instar of *Broscus crassimargo* Wollaston, 1865 (Carabidae: Broscini) and notes about the presence of the species in the mesovoid shallow substratum of La Gomera (Canary Islands, Spain)». *Entomologica Fennica*, 2011, vol. 22, pp. 45-55.

15 MAHNERT, V: «A nature's treasury: Pseudoscorpion diversity of the Canary Islands, with the description of nine new species (Pseudoscorpiones, Chthoniidae, Cheiridiidae) and new records». *Revista Ibérica de Aracnología*, 2011, vol. 19, pp. 27-45.

16 MACHADO, A y H LÓPEZ: «A new species of *Oromia* (Coleoptera: Curculionidae) from the Canary Islands». *Zootaxa*, 2015, vol. 3931, n.º 1, pp. 117-126.

17 MARTÍN, JL y P OROMÍ: «An ecological study of Cueva de los Roques lave tube (Tenerife, Canary Islands)». *Journal of Natural History*, 1986, vol. 20, n.º 2, pp. 375-388.

18 ARECHAVALETA, M; N ZURITA; A CAMACHO y P OROMÍ: «La fauna invertebrada de tres cavidades volcánicas del Parque Nacional del Teide (Tenerife): Los Roques, Cuevas Negras y Chavao». *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 1998, vol. 10, n.º 4, pp. 65-78.

19 OROMÍ, P; N ZURITA; M ARECHAVALETA y A CAMACHO: *Inventario de la fauna de invertebrados del Parque Nacional del Teide*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, 2002.

20 OROMÍ, P; N ZURITA; E MUÑOZ y otros: «Conservación de la fauna invertebrada cavernícola de las islas de Tenerife, La Palma y El Hierro» [informe sin publicar]. Universidad de La Laguna, 2001.

21 DE LA CRUZ, S y AJ PÉREZ: «Inventario de las cavidades volcánicas del Parque Nacional del Teide» [informe sin publicar]. Gesplan, SA, 2010.

22 PÉREZ, AJ: «Estudio de la fauna cavernícola del Parque Nacional del Teide» [informe sin publicar]. Dirección General de Protección de la Naturaleza. Parque Nacional del Teide, 2015.

23 PÉREZ, AJ y S DE LA CRUZ: «Inventario y cartografiado de determinadas cavidades del Parque Nacional del Teide. Cueva de Samara III, Cuevas Negras I, Cuevas Negras IV, Cueva de El Calderón, Pozo de la Nieve, Cueva de los Roques, Cueva de los Roques sup. II y Cueva del Salitre» [informe sin publicar]. Gesplan, SA, 2012.

24 PÉREZ, AJ; S de la Cruz; R Hernández y J Rodríguez: «Inventario y cartografiado de determinadas cavidades del Parque Nacional del Teide. Sima de los Helechos, Sima de la Perdiz, Cueva del Hielo I, Cueva de Chavao, Cueva de los Roques sup. I, Cueva del Pozo y Cuevas Negras VI» [informe sin publicar]. Gesplan, SA, 2011.

25 MARTÍNEZ, A; B GONZÁLEZ; J NÚÑEZ y otros: *Guide to the anchialine ecosystems from Jameos del Agua and Túnel de la Atlántida (Lanzarote, Spain)* [en prensa]. Ministerio de Medio Ambiente.

26 HOWARTH, FG y FD STONE: «Elevated carbon dioxide levels in Bayliss Cave, Australia: implications for the evolution of obligate cave species». *Pacific Science*, 1990, vol. 44, n.º 3, pp. 207-218.

27 ARECHAVALETA, M; P OROMÍ; LL SALA y C MARTÍN: «Distribution of carbon dioxide concentration in Cueva del Viento (Tenerife, Canary Islands)», en OROMÍ, P (ed.): *7th International Symposium on Vulcanospeleology, Santa Cruz de La Palma, Canary Islands, Nov. 1994*. Los Libros de la Frontera, 1996, pp. 11-14.

28 PÉREZ, AJ; G VIERA y D PÉREZ-PADILLA: «Estudio de la fauna del MSS del valle de La Orotava» [informe sin publicar]. Trabajo de fin de curso Zoología de Artrópodos, 2001.

LOS AUTORES

Antonio J. Pérez (aperezde@ull.es) es licenciado en Biología por la Universidad de La Laguna y miembro del Grupo de Investigaciones Entomológicas de Tenerife (GIET). Ha encauzado su actividad científica a la sistemática, la ecología, la conservación y el seguimiento de la fauna invertebrada canaria, con hincapié en la fauna subterránea.

Nicolás Martín (nmcarabus@gmail.com) es gestor ambiental. Es responsable de la coordinación del Centro de Educación Ambiental Municipal (CEAM), del Aula Municipal para la Sostenibilidad y del Huerto Ecológico Urbano Municipal en el Excmo. Ayuntamiento

de La Orotava. Cuenta con una amplia experiencia en el diseño, la dirección, el desarrollo y la evaluación de proyectos en el campo ambiental y social. Como divulgador, ha editado numeroso material sobre el patrimonio natural y cultural del archipiélago canario. Ha colaborado como naturalista en diferentes proyectos de investigación relacionados con el conocimiento de la biota macaronésica. Desde sus comienzos en el año 1996, es el editor y coordinador de la revista de divulgación científica *inDiferente*.

Pedro Oromí es catedrático de Zoología en la Universidad de La Laguna y presidente del Grupo de Investigaciones Entomológicas de Tenerife (GIET). De su extensa carrera científica cabe destacar el estudio de la fauna subterránea, para lo que formó un grupo de investigadores que desde la década de 1980 ha realizado numerosos trabajos, fruto de los cuales han resultado el descubrimiento y la descripción de gran parte de la fauna troglobia de Canarias.

CITA RECOMENDADA

PÉREZ DELGADO, AJ; N MARTÍN y P OROMÍ: «Morradores en el reino del silencio. El medio subterráneo en el Parque Nacional del Teide». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 42-55.



[UN VIAJE DE 10000 AÑOS]

LOS BOSQUES DEL PASADO EN LAS ISLAS CANARIAS

**The forests of the past in the Canary Islands:
a journey of 10,000 years**

The Canary Islands provide an exceptional scenario to study vegetation changes through time, since they are diverse in geographical, geological, biological and historical aspects. Surprisingly, little attention has been paid to this region to date. Suitable sites for fossil preservation have been found in three islands of the Canary Islands: Tenerife, La Gomera and Gran Canaria, and sedimentary sequences, spanning part of the Holocene, were recently studied by means of fossil pollen and charcoal analyses to reconstruct vegetation and fire history. Results obtained so far show that Canarian vegetation has been subject to changes in the past, mostly driven by climate dynamics and human activities. La Gomera sequence was the oldest, allowing to track shifts in forest composition related to past climate change. In contrast, Tenerife and Gran Canaria underwent the most significant changes in vegetation after human settlement, involving the increase of fires, the decline and disappearance of species, the opening of the forest, the spread of grasses and shrubs, and the introduction of cultivated plants. Similar patterns of vegetation change have been found on islands worldwide, where palaeoecological information is increasingly showing its potential in conservation ecology and management.

LEA DE NASCIMENTO, SANDRA NOGUÉ, CONSTANTINO CRIADO, ROBERT J. WHITTAKER,
KATHY J. WILLIS Y JOSÉ MARÍA FERNÁNDEZ-PALACIOS

Las comunidades vegetales de Canarias y el paisaje que conforman en la actualidad son el resultado de un largo proceso en el que las especies que colonizaron el archipiélago, o que surgieron *in situ* por diversificación de las primeras, han sido capaces de adaptarse (o no, en este caso, extinguiéndose) a cambios ambientales de muy diferente origen. Durante millones de años el clima y los eventos geológicos han sido los principales agentes de modelado del paisaje vegetal, originando perturbaciones que consideramos naturales como, por ejemplo, cambios abruptos en la temperatura y en las precipitaciones, las oscilaciones del nivel del mar, las erupciones volcánicas, los deslizamientos o los incendios naturales. A estas perturbaciones naturales podemos sumar además las interacciones bióticas, es decir, las relaciones que se establecen entre las propias especies como, por ejemplo, la competencia por los recursos, la dispersión o la depredación. Si consideramos los más de veinte millones de años de edad que tienen las islas más antiguas actualmente emergidas, es tan solo en los últimos momentos de su prolongada historia cuando el ser humano comienza a ejercer como un nuevo agente transformador del paisaje, provocando perturbaciones antrópicas o culturales, tales como la deforestación, la introducción voluntaria o involuntaria de especies exóticas o los incendios, entre otras. Conocer cómo eran los ecosistemas del pasado y cómo han respondido frente a las perturbaciones naturales y culturales a lo largo del tiempo es el principal objetivo de la paleoecología¹. Este conocimiento es necesario para entender los procesos que ocurren a largo plazo, es decir, en periodos que abarcan miles de años, que es, en realidad, la escala temporal en la que ocurren la mayoría de los procesos ecológicos y evolutivos y que, por lo tanto, no son observables mediante los estudios ecológicos convencionales que abarcan tan solo una o varias décadas en el mejor de los casos. La información que se obtiene en los estudios

paleoecológicos tiene además aplicación en la conservación y gestión medioambiental², pues estos datos sirven para determinar cuáles eran las condiciones naturales de los ecosistemas antes de la llegada de los humanos, condiciones que podemos utilizar como situaciones de referencia (las llamadas *ecological baselines*) en tareas de restauración ecológica. Conociendo la evolución temporal de un ecosistema a largo plazo, también podemos determinar cuál es su variabilidad natural y cómo suele responder ante determinadas perturbaciones, de forma que es posible diagnosticar si el ecosistema está en buen estado; si, por el contrario, está en una situación irrecuperable o si, a pesar de estar degradado, se está recuperando. Asimismo, se puede predecir cómo va a responder cada ecosistema ante determinados eventos en el futuro, como, por ejemplo, los originados por el calentamiento global o la presión de las actividades humanas.

Conociendo la evolución temporal de un ecosistema a largo plazo, también podemos determinar cuál es su variabilidad natural y cómo suele responder ante determinadas perturbaciones.

Existen numerosos ejemplos de estudios paleoecológicos en islas y de su aplicabilidad en la conservación. En Hawái, por ejemplo, los registros paleoecológicos demuestran que en los últimos milenios las variaciones en la circulación atmosférica del Pacífico han ocasionado desplazamientos altitudinales de los vientos alisios, y estos a su vez han provocado

cambios en la distribución y composición del bosque húmedo³. Esta información permitiría predecir los cambios de distribución del bosque en respuesta al cambio climático. En Galápagos se ha utilizado el registro fósil para confirmar que ciertas especies que se consideraban exóticas estaban presentes en las islas antes de su descubrimiento en 1535 y que, por lo tanto, se trataba de especies nativas no introducidas por los humanos⁴. La reclasificación del origen de estas especies evita inversiones innecesarias, y muchas veces ineficaces, en la erradicación de supuestas especies invasoras que en realidad son nativas. En Nueva Zelanda, se ha descrito cómo el régimen de incendios naturales fue modificado primero por los maoríes y posteriormente por los colonos

Europeos, que hicieron uso del fuego para abrir la vegetación forestal, con lo que se incrementó el número de incendios considerablemente⁵. Estos registros permiten definir el régimen de incendios naturales que deberíamos mantener para respetar la dinámica natural de la vegetación y el umbral para el cual la vegetación es recuperable. A pesar de que son muchas las islas que cuentan con estudios paleoecológicos, las islas Canarias y el resto de los archipiélagos de la Macaronesia apenas han sido explorados bajo este enfoque. Recientemente investigadores del grupo de Ecología y Biogeografía Insular y del departamento de Geografía de la Universidad de La Laguna, en colaboración con investigadores de la Universidad de Oxford, hemos establecido una línea de investigación que trata de reconstruir los ambientes del pasado en la Macaronesia mediante el uso de técnicas paleoecológicas. En este artículo presentamos un resumen de los principales resultados obtenidos hasta ahora en las islas Canarias.

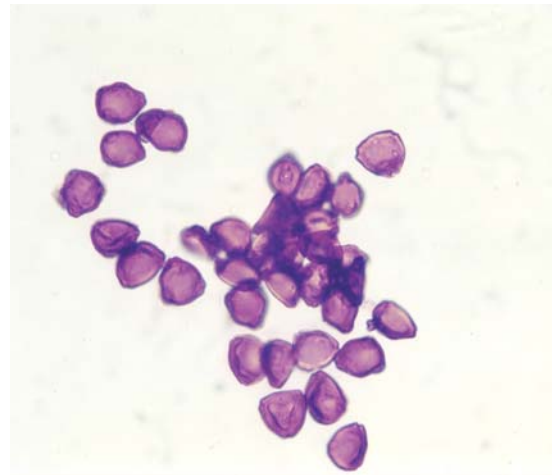
El método: ¿qué nos dicen los fósiles?

La paleoecología es la reconstrucción de los paleoambientes, o ambientes del pasado, mediante el estudio de fósiles, es decir, los restos o huellas de organismos que vivieron en el pasado, y de los sedimentos en los que se han preservado¹. Los fósiles vegetales, restos o impresiones de hojas, tallos, flores, frutos o semillas, se utilizan para reconstruir la vegetación del pasado e intentar establecer relaciones con factores geológicos, climáticos, bióticos y humanos que la hayan modificado. Uno de los indicadores fósiles más utilizados para la reconstrucción de la vegetación en el tiempo es el polen (el término polen fósil se utiliza para referirse tanto a los granos de polen como a las esporas de helechos). Polen y esporas son

Bosque termófilo con palmeras y sabinas en Tierra del Trigo (Tenerife) similar en composición a la vegetación del entorno de la Laguna de Valleseco entre 4500 y 2300 años antes del presente.

[FOTO y FOTO PORTADA: José Juan Hernández]





Granos de polen de faya *Morella faya*.

[FOTO: Lea De Nascimento]

producidos en abundancia, se dispersan de forma homogénea, son resistentes al deterioro por el paso del tiempo y presentan estructuras diferenciadas, por lo que pueden recuperarse e identificarse grandes cantidades de polen fósil en una variedad de sedimentos. Esto supone una ventaja frente a otro tipo de fósiles menos abundantes, puesto que la abundancia de polen permite obtener una resolución temporal (muchas muestras con continuidad en el tiempo) y espacial (muchos sitios con polen en una región) mucho mayores, que dan lugar a recuentos significativos, que son comparables mediante análisis cuantitativos y estadísticos

similares a los que se aplican en cualquier estudio ecológico.

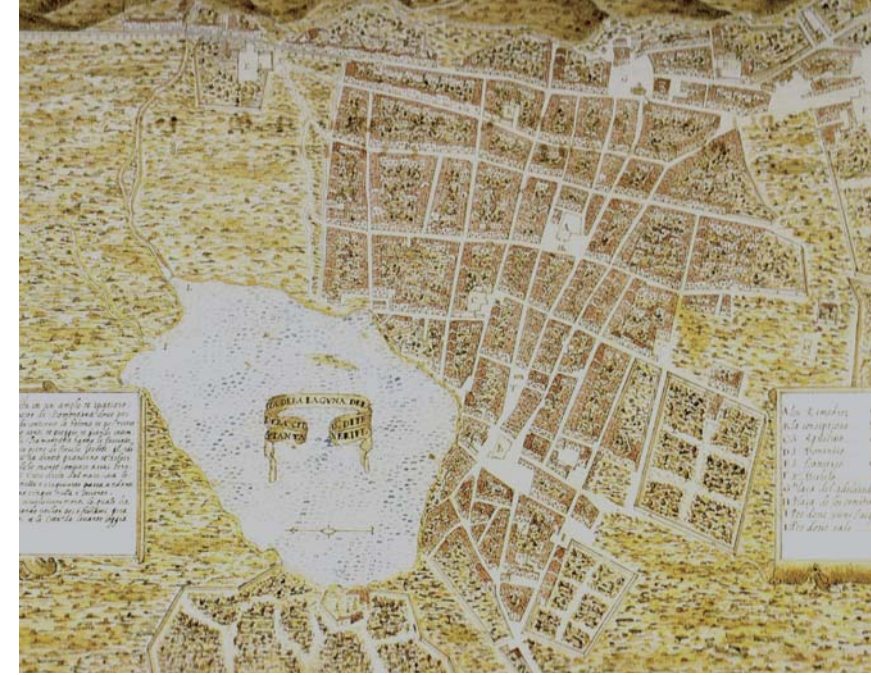
Para poder interpretar la mezcla de polen que encontramos en una muestra de sedimentos necesitamos comprender los principios del análisis de polen¹ que resumimos a continuación. El polen es producido por las plantas que viven en una zona y un momento determinados, y, por lo tanto, la lluvia de polen representa la composición y abundancia de las especies en la vegetación de ese momento y lugar. La lluvia de polen originada por las plantas se mezcla en el aire de manera uniforme hasta que se deposita. Cuando la deposición ocurre en una cuenca sedimentaria, como por ejemplo un lago, se va acumulando en las capas de sedimentos de forma ordenada en el tiempo. Si además se dan las condiciones adecuadas de anaerobiosis (ausencia de oxígeno), el polen puede preservarse durante mucho tiempo (de cientos a miles de años). A partir de una secuencia sedimentaria (que obtenemos perforando el suelo), podemos extraer el polen contenido en las distintas capas de sedimentos que representan distintas edades, siendo más antiguas las capas más profundas y más recientes las más superficiales. El polen contenido en cada capa o nivel puede contarse e identificarse (generalmente a nivel de familia, pero a veces también a nivel de género o especie) utilizando un microscopio, de forma que obtenemos la representación y abundancia

de las plantas que constituían la vegetación de cierta zona en distintos periodos (figura 1).

Junto con el polen se extraen también fragmentos de carbón procedentes de plantas que se han quemado y que se van acumulando en los sedimentos. Dependiendo de su tamaño, los fragmentos de carbón pueden indicarnos incendios que quemaron la vegetación local (fragmentos grandes o macrocarbónes, que solo pueden alcanzar distancias cortas desde su punto de origen) o vegetación a escala regional (fragmentos pequeños o microcarbónes, que pueden alcanzar distancias más largas). El carbón que se acumula en los sedimentos junto con otros restos de material vegetal sirve además para poner fecha a los distintos niveles de la secuencia sedimentaria mediante la datación por radiocarbono (¹⁴C).

Buscando los fósiles

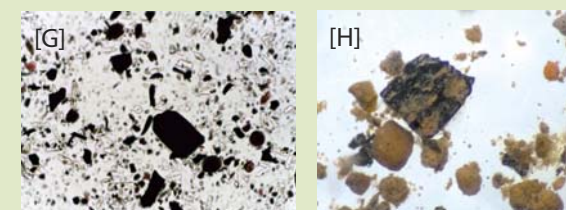
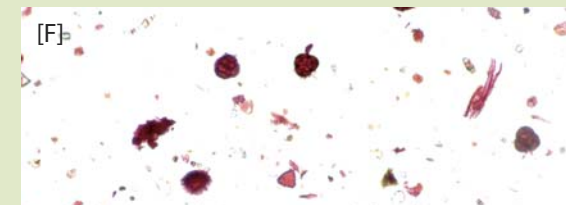
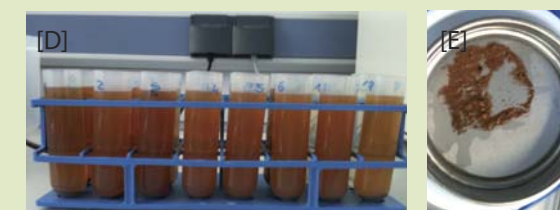
Una de las mayores dificultades para desarrollar el análisis de polen fósil en Canarias es la escasez de depósitos en los que se haya podido acumular y conservar polen. En general, los sitios más aptos suelen ser los lagos, las turberas, los hielos permanentes o los sedimentos marinos; sitios que no existen en Canarias o son de difícil ac-



ceso, como es el caso de estos últimos. Aún así, hemos encontrado ciertos sitios donde aparentemente se han dado condiciones favorables para la preservación de los fósiles y que nos han permitido encontrar cantidades suficientes como para reconstruir la vegetación de forma fiable. Nuestras zonas de estudio son básicamente antiguas lagunas y calderas.

Mapa de la ciudad de La Laguna en 1588 con la laguna ubicada al norte de la ciudad según Leonardo Torriani. Imagen reproducida de Juan Tous Meliá: *Tenerife a través de la cartografía (1588-1899)*. Museo Militar Regional de Canarias, Ayuntamiento de San Cristóbal de La Laguna, Tenerife, 1996.

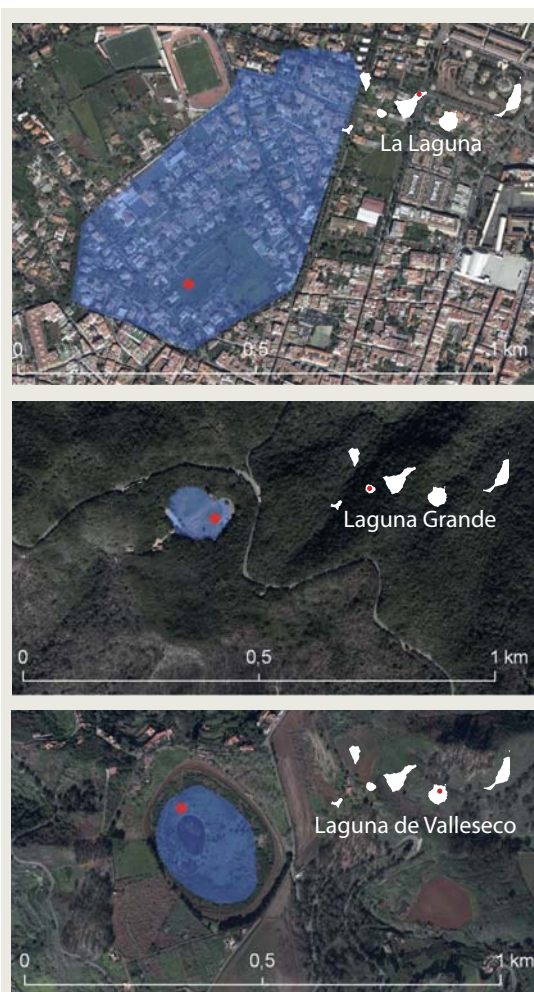
El criterio inicial que aplicamos para elegir un sitio adecuado para la preservación de fósiles es que hubiera alguna prueba de la existencia de un pequeño lago o laguna, asegurándonos de esta manera de que se dieran dos condiciones esenciales: 1) la acumulación de polen en el tiempo por la sedimentación y 2) la conserva-



[FIGURA 1] Métodos utilizados en el campo y en el laboratorio: [A] extracción de sedimentos con máquinas de sondeo, [B] secuencias sedimentarias recolectadas en tubos de PVC, [C] muestreo de sedimentos en distintos niveles de profundidad, [D] tubos de centrifuga con sedimentos durante la extracción de polen fósil, [E] tamizado de los sedimentos para separar las fracciones de carbón, [F] imagen de polen fósil y [G] microcarbón bajo el microscopio, [H] fragmentos de macrocarbón bajo la lupa.

	La Laguna	Laguna Grande	Laguna de Valleseco
Isla	Tenerife	La Gomera	Gran Canaria
Coordenadas (UTM)	28R 370924E 3152861N	28R 278332E 3113282N	28R 444535E 3104573N
Altitud (m)	560	1250	870
Área (ha)	27	3	5
Vegetación actual	Cultivos abandonados	Fayal de altitud	Matorral de sustitución y plantaciones arbóreas
Profundidad (cm)	220	600	550
Edad (años calculados BP)	4700-400	9600-0	4500-1500

[TABLA 1]
Resumen de las características principales de los tres sitios y secuencias estudiadas.



[FIGURA 2]
Localización y vista área de las tres lagunas (La Laguna, Laguna Grande y Laguna de Valleseco). La superficie azul representa la extensión aproximada de las lagunas y el punto rojo indica el lugar del sondeo (adaptado de la ortofoto de Canarias OrtoExpress 2012-2013, www.grafcan.es).

ción de polen en el tiempo por la presencia de una capa de agua que favorezca las condiciones anaeróbicas. Basándonos en la toponimia, escogimos el antiguo lago de La Laguna (Tenerife, 560 m de altitud) y dos lagunas estacionales de fondos de calderas: Laguna Grande (La Gomera, 1250 m) y la Laguna de Valleseco (Gran Canaria, 870 m), lo que nos permitió estudiar tres altitudes e islas diferentes (figura 2 y tabla 1). El antiguo lago de la ciudad de La Laguna fue cartografiado en el siglo XVI por el ingeniero cremonés al servicio de Felipe II Leonardo Torriani, y, según su mapa, se estima que cubría una superficie de 27 ha al noroeste de la antigua ciudad⁶. Hoy en día casas y algunas huertas ocupan la mayoría de la cuenca, por lo que su vegetación es totalmente antrópica. El bosque más próximo, la laurisilva de Anaga, se encuentra a unos 3 km. Laguna Grande, en el Parque Nacional del Garajonay, es un antiguo cráter que ocupa unas 3 ha y en el que se suele formar una pequeña laguna tras las lluvias. Forma un claro que se utiliza en la actualidad como área recreativa y está rodeado por varios tipos de monteverde, como el fayal de altitud adaptado a las bajas temperaturas de las zonas más altas y la laurisilva húmeda en las zonas de influencia del mar de nubes⁷. Finalmente, en el Parque Rural de Doramas, en Gran Canaria, sobre otro cráter un poco mayor, de unas 5 ha, se ubica la Laguna de Valleseco, en la que antiguamente se formaba una laguna estacional. La zona se usó históricamente para cultivar y en la actualidad es un área recreativa con una vegetación muy transformada principalmente compuesta por un matorral de leguminosas que sustituye a la vegetación original y plantaciones de pino y castaño.

Reconstruyendo la vegetación en Canarias

De cada una de las lagunas y calderas extrajimos una columna de sedimentos mediante las máquinas de sondeo que se suelen utilizar para testificar los materiales que componen el terreno antes de realizar una obra (figura 1). Las profundidades alcanzadas fueron distintas en cada sitio, lo que condicionó que pudiéramos retroceder más o menos en el tiempo. En algunos casos no fue posible recuperar los sedimentos más recientes, puesto que al tratarse de zonas con usos históricos, como la agricultura, los sedimentos habían sido removidos (La Laguna) o eliminados (Valleseco).

En La Laguna, la secuencia sedimentaria cubrió un periodo de 4300 años, entre 4700 y 400 años antes de la actualidad (en adelante años BP, *Before Present*, tomando como presente el año 1950). Los sedimentos más superficiales, correspondientes a los primeros 400 años, que representarían el periodo histórico, no se pudieron utilizar puesto que habían sido removidos posiblemente con el arado de los terrenos. A partir del recuento e identificación del polen fósil reconstruimos la vegetación del entorno de La Laguna⁸ (figura 3). En un primer periodo (4700-2000 años BP) la vegetación estaba compuesta por diversas especies arbóreas, entre ellas dos árboles que no se consideraban nativos de las islas, pertenecientes a los géneros *Quercus* (robles o encinas, puesto que no hemos sido capaces de identificar la especie) y *Carpinus* (carpes). Junto al abundante polen de estos árboles encontramos también polen de fayas y otros árboles de la laurisilva, de pino canario y de sabinas y palmeras. El polen de los árboles característicos de la laurisilva aparece en pequeñas cantidades debido a que en su mayoría son polinizados por insectos y no necesitan producir grandes cantidades de polen para

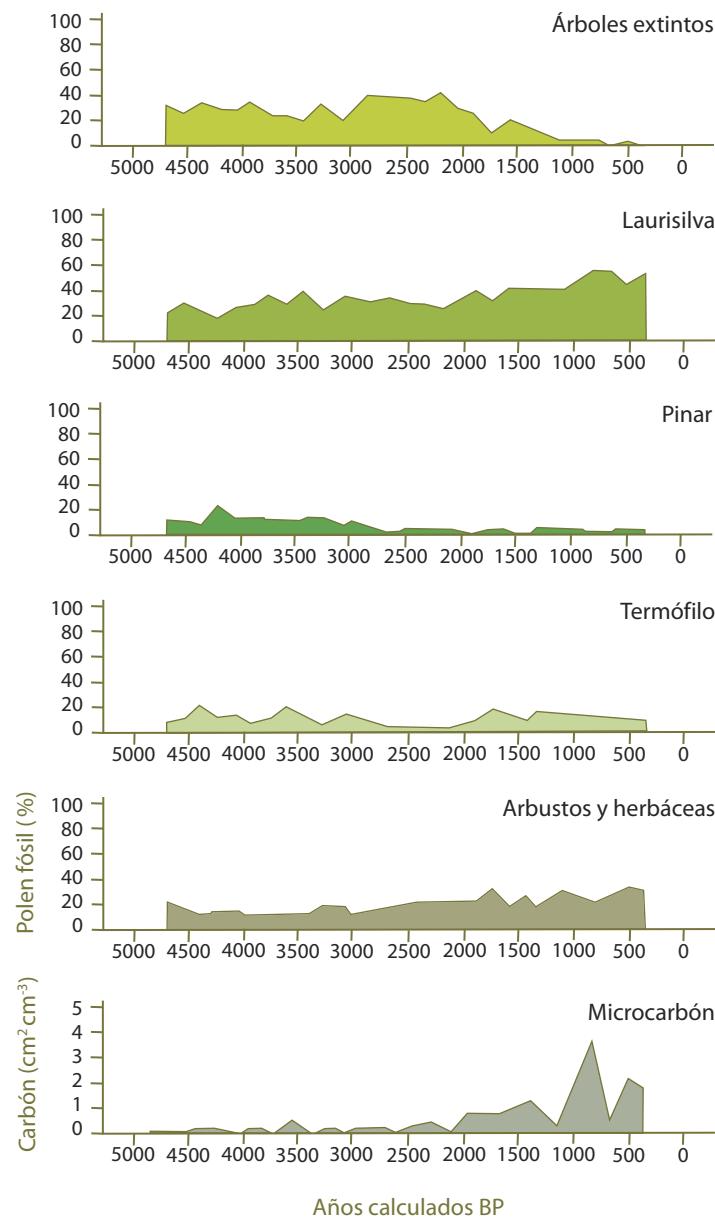
El polen de los árboles característicos de la laurisilva aparece en pequeñas cantidades debido a que en su mayoría son polinizados por insectos y no necesitan producir grandes cantidades de polen para asegurar su polinización.

asegurar su polinización. A pesar de esta infrarrepresentación que muestran muchos árboles de la laurisilva, tras comparar la composición de las muestras de polen fósil con la composición de la lluvia de polen actual de los distintos tipos de vegetación canarios, pudimos confirmar que la vegetación que existió en La Laguna durante esa época no tiene un análogo en la vegetación actual. Posiblemente se tratara de un bosque donde las encinas o robles y los carpes fueron dominantes, al menos en el entorno próximo a La Laguna, aunque no sabemos si estas especies constituían una comunidad exclusiva o coexistían con las especies del monteverde. El pinar canario y las comunidades de termófilo (sabinas, palmerales), con una señal de polen mucho más baja, estarían representados en la zona, pero no en el entorno inmediato de La Laguna, lo que indicaría que era una zona de transición entre distintos tipos de vegetación. En torno a 2000 años BP se produjo un cambio en la composición del bosque, las encinas o robles y los carpes comenzaron a disminuir, para acabar desapareciendo completamente entre 700 y 400 años BP, y van siendo reemplazados principalmente por la faya y otras especies del monteverde. La comparación con la lluvia de polen actual nos indica que el bosque en este periodo (2000-400 años BP) era muy

similar al monteverde actual, con comunidades de termófilo creciendo en las proximidades⁹.

Laguna Grande es la secuencia más antigua, pues abarca los últimos 9600 años de historia¹⁰ (figura 4). En un primer periodo —9600-5500 años BP—, el bosque que rodeaba Laguna Grande estaba dominado por sauces y palmeras, acompañados por árboles del monteverde. Al comparar las muestras fósiles con la lluvia de polen actual, se hacen evidentes las similitudes de este bosque con los palmerales actuales vinculados a cauces de barranco⁹, donde los sauces también están presentes. En el periodo siguiente —5500-0 años BP, es decir, hasta la actualidad—, la faya y el brezo se vuelven dominantes en la zona, con una señal polínica

[FIGURA 3] Diagrama de porcentaje de polen fósil y concentración de carbón en el tiempo (años calculados BP) de La Laguna (Tenerife), que muestra la suma de los distintos tipos polínicos por tipo de vegetación (árboles extintos, laurisilva, pinar, bosque termófilo, otros arbustos y herbáceas) y la concentración de microcarbón.



muy similar a la del monteverde actual, y los sauces y palmeras desaparecen del entorno de Laguna Grande.

Finalmente, en la Laguna de Valleseco la secuencia recoge un periodo de 3000 años, entre 4500 y 1500 años BP¹¹ (figura 5). En este caso, los últimos 1500 años de historia han desaparecido de la secuencia, probablemente debido a que los suelos de la caldera fueran extraídos, quizá para utilizarlos como sorribas en los cultivos de exportación. En un primer

periodo —4500-2300 años BP— las sabinas y las palmeras son los árboles mejor representados en la zona, y su porcentaje de polen fósil es muy similar a la señal de polen de sabinas y palmerales actuales. La vegetación se asemeja a un bosque termófilo muy abierto, con un sotobosque cubierto por gramíneas y otras herbáceas. A partir de 2300 años BP, la vegetación cambia: las gramíneas comienzan a aumentar y las sabinas y palmeras van desapareciendo de la zona. Poco después, en torno a 1800 años BP, otros arbustos y herbáceas se van expandiendo y las gramíneas, en este caso cereales, empiezan a cobrar importancia, mientras que la señal de árboles es mínima. Solamente al final del registro —1500 años BP— se empieza a recuperar la vegetación arbolada, representada principalmente por fayas, mientras que la señal de cereales desaparece.

Los incendios en el pasado

En todas las secuencias se encontraron restos de carbón, aunque solo se hallaron fragmentos de mayor tamaño en Laguna Grande y en la Laguna de Valleseco. La ausencia de macrocarbones en La Laguna podría deberse a que, al estar inundada de forma permanente, la vegetación circundante difícilmente se quemaba. En La Laguna la señal de carbón es relativamente baja hasta hace unos 2000 años, cuando aumenta significativamente la concentración de microcarbones lo que indica una mayor incidencia de incendios a escala regional (figura 3). En Laguna Grande existen pruebas de incendios durante los últimos 7000 años. Destacan, en particular, un pico de incendios a escala regional hace unos 4800 años (aquí no descartamos un origen exógeno, tal vez cenizas transportadas por vientos favorables desde los pinares de la vertiente occidental de Tenerife, donde la actividad volcánica en ese periodo fue intensa) y las señales de incendios locales en torno a 3100 y 1800 años BP. En los últimos 900 años hay incendios frecuentes pero aparentemente de menor intensidad (figura 4). En la Laguna de Valleseco la cantidad de carbones encontrados indica que los incendios fueron frecuentes en el periodo 4500-1500

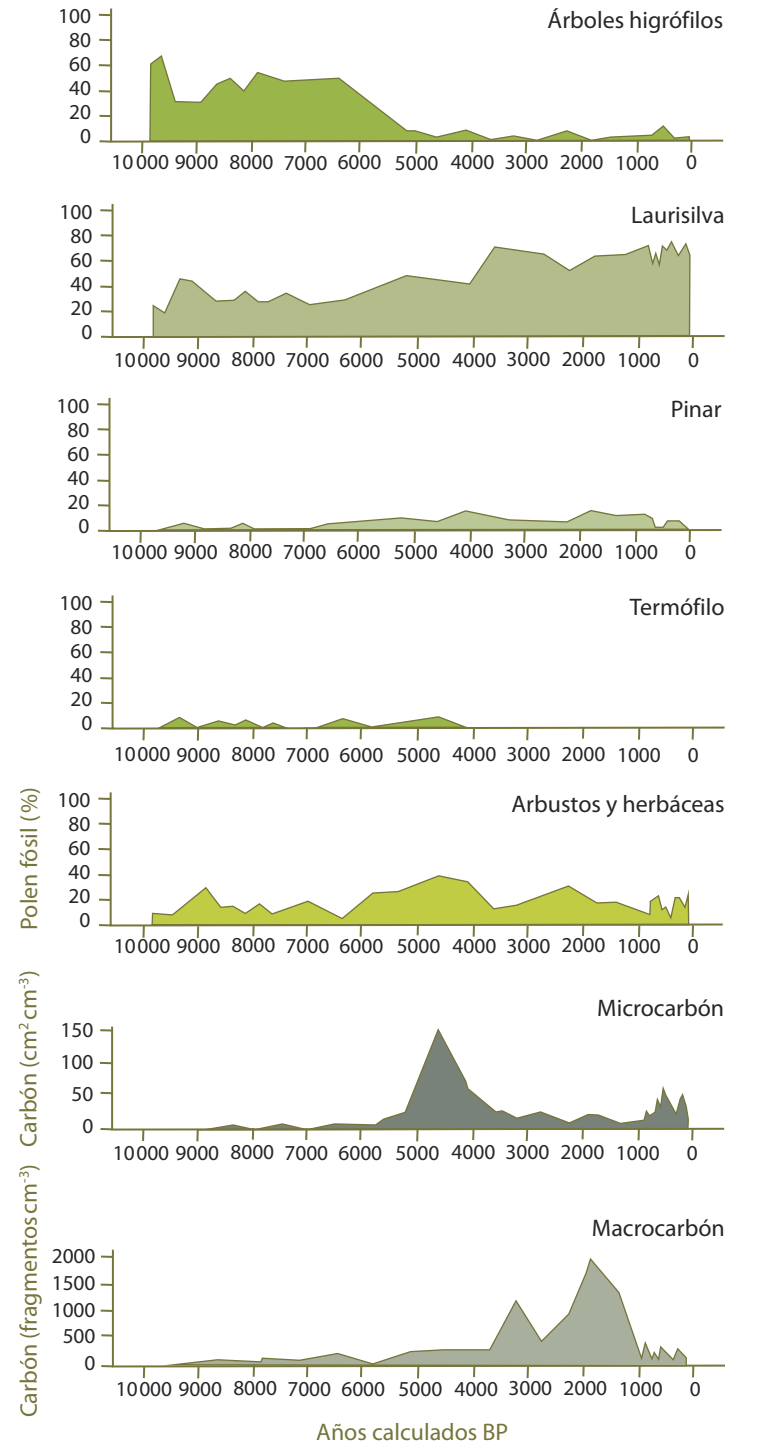
años BP, aunque se vuelven especialmente frecuentes a partir de 1900 años BP y se detectaron picos recurrentes de concentración de carbones cada 100 años (figura 5).

Las señales de carbón anteriores a la llegada de los humanos atestiguan que los incendios naturales formaban parte de la dinámica natural de los distintos tipos de vegetación encontrados en cada isla, incluyendo el monteverde. La frecuencia con la que ocurrían estos incendios naturales era relativamente baja, lo que permitía que la vegetación se recuperase tras cada incendio, de modo que no se producían daños irreversibles. Sin embargo, tras la llegada de los humanos el régimen de incendios se intensificó, especialmente a partir de 2000 años BP en Tenerife y en Gran Canaria, lo que causó la apertura de la bóveda del bosque y cambios en la composición de especies.

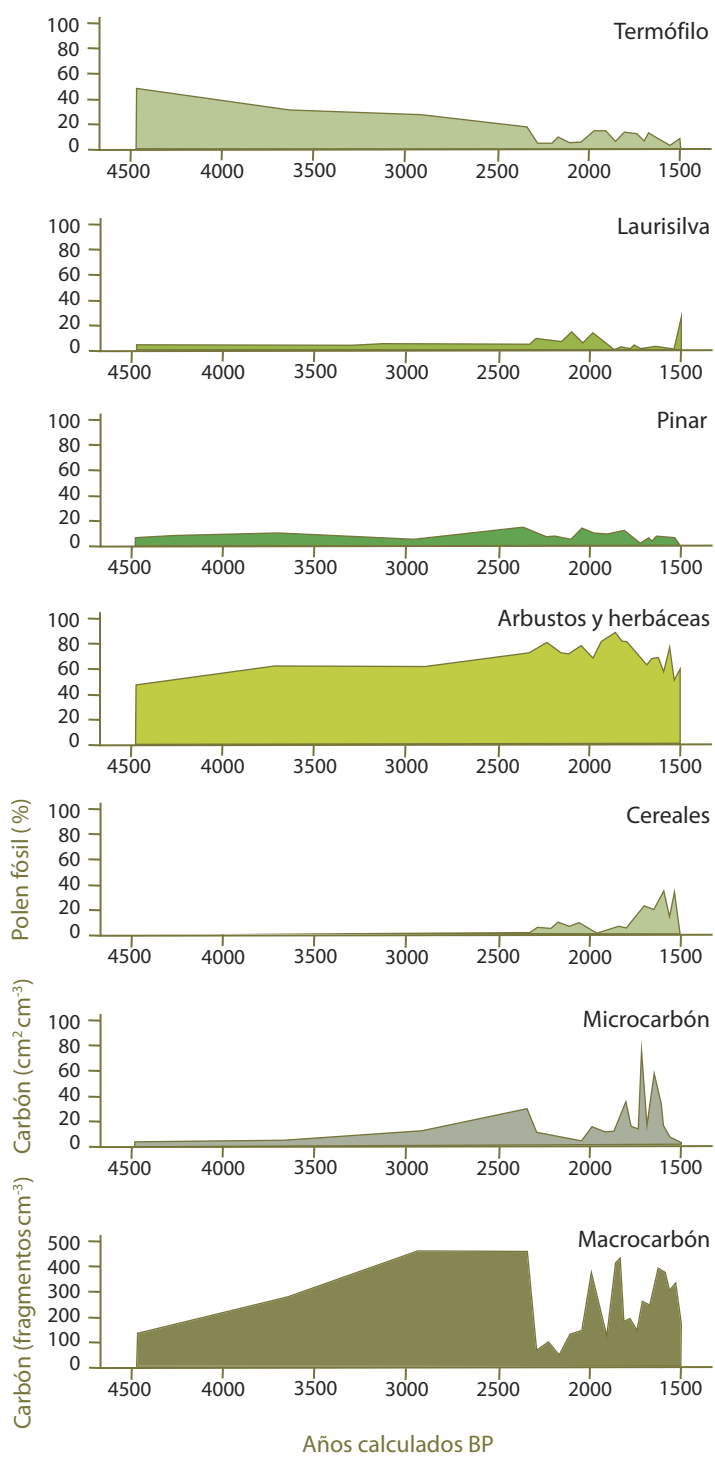
¿Por qué cambia la vegetación? Clima, volcanes y humanos

Hemos visto cómo la vegetación en Canarias ha sufrido varios cambios durante el Holoceno (periodo que abarca los últimos 11500 años de la historia de la Tierra). Sin embargo, estos cambios no fueron simultáneos ni afectaron a todos los sitios por igual. Seguramente las diferencias se deban a las variaciones altitudinales de cada sitio (560m, 870m y 1250m, en La Laguna, la Laguna de Valleseco y Laguna Grande, respectivamente), a la edad que abarca cada secuencia (4500, 4700 y 9600 años BP para la Laguna de Valleseco, La Laguna y Laguna Grande, respectivamente) y a las posibles diferencias en el patrón de asentamiento humano de cada isla¹². De acuerdo con el momento en que ocurrió cada cambio y con su coincidencia con otras pruebas climáticas, geológicas o arqueológicas, se les ha asignado un origen natural (cambios en el clima, eventos geológicos) o cultural (actividades humanas).

En La Gomera los cambios en la vegetación están relacionados con cambios climáticos. La presencia en el entorno de especies higrófilas



[FIGURA 4] Diagrama de porcentaje de polen fósil y concentración de carbón en el tiempo (años calculados BP) de Laguna Grande (La Gomera), que muestra la suma de los distintos tipos polínicos por tipo de vegetación (árboles higrófilos, laurisilva, pinar, bosque termófilo, otros arbustos y herbáceas) y la concentración de micro y macrocarbón.



[FIGURA 5] Diagrama de porcentaje de polen fósil y concentración de carbón en el tiempo (años calculados BP) de la Laguna de Valleseco (Gran Canaria), que muestra la suma de los distintos tipos polínicos por tipo de vegetación (bosque termófilo, laurisilva, pinar, otros arbustos y herbáceas, y gramíneas tipo cereal) y la concentración de micro y macrocarbón.

(que prefieren los suelos húmedos, cercanos a cauces, para vivir), como sauces y palmeras, sugiere que un clima más húmedo, y probablemente más cálido, favorecía estas comunidades vegetales durante la primera parte del Holoceno. Existen numerosas pruebas a nivel regional (islas canarias orientales, norte de África)^{13,14,15} de que el inicio del Holoceno fue un periodo mucho más húmedo que el actual. Durante el periodo húmedo africano —*African Humid Period*—, los monzones tropicales se desplazaron hacia el norte del continente, las precipitaciones fueron mucho más abundantes y el desierto del Sáhara era más parecido a una sabana, con numerosos lagos y ríos y vegetación abundante, lo que permitía que animales típicos de las sabanas —como jirafas y elefantes— o de los ríos —como los hipopótamos— vivieran en zonas que hoy forman parte del desierto. Con el fin de este periodo —hace unos 6000 años BP— comenzó otro mucho más árido, que propició el cambio en la vegetación de Laguna Grande hace unos 5500 años BP. Este cambio en el clima no se pudo detectar en las otras dos zonas de estudio puesto que ninguna alcanza los 5000 años de antigüedad.

En Tenerife y Gran Canaria los cambios están principalmente vinculados a la llegada y el establecimiento de los humanos en las islas. En La Laguna, el cambio más significativo fue la desaparición de árboles tipo roble o encina y carpes, que comenzó hace unos 2000 años, tras la llegada de los humanos a Tenerife de acuerdo con las edades disponibles en el registro arqueológico¹². El cambio en la composición del bosque coincide además con otras señales de la presencia de humanos en la zona, como un incremento de la frecuencia de incendios y el aclareo del bosque, que provocó un aumento de gramíneas y otras herbáceas en el entorno del lago, lo que apoya la idea de que los aborígenes fueron responsables de la desaparición de estos árboles, ya sea directamente, mediante la tala, o indirectamente, con la quema y el pastoreo. La disminución, extirpación o extinción de especies vegetales tras la llegada de los humanos es un proceso común también en otras islas del mundo^{16,17,18,19}. En Canarias existen varios ejemplos de extinciones de especies animales atribuidas a los aborígenes, como, por ejemplo, la rata y el lagarto gigantes de Tenerife²⁰. Otras extinciones de animales ocurridas durante este periodo histórico posiblemente fueron provocadas por los aborígenes, como la de la rata gi-



Aborígenes practicando la agricultura en Gran Canaria. Imagen reproducida de Alejandro Cioranescu: *Crónicas francesas de la conquista de Canarias. Le Canarien*. Ediciones Idea, Cabildo Insular de Tenerife, 2004.

gante de Gran Canaria²¹, la codorniz gomera²², la pardela del malpaís²³ y la foca monje²⁴, de las cuales se han encontrado pruebas de la depredación directa por humanos. Por el contrario, hasta ahora no se tenían pruebas de la extinción de especies vegetales atribuible a los aborígenes; tan solo se habían detectado algunas extirpaciones insulares (desaparición de las poblaciones de una especie de una isla pero no del archipiélago, por lo que no causa la extinción de la especie) inferidas a partir de restos de macrocarbón de madroño, pino y viñatigo encontrados en Fuerteventura²⁵, árboles que ya no existen en la isla de forma natural.

Los humanos también se consideran la principal causa de la desaparición de los palmerales y sabinares en la Laguna de Valleseco. Estas especies comenzaron a desaparecer de la zona hace unos 2300 años, unos 400 años antes de la prueba arqueológica más antigua para la colonización humana de Gran Canaria^{26,27}. La reducción de estas comunidades termófilas parece estar relacionada con los incendios, que eran bastante frecuentes en torno a esa fecha y pudieron haber sido originados bien por la actividad volcánica reciente de la isla o bien por los humanos.

En Gran Canaria, dos erupciones coinciden aproximadamente con los picos de incendios detectados en el registro fósil. La erupción de Doramas, que ocurrió en torno a 2400 años BP²⁸ a unos 3 km de la Laguna de Valleseco, fue una erupción de tipo estromboliano que dio lugar a coladas de lava que se encauzaron por el ba-

rranco de Doramas y a la emisión de pequeñas cantidades de cenizas volcánicas. Probablemente la erupción de Doramas provocó incendios que afectaron a la vegetación del entorno, pero es muy posible que esta erupción, más bien tranquila, no tuviera un gran alcance ni, por tanto, un impacto intenso o duradero en la vegetación a escala regional. Otra erupción contemporánea es la del Pico y Caldera de Bandama, a unos 11 km de la Laguna de Valleseco, que ocurrió hace unos 1900 años²⁸. Esta erupción de tipo freatomagmático fue mucho más violenta y generó abundantes depósitos de piroclastos. Sin embargo, debido a la dirección de los vientos dominantes durante la erupción, la mayoría de los materiales emitidos se depositaron hacia el sureste²⁹, por lo que no alcanzaron el entorno de la Laguna de Valleseco.

En La Gomera, la influencia de la actividad volcánica sobre la vegetación es nula, puesto que la isla lleva inactiva desde hace al menos tres millones de años³⁰, mientras que en Tenerife la mayoría de las erupciones recientes ocurrió en la zona central y en la dorsal oeste de la isla³¹, lejos del entorno de La Laguna. La frecuencia, la localización y el tipo de las erupciones volcánicas ocurridas durante el Holoceno en Canarias indican que muy probablemente su impacto sobre la vegetación haya sido más bien esporádico.

Una explicación alternativa para el incremento de los incendios en torno a 2300 años BP en la Laguna de Valleseco sería que los humanos ya hubieran colonizado la isla en ese enton-



[Los bosques termófilos]

El bosque termófilo aparece representado por su señal de polen fósil en las tres islas estudiadas. Mientras que en Laguna Grande (La Gomera) y en La Laguna (Tenerife) no aparece como vegetación dominante, sino más bien como un tipo de vegetación más distante presente en la región, en la Laguna de Valleseco (Gran

Canaria) es evidente su importancia en el entorno próximo. La presencia de sabinas en el noreste de Gran Canaria sugiere que su distribución fue mucho más amplia en el pasado, a pesar de que la sabina es en la actualidad un árbol muy poco común en esta isla. Por tanto, aunque Gran Canaria es una de las islas con mayor

representación de comunidades del termófilo en Canarias, la superficie que se conserva de este bosque es mucho menor con respecto a su distribución original en el pasado.

[FOTO: José Juan Hernández]

ces, es decir, adelantándose 400 años a la prueba arqueológica más antigua que existe en la actualidad en Gran Canaria^{26,27}, y hubieran comenzado a modificar el régimen de incendios naturales y, consecuentemente, la vegetación. La disminución de palmerales y la extinción de especies de palmeras es una respuesta generalizada tras la colonización humana de las islas a lo largo del planeta³². Igualmente, pruebas paleoecológicas de otras islas de la Macaronesia demostraron la vulnerabilidad del cedro de las Azores *Juniperus brevifolia*, que pertenece al mismo género que las sabinas y cedros canarios, tras la llegada de los humanos — en este caso, los europeos — a las islas³³. La transforma-

ción de la vegetación en la Laguna de Valleseco fue la más drástica, puesto que el bosque termófilo desapareció completamente y no se volvió a recuperar. Este es, además, el único sitio donde encontramos pruebas del cultivo de cereales. Tanto los registros arqueológicos como las descripciones históricas ponen de manifiesto la importancia de la agricultura en Gran Canaria, probablemente la isla en la que esta actividad estaba más extendida y desarrollada³⁴. La isla de Gran Canaria también ha sido descrita como la más densamente poblada y con mayor complejidad socioeconómica^{35,36}. En este contexto de mayor población y complejidad económica, posiblemente los aborígenes de-



mandaran más recursos, alimentos, combustibles y herramientas y ejercieran, por tanto, una presión mayor sobre el territorio y la vegetación.

Los primeros pobladores de las islas Canarias eran fundamentalmente pastores que subsistían gracias a la introducción de especies domésticas, a la agricultura, a la caza y la recolección de los recursos locales y al uso del fuego. El desarrollo de estas actividades durante siglos siempre lleva asociado un impacto sobre el entorno. Las pruebas del impacto humano sobre la vegetación encontradas en nuestro estudio coinciden con las halladas en otras islas del planeta, en las que es habitual detectar la disminución o completa desaparición de especies, el aclareo y la apertura de la bóveda de los bosques, la expansión de herbáceas y arbustivas típicas de comunidades vegetales más abiertas, la introducción de cultivos y el aumento de los incendios y la erosión del suelo tras la colonización humana¹⁶⁻¹⁹.

En Tenerife y Gran Canaria los humanos causaron un impacto significativo sobre los bosques; sin embargo, no ocasionaron tal transformación en La Gomera. Los datos arqueológicos sugieren que la colonización de las islas no fue simultánea y que el patrón de asentamiento varió de una isla a otra, probablemente en función de la distribución y disponibilidad de los recursos¹². Gran Canaria y Tenerife son islas de gran tamaño que ofrecían abundantes recursos a los pobladores y eran, a su vez, las islas más pobladas, al menos a la llegada de los europeos. Por el contrario, La Gomera, es una isla mucho más pequeña y una de las últimas en ser colonizada, por lo que contaría con una población mucho menor³⁷. Estas diferencias explicarían por qué los bosques del entorno de Laguna Grande apenas han sufrido cambios y han permanecido casi intactos en comparación con el destino de los de Tenerife y Gran Canaria. []

Monteverde con brezos en el Parque Nacional del Garajonay (La Gomera) que representa el bosque dominante del entorno de Laguna Grande desde hace 5500 años.

[FOTO: José Juan Hernández]

BIBLIOGRAFÍA

- 1 BIRKS, HJB y HH BIRKS: *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, 1980.
- 2 FROYD, CA y KJ WILLIS: «Emerging issues in biodiversity and conservation management: The need for a palaeoecological perspective». *Quaternary Science Reviews*, 2008, vol. 27, n.º 17-18, pp. 1723-1732.
- 3 BURNEY, DA; RV DECANDIDO; LP BURNEY y otros: «A Holocene record of climate change, fire ecology and human activity from montane Flat Top Bog, Maui». *Journal of Paleolimnology*, 1995, vol. 13, n.º 3, pp. 209-217.
- 4 VAN LEEUWEN, JFN; CA FROYD; WO VAN DER KNAAP y otros: «Fossil pollen as a guide to conservation in the Galápagos». *Science*, 2008, vol. 322, n.º 5905, p. 1206.
- 5 PERRY, GLW; JM WILMSHURST y MS MCGCLONE: «Ecology and long-term history of fire in New Zealand». *New Zealand Journal of Ecology*, 2014, vol. 38, n.º 2, pp. 157-176.
- 6 CRIADO, C: *Breve e incompleta historia del antiguo lago de la ciudad de San Cristóbal de La Laguna*. Concejalía de Cultura y Patrimonio Histórico Artístico del Ayuntamiento de San Cristóbal de La Laguna, 2002.
- 7 DEL ARCO, MJ; W WILDPRET; PL PÉREZ DE PAZ y otros: *Mapa de vegetación de Canarias*. Cartográfica de Canarias, SA, (GRAFCAN), 2006.
- 8 DE NASCIMENTO, L; KJ WILLIS; JM FERNÁNDEZ-PALACIOS y otros: «The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands)». *Journal of Biogeography*, 2009, vol. 36, n.º 3, pp. 499-514.
- 9 DE NASCIMENTO, L; S NOGUÉ; S FERNÁNDEZ-LUGO y otros: «Modern pollen rain in Canary Island ecosystems and its implications for the interpretation of fossil records». *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2015, vol. 214, pp. 27-39.
- 10 NOGUÉ, S; L DE NASCIMENTO; JM FERNÁNDEZ-PALACIOS y otros: «The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change». *Journal of Ecology*, 2013, vol. 101, n.º 2, pp. 368-377.
- 11 DE NASCIMENTO, L; S NOGUÉ; C CRIADO y otros: «Reconstruction of the vegetation history of Gran Canaria before and after human colonization». *The Holocene*, 2015, vol. 26, n.º 1, pp. 113-125.
- 12 ATOCHE, P: «Las culturas protohistóricas canarias en el contexto del desarrollo cul-

tural mediterráneo: propuesta de fasificación», en GONZÁLEZ, R; F LÓPEZ y V PEÑA (coords.): *IV Coloquio del Centro de Estudios Fenicios y Púnicos: Los fenicios y el Atlántico*. Centro de Estudios Fenicios y Púnicos, 2008, pp. 317-344.

- 13 VON SUCHODOLETZ, H; H OBERHÄNSLI; U HAMBACH y otros: «Soil moisture fluctuations recorded in Saharan dust deposits on Lanzarote (Canary Islands) over the last 180 ka». *Quaternary Science Reviews*, 2010, vol. 29, n.º 17-18, pp. 2173-2184.
- 14 YANES, Y; CJ YAPP; M IBÁÑEZ y otros: «Pleistocene-Holocene environmental change in the Canary Archipelago as inferred from the stable isotope composition of land snail shells». *Quaternary Research*, 2011, vol. 75, n.º 3, pp. 658-669.
- 15 DEMENOCAL, PB; J ORTIZ; T GUILDERSON y otros: «Abrupt onset and termination of the African Humid Period: rapid climate response to gradual insolation forcing». *Quaternary Science Reviews*, 2000, vol. 19, n.º 1, pp. 347-361.
- 16 BURNEY, DA, HF JAMES; LP BURNEY y otros: «Fossil evidence for a diverse biota from Kaua'i and its transformation since human arrival». *Ecological Monographs*, 2001, vol. 71, n.º 4, pp. 615-641.
- 17 SADORI, L y B NARCISI: «The Postglacial record of environmental history from Lago di Pergusa, Sicily». *The Holocene*, 2001, vol. 11, n.º 6, pp. 655-671.
- 18 PREBBLE, M y JM WILMSHURST: «Detecting the initial impact of humans and introduced species on island environments in Remote Oceania using palaeoecology». *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, n.º 7, pp. 1529-1556.
- 19 DE BOER, EJ; M SLAIKOVSKA; H HOOGHIEMSTRA y otros: «Multi-proxy reconstruction of environmental dynamics and colonization impacts in the Mauritian uplands». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2013, vols. 383-384, pp. 42-51.
- 20 RANDO, JC: «Protagonistas de una catástrofe silenciosa. Los vertebrados extintos de Canarias». *El Indiferente*, 2003, n.º 14, pp. 4-15.
- 21 LÓPEZ-JURADO, LF y N LÓPEZ-MARTÍNEZ: «Presencia de la rata gigante extinguida de Gran Canaria (*Canariomys tamarani*) en una cueva de habitación aborígen». *El Museo Canario*, 1991, n.º 48, pp. 19-22.
- 22 JAUME, D; M MCMINN y JA ALCOVER: «Fossil bird from the Bujero del Silo, La Gomera (Canary Islands), with a description of a

new species of Quail (Galliformes: Phasianidae)». *Boletín do Museu Municipal do Funchal*, 1993, vol. 2, 147-165.

- 23 RANDO, JC y JA ALCOVER: «Evidence for a second western Palaearctic seabird extinction during the last Millennium: the Lava Shearwater *Puffinus olsoni*». *Ibis*, 2008, vol. 150, n.º 1, pp. 188-192.
- 24 LÓPEZ, LF; J GONZÁLEZ BARBUZANO y S HILDEBRANT: *La foca monje y las islas Canarias. Biología, ecología y conservación de una especie mítica*. Consejería de Política Territorial, Gobierno de Canarias, 1995.
- 25 MACHADO YANES, MC: «Una visión de las Islas Afortunadas, a partir de los restos arqueológicos». *Tabona: Revista de prehistoria y de arqueología*, 2006, n.º 15, pp. 71-90.
- 26 Del Arco, MC; M Hernández; MC Jiménez y JF Navarro: «Nuevas fechas de C-14 en la prehistoria de Gran Canaria». *El Museo Canario*, 1977-1979, n.º 38-40, pp. 73-78.
- 27 MARTÍN, E: «Dataciones absolutas para los yacimientos de Risco Chimirique (Tejeda) y Playa de Aguadulce (Telde)». *Vegueta: Anuario de la Facultad de Geografía e Historia*, 2000, n.º 5, pp. 29-46.
- 28 RODRÍGUEZ-GONZÁLEZ, A; JL FERNÁNDEZ-TURIEL; FJ PÉREZ-TORRADO y otros: «The Holocene volcanic history of Gran Canaria island: implications for volcanic hazards». *Journal of Quaternary Science*, 2009, vol. 24, n.º 7, pp. 697-709.
- 29 HANSEN, AR; F PÉREZ-TORRADO; A BENJUMEA y A RODRÍGUEZ: «Una erupción violenta», en HANSEN, AR y CJ MORENO (eds.): *El gran volcán: la Caldera y el Pico de Bandama*. Cabilo de Gran Canaria, 2008, pp. 37-67.
- 30 ANCOCHEA, E; F HERNÁN; MJ HUERTAS y otros: «A new chronostratigraphical and evolutionary model for La Gomera: Implications for the overall evolution of the Canarian Archipelago». *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 2006, vol. 157, n.º 4, pp. 271-293.
- 31 CARRACEDO, JC; E RODRÍGUEZ BADIOLA; H GUILLOU y otros: «Eruptive and structural history of Teide Volcano and rift zones of Tenerife, Canary Islands». *Geological Society of America Bulletin*, 2007, vol. 119, n.º 9-10 pp. 1027-1051.
- 32 PREBBLE, M y JL DOWE: «The late Quaternary decline and extinction of palms on oceanic Pacific islands». *Quaternary Science Reviews*, 2008, vol. 27, n.º 27-28 pp. 2546-2567.

- 33 CONNOR, SE; JFN VAN LEEUWEN; TM RITTENOUR y otros: «The ecological impact of oceanic island colonization – a palaeoecological perspective from the Azores». *Journal of Biogeography*, 2012, vol. 39, n.º 6, pp. 1007-1023.
- 34 MORALES, J; A RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ; MC GONZÁLEZ-MARRERO y otros: «The archaeobotany of long-term crop storage in northwest African communal granaries: a case study from pre-Hispanic Gran Canaria (cal. AD 1000-1500)». *Vegetation History and Archaeobotany*, 2014, vol. 23, n.º 6, pp. 789-804.
- 35 SANTANA, A: «Análisis territorial del poblamiento prehispánico de Gran Canaria: delimitación de agrupaciones territoriales». *Vegueta: Anuario de la Facultad de Geografía e Historia*, 1992, n.º 0, pp. 279-291.
- 36 VELASCO, J: «Economía y dieta de las poblaciones prehistóricas de Gran Canaria: Una aproximación bioantropológica». *Complutum*, 1998, n.º 9, pp. 137-160.
- 37 ARNAY-DE-LA-ROSA, M; A GÁMEZ-MENDOZA; JF NAVARRO-MEDEROS y otros: «Dietary patterns during the early prehispanic settlement in La Gomera (Canary Islands)». *Journal of Archaeological Science*, 2009, vol. 36, n.º 9, pp. 1972-1981-

LOS AUTORES

Lea de Nascimento es doctora en Biología por la Universidad de La Laguna (ULL), donde realizó la tesis sobre «Historia de la vegetación canaria durante el Holoceno» en colaboración con el *Long-term Ecology Laboratory* de la Universidad de Oxford. Desde hace diez años es miembro investigador del grupo de Ecología y Biogeografía Insular de la Universidad de La Laguna. En este grupo ha desarrollado la línea de investigación de paleoecología en las islas Canarias y ha participado como investigadora en varios proyectos competitivos, además de colaborar activamente en otras líneas de investigación del grupo relacionadas con la biogeografía insular, la dinámica forestal de los bosques canarios y el impacto de los herbívoros y el fuego sobre los ecosistemas canarios.

Sandra Nogué es doctora en Biología por la Universidad Autónoma de Barcelona. Durante los últimos cinco años ha sido investigadora posdoctoral en la Universidad de

Oxford e investigadora asociada en la Universidad de Bergen. En la actualidad es *university lecturer* en Paleociencias en la Universidad de Southampton, donde desarrolla su investigación en paleoecología explorando los mecanismos por los cuales la vegetación, principalmente en bosques tropicales y subtropicales, interactúa con el ambiente y ampliando los conocimientos sobre la resiliencia de la vegetación. También trabaja en investigación aplicada en ecología, en el marco de los servicios ecosistémicos, el desarrollo de herramientas para la conservación de la biodiversidad y el uso de los datos paleoecológicos para contestar preguntas relevantes en conservación.

Constantino Criado es doctor en Geografía e Historia por la Universidad de La Laguna (ULL) y profesor de Geografía de esta misma universidad. Su principal línea de investigación es la geomorfología dinámica y climática, en la que trabaja desde hace años en estudios de climatología histórica y polvo sahariano en Canarias y el norte de África. Fruto de esta prolongada investigación son numerosas publicaciones relevantes en el tema y la consolidación del laboratorio de Geomorfología del Departamento de Geografía e Historia de la ULL. Colabora además en trabajos interdisciplinares con grupos de investigación en arqueología, geología y ecología de las universidades de La Laguna y Las Palmas de Gran Canaria, y ha participado en diversos proyectos competitivos junto a estos investigadores.

Robert J. Whittaker es doctor en Geografía por la Universidad de Gales y profesor de Biogeografía en la Universidad de Oxford. En Oxford es coordinador del grupo de investigación en biodiversidad, ecosistemas y conservación, donde desarrolla varias líneas de investigación relacionadas con la biogeografía insular, la biogeografía de la conservación y la macroecología. Es miembro investigador del Programa de Biogeografía de la Conservación y Macroecología, donde lleva a cabo proyectos en colaboración con grupos de investigación en Grecia, Portugal y España, entre los que se incluye su colaboración con el Grupo de Ecología y Biogeografía Insular de la Universidad de La Laguna en la línea de paleoecología en las islas Canarias. Recientemente ha sido nombrado profesor en el centro de Macroecolo-

gía, Evolución y Clima de la Universidad de Copenhague.

Kathy J. Willis es doctora en Ciencias Vegetales por la Universidad de Cambridge y profesora de Biodiversidad en la Universidad de Oxford, además de profesora adjunta de la Universidad de Bergen. Desde 2002 lidera el *Oxford Long-term Ecology Laboratory*, que se dedica a investigar las respuestas de la biodiversidad frente al cambio ambiental a largo plazo en numerosas regiones de África, América, Asia y Europa. Ha participado en el establecimiento y consolidación de la línea de paleoecología en las islas Canarias desde sus inicios. En la actualidad es directora científica del Jardín Botánico de Kew, donde desarrolla asimismo otras líneas de investigación relacionadas con la conservación, especialmente mediante el desarrollo de tecnologías que permiten evaluar los valores económicos y ecológicos de la biodiversidad.

José María Fernández-Palacios es catedrático de Ecología en la Universidad de La Laguna y coordinador del Grupo de Ecología y Biogeografía Insular de esta universidad. Su investigación se centra principalmente en la ecología y biogeografía insular, en la que trabaja desde hace más de treinta años, con especial dedicación a las islas de la Macaronesia, y que ha dado lugar a numerosas publicaciones científicas, incluyendo libros y artículos de impacto en revistas internacionales, y a una colaboración continua con investigadores de otros centros nacionales e internacionales. Ha sido investigador principal de numerosos proyectos competitivos que han financiado investigaciones relacionadas con la dinámica forestal de los bosques canarios, la restauración ecológica, la biogeografía insular y la paleoecología, permitiendo el desarrollo de los estudios paleoecológicos en Canarias y la consolidación de la línea de investigación en la ULL.

CITA RECOMENDADA

DE NASCIMENTO, L; S NOGUÉ; C CRIADO y otros: «Los bosques del pasado en las islas Canarias. Un viaje de 10000 años». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 56-71.



[LA COMPLICADA HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS HERRERILLOS CANARIOS]

DESENREDANDO

Unraveling the complex evolutionary history of the Canary Islands blue tits

The genetic structure of the Canary Islands blue tits *Cyanistes teneriffae* has been extensively studied since the beginning of the 21st century. However, the evolutionary history of this complex group has been difficult to resolve due to the limited number of molecular markers and populations studied. With the present article I will show how we have increased the knowledge on this group step by step, and how only after the recent use of high genomic coverage and broad taxon sampling we have disentangled the evolutionary history of the Afrocanarian blue tits. I will show that Afrocanarian blue tits are monophyletic and represent four clades, also that the Canarian blue tits show a continental origin, and that the Canary Islands were colonised three times (the first time after the Messinian salinity crisis, around four millions of years, and the last one around 275,000 years). Importantly, the Canary Islands hold sink populations and they have not served as source for back colonisation of the continental blue tits.

JUAN CARLOS ILLERA



El herrerillo canario *Cyanistes teneriffae* es un paseriforme de colores vivos que tiene una distribución norteafricana (desde Libia hasta las islas Canarias), con poblaciones residentes en todas las islas mayores. La isla de El Hierro tiene el privilegio de atesorar la población de herrerillos más occidental y meridional de todo el rango de distribución de la especie. Tradicionalmente, se han considerado cuatro subespecies exclusivas de Canarias, por lo que sería el ave que más ha radiado en estas islas y la segunda especie con más razas descritas de todas las aves macaronésicas actuales (solo detrás del pinzón vulgar *Fringilla coelebs*).

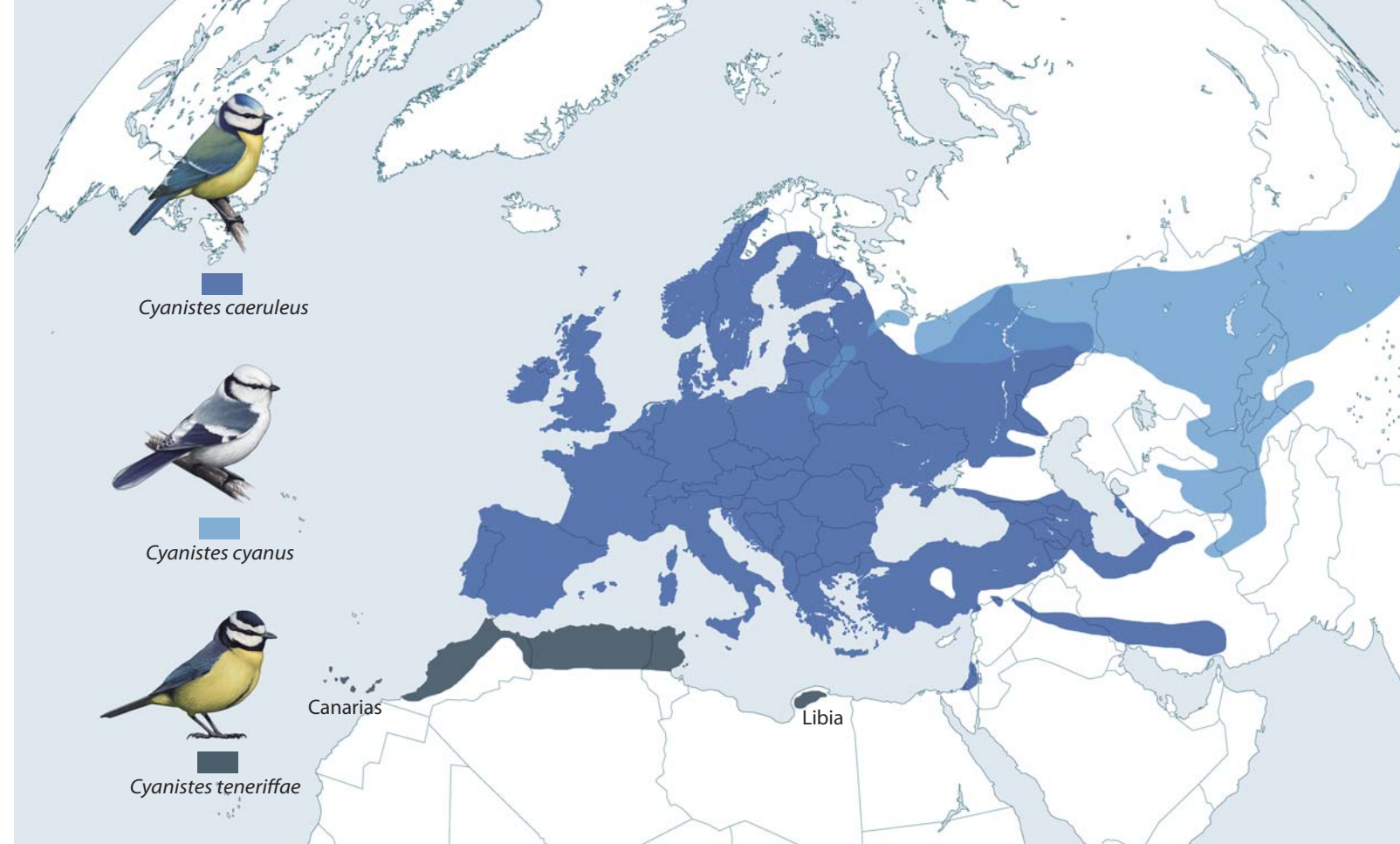
[FOTO: Samuel García]

[FOTO PORTADA: José Juan Hernández]

Asentando las bases del relato

Uno de los aspectos que más ha fascinado a nuestra especie desde la formación de las primeras sociedades humanas es conocer y entender lo acontecido en el pasado. Hoy en día no pocas disciplinas científicas dedican todo o buena parte de su tiempo a tales menesteres. De este modo, geología, paleontología, arqueología, historia o genética se afanan por indagar, descifrar y comprender lo sucedido hace decenas, cientos, miles o millones de años atrás. Sin embargo, de entre estas especialidades quizá sea la genética la que *a priori* más nos pueda llamar la atención, pues utiliza de manera rutinaria seres vivos (aunque también extintos) para comprender lo que ocurrió en el pasado. Para ello investiga aquellas moléculas en que reside toda la información clave responsable del funcionamiento de los seres vivos, es decir, estudia los genes. Todo nuestro material genético, conocido por el nombre de ácido desoxirribonucleico o más habitualmente nombrado por su acrónimo, ADN, está en constante cambio; cambio susceptible

de estudiarse, cuantificarse y compararse. Los resultados que se pueden obtener de estos estudios no pocas veces han modificado nuestra percepción de la historia evolutiva que han experimentado los organismos estudiados, que tradicionalmente han estado basadas en la semejanza o diferencia de sus rasgos fenotípicos y en el conocimiento de sus distribuciones actuales. En el presente artículo me dispongo a contar una de estas historias desenmarañada gracias al uso de marcadores genéticos. En realidad, este artículo también podría servir para entender cómo ha ido evolucionando el uso generalizado de los marcadores moleculares al descifrar la historia evolutiva de los organismos objeto de estudio. Se trata de un relato fascinante donde se combinan llegadas ancestrales al archipiélago canario de más de tres millones de años de antigüedad con procesos de especiación (y probable extinción de poblaciones insulares), con hipótesis de recolonizaciones del norte de África a partir de poblaciones canarias, pero refutadas recientemente gracias a la información proporcionada por miles de genes nucleares. En definitiva, ciencia en estado puro. Y todo ello con un protagonista que es una de las aves más coloridas, abundantes y simpáticas de nuestra avifauna insular: el herrerillo canario.



Las relaciones de parentesco del género *Cyanistes*: un punto de partida

El herrerillo canario, conocido científicamente con el nombre latino de *Cyanistes teneriffae* (*C. t.*), es un pequeño paseriforme de unos 10 gr de peso y colores vivos que tiene una distribución norteafricana (desde Libia hasta las islas Canarias), con poblaciones residentes en todas las islas mayores (excepto en La Graciosa)¹. La isla de El Hierro tiene, por tanto, el honor de mantener la población de herrerillos más occidental y meridional de todo el rango de distribución de la especie. Históricamente, se han considerado cuatro subespecies exclusivas del archipiélago canario¹, con lo que es el ave viva que más ha radiado en Canarias y la segunda especie con más razas descritas de todas las aves macaronésicas actuales

(solo detrás del pinzón vulgar *Fringilla coelebs*). Así, en las islas orientales de Fuerteventura y Lanzarote estaría la subespecie *degener* (*C. t. degener*); en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera, la subespecie nominal *C. t. teneriffae*; en La Palma, *palmensis* (*C. t. palmensis*); y en El Hierro, *ombriosus* (*C. t. ombriosus*).

En realidad, hasta hace pocos años a las poblaciones del norte de África se las consideraba como subespecies diferentes dentro de una especie con un rango de distribución mucho mayor (*Cyanistes [Parus] caeruleus*), que abarcaba toda Europa hasta la Rusia más occidental e incluso alcanzaba los países de Oriente Próximo, donde era sustituida por otra especie de herrerillo, el herrerillo ciáneo *C. cyanus*. A principios del siglo XXI, un grupo alemán encabezado por Walter Salzburger estudió las relaciones filogenéticas (de parentesco) del conjunto de herrerillos euroasiáticos; es decir, incluyeron algunas muestras de herrerillos comunes europeos, del norte de África (Marruecos), de Canarias (Lanzarote) y, finalmente, unos pocos individuos más del herrerillo ciáneo, la cual se consideraba la especie hermana del herrerillo común. Estos investigadores amplificaron un fragmento de un gen mitocondrial (citocromo

[FIGURA 1] Distribución mundial del género *Cyanistes* (según Del Hoyo, J; A Elliott y DA Christie (eds.): *Handbook of the Birds of the World*, volumen 12: «Picathartes to Tits and Chickadees». Lynx Ediciones, 2007).

[ILUSTRACIÓN: Martí Franch]

b), que es muy utilizado en vertebrados para discernir relaciones de parentesco entre y dentro de especies. Los resultados fueron sorprendentes porque modificaron la clasificación tradicional que se tenía de este género. Así, los herrerillos ciáneos quedaron agrupados junto a los herrerillos europeos, mientras que en otro grupo (clado) aparecían los herrerillos norteafricanos y canarios, también agrupados pero muy diferenciados genéticamente de los otros. Esto venía a sugerir que los herrerillos europeos comunes y los herrerillos ciáneos han mantenido una historia evolutiva más cercana entre sí que la establecida con los herrerillos norteafricanos y canarios. Estos resultados contrastaban con el patrón de coloración del plumaje, que sugería mayor cercanía evolutiva entre herrerillos comunes europeos y norteafricanos y, por tanto, se postulaba que los herrerillos ciáneos se habían separado de los herrerillos europeos mucho antes que los herrerillos europeos de los canario-africanos; sin embargo, ocurrió exactamente lo contrario².

Los herrerillos canarios: se empieza a complicar la historia

Más recientemente, se abordó otro estudio molecular donde se pretendía comprender el grado de diferenciación de las poblaciones canarias de herrerillo. Este estudio fue liderado por la doctora Laura Kvist de la Universidad de Oulu, en Finlandia. La Dra. Kvist había estado trabajando durante su tesis doctoral con diferentes poblaciones europeas de herrerillo común, estudiando el efecto de las glaciaciones cuaternarias (periodos en los que buena parte del norte y centro de Europa quedó cubierta por un manto de hielo) sobre la estructura genética de esta especie. Durante este tiempo, el rango de distribución de muchas especies europeas se vio reducido notablemente y quedó circunscrito a unos pocos reductos localizados fundamentalmente en el sur de Europa, en concreto en las penínsulas ibérica, itálica y balcánica³. Los resultados de su trabajo revelaron una incipiente diferenciación entre las poblaciones europeas de herrerillo, probablemente causada por su aislamiento durante este periodo glacial⁴. De hecho, sus trabajos lograron identificar a las penínsulas ibérica e itálica como los refugios glaciares de esta especie, es decir, los lugares donde permaneció aislada hasta la retirada de los hielos y desde los cuales empezó a recolonizar Europa una vez terminado el periodo glacial.

Con estos precedentes, en el año 2005 publicamos un primer estudio centrado en dilucidar la historia evolutiva de los herrerillos canarios. ¿Desde dónde colonizaron los herrerillos las islas Canarias? ¿Fue desde Europa o quizá lo hicieron desde el norte de África? ¿La

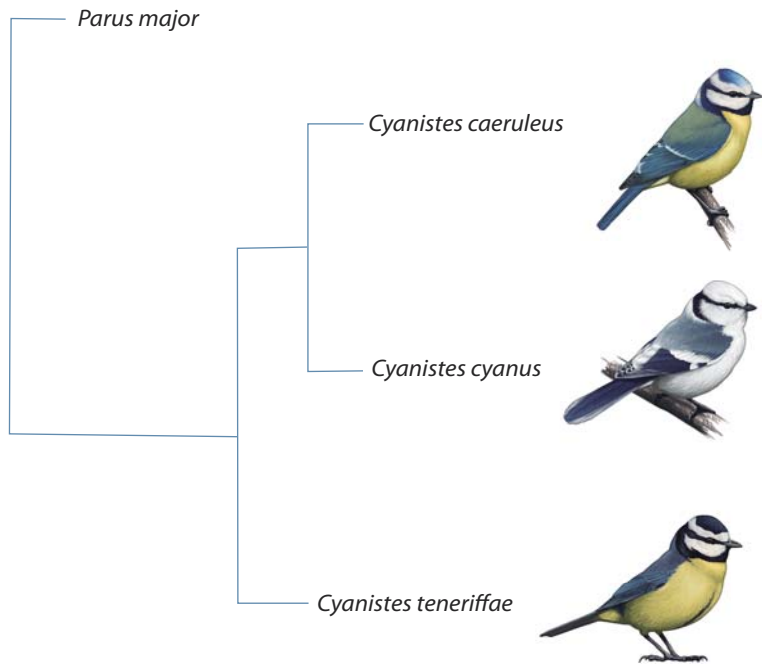
estructura genética de las poblaciones canarias estaba en consonancia con su clasificación taxonómica? Para resolver estas preguntas utilizamos un fragmento de la región control, otro gen mitocondrial, y lo amplificamos en individuos de todas las islas canarias. Como suele ocurrir con muchos trabajos científicos, los resultados obtenidos generaron más preguntas que respuestas. Sin embargo, sí confirmamos que las subespecies previamente

subespecie y así separarlos de las poblaciones de Tenerife y de La Gomera, donde tradicionalmente se les incluía⁵. Tres años después, otro equipo alemán repitió esta aproximación (si bien usando un gen mitocondrial distinto) y llegó, en términos generales, a las mismas conclusiones, con la salvedad de describir formalmente a los herrerillos de Gran Canaria como una subespecie independiente, a la que denominaron *C. t. hedwigae*⁶. No obstante,

Los herrerillos europeos comunes y los herrerillos ciáneos han mantenido una historia evolutiva más cercana entre sí que la establecida con los herrerillos norteafricanos y canarios.

[FIGURA 2] Relaciones filogenéticas (simplificadas) entre los herrerillos de Europa, Marruecos y Lanzarote, obtenidas por Salzburger y otros (2002) usando un gen mitocondrial (citocromo b).

[ILUSTRACIÓN: Martí Franch]



Cyanistes teneriffae degeneri. Esta subespecie es exclusiva de Lanzarote y Fuerteventura y sus efectivos son bastante reducidos y localizados. En especial en Lanzarote, donde su distribución queda restringida al norte de la isla.

[FOTO: Beneharo Rodríguez]

establecidas en función de rasgos fenotípicos estaban en consonancia con las diferencias genéticas, aunque con matices. Así, encontramos una inesperada, pero muy robusta, estructura genética en la isla de Gran Canaria, comparable con la registrada en las otras subespecies. Este resultado sugería que en Canarias nos encontraríamos con hasta cinco linajes genéticos distintos, donde los herrerillos de Gran Canaria emergían con suficiente entidad como para considerarlos una nueva

estos trabajos no resolvieron la pregunta de cuándo y por dónde llegaron los herrerillos a Canarias. Uno de los resultados más sorprendentes de nuestro estudio fue encontrar un fragmento de 12 pares de bases ausente en todas las poblaciones canarias y norteafricanas excepto en la isla de La Palma⁵. Curiosamente, este fragmento también está presente en las poblaciones de herrerillo europeas. ¿Fue entonces Europa el origen de los herrerillos canarios?

Gracias a un reciente estudio genético, hoy sabemos que todas las poblaciones canarias son el resultado de tres oleadas independientes de colonización. La más antigua dio lugar a los herrerillos palmeros (hace casi 4 millones de años) y la más reciente a las poblaciones de las islas orientales (menos de 300 000 años).

[FOTO: José Juan Hernández]
[ÚLTIMA FOTO: Samuel García]



El uso de más marcadores ayuda a comprender mejor la historia

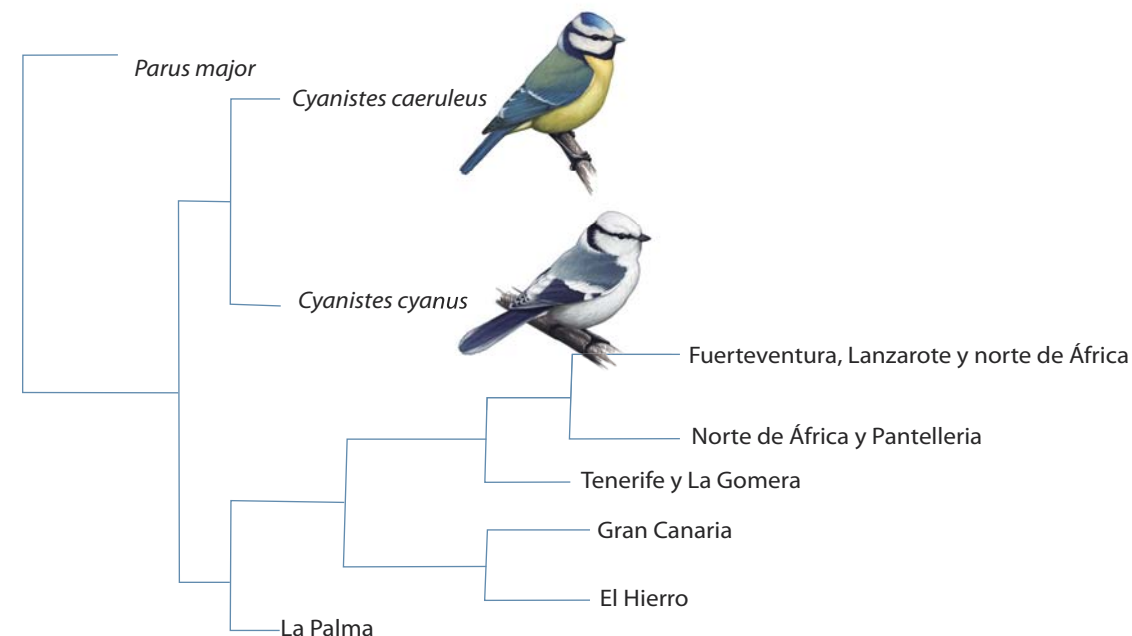
Una de las limitaciones más importantes al trabajar con marcadores moleculares reside en que los resultados pueden verse significativamente influidos por el muestreo incompleto de poblaciones o por el uso limitado de genes. Esta carencia puede dar lugar a interpretaciones incompletas con bajo poder de resolución o directamente erróneas, pero también influye en las estimas de los tiempos de separación entre especies y en las estimas sobre la colonización de nuevas áreas. Solo con un muestreo intensivo en donde se incluyan individuos de todas las poblaciones distintas en todo su rango de distribución se pueden reducir significativamente estos problemas. Además, el uso de muchos marcadores moleculares (genes) se

muestra también como la mejor aproximación para comprender adecuadamente la historia evolutiva de cualquier taxón. En el 2011 realizamos un esfuerzo ímprobo para lograr ambos objetivos, esto es, analizamos muchas poblaciones (51) e individuos (más de 400) de los tres grupos de herrerillos: el canario, el euroasiático y el ciáneo; pero también utilizamos una amplia gama de marcadores genéticos, a saber: dos genes mitocondriales y ocho nucleares incluyendo los supervariables microsatélites⁷. Los resultados obtenidos de este trabajo cambiaron nuestra percepción sobre la historia evolutiva de este grupo de especies, mostrándonos un relato dinámico y apasionante, incluyendo diferentes oleadas de colonización a Canarias, con importantes procesos de especiación de las poblaciones insulares, movimientos dispersivos protagonizados fundamentalmente por los machos y, como guinda final, un proceso de recolonización del continente africano por parte de los herrerillos canarios. Estos resultados son los que me dispongo a resumir a continuación, espero que de manera sencilla y comprensible para todos los lectores.

Discordancia entre los genes mitocondriales y nucleares

Como ya he comentado anteriormente, utilizamos varios tipos de marcadores para esclarecer la historia de los herrerillos, y esto es porque los diferentes genes usados (mitocondriales y nucleares) reflejan una historia evolutiva ocurrida en diferentes escalas temporales. Así, los genes mitocondriales muestran los sucesos transcurridos en un periodo relativamente reciente en términos geológicos (es decir, cientos de miles o unos pocos millones de años). En cambio, la información que reside en los genes nucleares, al tener una tasa de cambio mucho más lenta y un tamaño efectivo poblacional mayor, nos deja interpretar situaciones que han ocurrido hace mucho más tiempo (millones de años). En general, independientemente de la escala temporal, lo previsible es que las historias que cuentan ambos tipos de marcadores sean concordantes. Sin embargo, no siempre ocurre así, ya que procesos como la introgresión genética (mezcla de genes entre dos especies o poblaciones diferenciadas) o una incompleta separación de linajes pueden oscurecer, diluir o dificultar la interpretación de los resultados. Y esto es exactamente lo que nos ocurrió.

Los resultados obtenidos con los genes mitocondriales reflejaron una historia similar a la ya publicada por Salzburger y colaboradores², es decir, los herrerillos aparecían divididos en dos grandes grupos. En un primer grupo, los herrerillos ciáneos aparecían mucho más próximos filogenéticamente a los herrerillos euroasiáticos, mientras que en un segundo conjunto estaban todos los canarios y norteafricanos. Sin embargo, gracias al tremendo esfuerzo de muestreo realizado en el norte de África (nuestro estudio incluyó numerosas poblaciones de Marruecos, Túnez, Argelia y de la isla italiana de Pantelleria, situada en el estrecho de Sicilia), encontramos un hecho sorprendente: los herrerillos canarios aparecían en la parte basal del grupo que concentraba todas las poblaciones canarias y norteafricanas. Por tanto, este resultado sugería que los herrerillos canarios serían las poblaciones más antiguas. Es más, todas las poblaciones norteafricanas (junto a las poblaciones de Fuerteventura y Lanzarote) se situaban al final del árbol, representando un evento de diferenciación relativamente reciente en relación con el resto de poblaciones canarias. Este resultado significaba, en la práctica, que el origen de las poblaciones norteafricanas analizadas procedía ni más ni menos que del archipiélago canario. Este insospechado resultado hacía necesario una explicación más profunda, puesto que las islas Canarias nunca han estado conectadas con el continente. En otras palabras, ¿desde dónde llegaron los herrerillos al archipiélago?



[FIGURA 3A] Relaciones filogenéticas (simplificadas) entre los herrerillos de Europa, Oriente Próximo (Irán y Jordania), norte de África (Marruecos, Argelia, Túnez y Pantelleria) y Canarias, obtenidas por Illera y otros (2011) usando un gen mitocondrial (región control).

[ILUSTRACIÓN: Martí Franch]



Y el gen nuclear arrojó luz

Como ya he apuntado arriba, un resultado que nos desconcertó mucho al principio fue la discordancia encontrada entre el resultado obtenido con el gen mitocondrial y el nuclear. Resumiendo, con el marcador nuclear también encontramos una división basada en dos grandes conjuntos. Por un lado, y al igual que ocurría con el gen mitocondrial, estaban incluidos los herrerillos canarios, aunque este grupo lo conformaban exclusivamente individuos de las islas de La Palma, El Hierro y La Gomera más unos pocos individuos de Fuerteventura y de Marruecos, pero —y aquí está la sorpresa— aparecían agrupados junto a los herrerillos ciáneos. En un segundo clado, aparecía el resto de individuos euroasiáticos junto a los herrerillos canarios de Tenerife, Gran Canaria y las islas orientales y todas las poblaciones norteafricanas (excepto las pocas aves de Fuerteventura y Marruecos que se

agruparon en el primer clado). Y ahora la pregunta sería ¿y cómo se puede explicar este patrón? Para responderla, en primer lugar, realizamos un análisis específico para determinar si pudo existir flujo génico entre las tres especies de herrerillo (canario, euroasiático y ciáneo), y, en segundo término, realizamos estimas de los tiempos de divergencia o separación entre los principales grupos. Los resultados del primer análisis señalaban, sin género de dudas, que los resultados obtenidos con el gen nuclear (el material genético es aportado a partes iguales por los machos y las hembras) estaban determinados por un proceso de flujo génico (migración de individuos con intercambio de genes) entre las especies de herrerillo euroasiático y canario (no olvidemos que cuando me refiero al herrerillo canario también considero a las poblaciones norteafricanas). Sin embargo, como este intercambio no tiene reflejo alguno en las relaciones obtenidas con el gen mitocondrial (herencia solo obtenida a partir del genoma materno), es plausible concluir que el movimiento de individuos fue determinado exclusi-

vamente por los machos. Por el contrario, no detectamos ninguna mezcla de genes entre el herrerillo ciáneo y las otras dos especies.

Con este resultado, podemos explicar razonablemente por qué aparecían en un mismo grupo los herrerillos euroasiáticos, los de las islas centrales y orientales más el resto de poblaciones norteafricanas. Pero, ¿cómo explicar que el herrerillo ciáneo apareciera agrupado junto a las aves de las islas occidentales? Bien, para responder a esta pregunta no tuvimos otra manera más que establecer un método deductivo y lógico, que nos permitiera al final proponer la explicación más parsimoniosa.

El origen de todos los herrerillos

Como ya hemos comentado, realizamos también un análisis donde estimábamos los tiempos de divergencia (o de separación) entre los principales grupos (especies y subespecies) del género *Cyanistes*. Los resultados sugieren que el inicio de la diferenciación entre los grupos euroasiático (incluidos los ciáneos) y el canarionorteafricano debió ocurrir al final de la crisis salina del Mesiniense. Este periodo (entre hace cinco y siete millones de años aproximadamente) se caracterizó principalmente por la desecación del mar Mediterráneo al clausurarse la entrada de agua procedente del océano Atlántico. El final de este periodo se corresponde con el llenado fulminante (probablemente en el transcurso de unos pocos meses) de toda la cuenca mediterránea⁸. Esta restitución brusca de caudal debió provocar la separación física de los herrerillos a ambos lados del estrecho aunque, como hemos apuntado anteriormente, en algún momento con posterioridad a este evento se produjera también cierto intercambio de genes entre Europa y África. Es muy probable que después de este aislamiento con Europa los herrerillos del norte de África colonizaran las islas Canarias de este a oeste y se empezaran a producir procesos de diferenciación o especiación. De esta manera podría explicarse por qué aparecen agrupados en el árbol nuclear

(el cual representa los eventos evolutivos más antiguos) los herrerillos ciáneos más las poblaciones de las Canarias occidentales. Es decir, los genes de estas poblaciones han retenido las variaciones más antiguas (polimorfismos ancestrales) y por esa razón aparecen juntos. De una forma similar podría explicarse que unos pocos individuos de Fuerteventura y de Marruecos aparecieran en este mismo grupo, es decir, estos individuos mantienen asimismo reminiscencias de una variabilidad ancestral. Debido a que los herrerillos de las islas centrales y orientales se agrupan en el mismo conjunto que las poblaciones norteafricanas y euroasiáticas, es plausible plantear que el flujo génico antes comentado afectaría también a estas poblaciones canarias; en otras palabras, la segunda oleada de colonización continental se paró en la isla de Tenerife. En resumen: los herrerillos llegaron a Canarias en más de una oleada.

Y la población de Libia

Llegados a este punto podríamos estar tentados a pensar que ya estaba resuelto el puzzle. Sin embargo, en un trabajo posterior fuimos un poco más lejos y conseguimos analizar muestras de herrerillos obtenidas de la población de Libia (la más oriental de los herrerillos norteafricanos, figura 1) en un muestreo realizado a comienzos del siglo XXI⁹. Los resultados de este trabajo fueron realmente inesperados y muy sorprendentes, no tanto porque cambiara la interpreta-

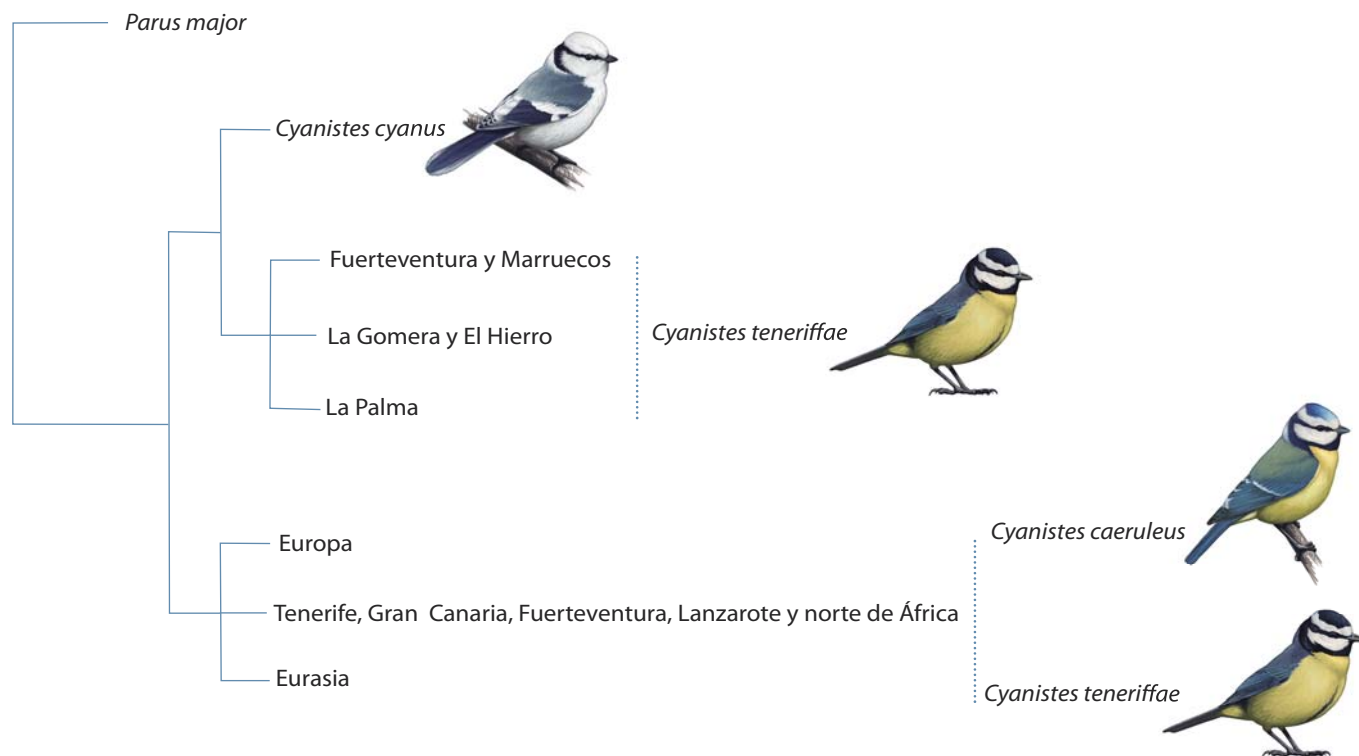
ción inferida, ya explicada anteriormente, sino por la propia situación filogenética de los herrerillos de Libia. Pues bien, resultó que los herrerillos libios se situaron filogenéticamente al lado de los herrerillos de La Palma, es decir, que los dos extremos de la distribución norteafricana se situaron como si fueran poblaciones hermanas.

En este punto, el lector se podría preguntar ¿pero cómo es posible esto? ¿Cómo es posible que los herrerillos de La Palma se sitúen evo-

Los herrerillos llegaron a Canarias en más de una oleada.

[FIGURA 3B] Relaciones filogenéticas (simplificadas) entre los herrerillos de Europa, Oriente Próximo (Irán y Jordania), norte de África (Marruecos, Argelia, Túnez y Pantelleria) y Canarias, obtenidas por Illera y otros (2011) usando un gen nuclear (12884).

[ILUSTRACIÓN: Martí Franch]



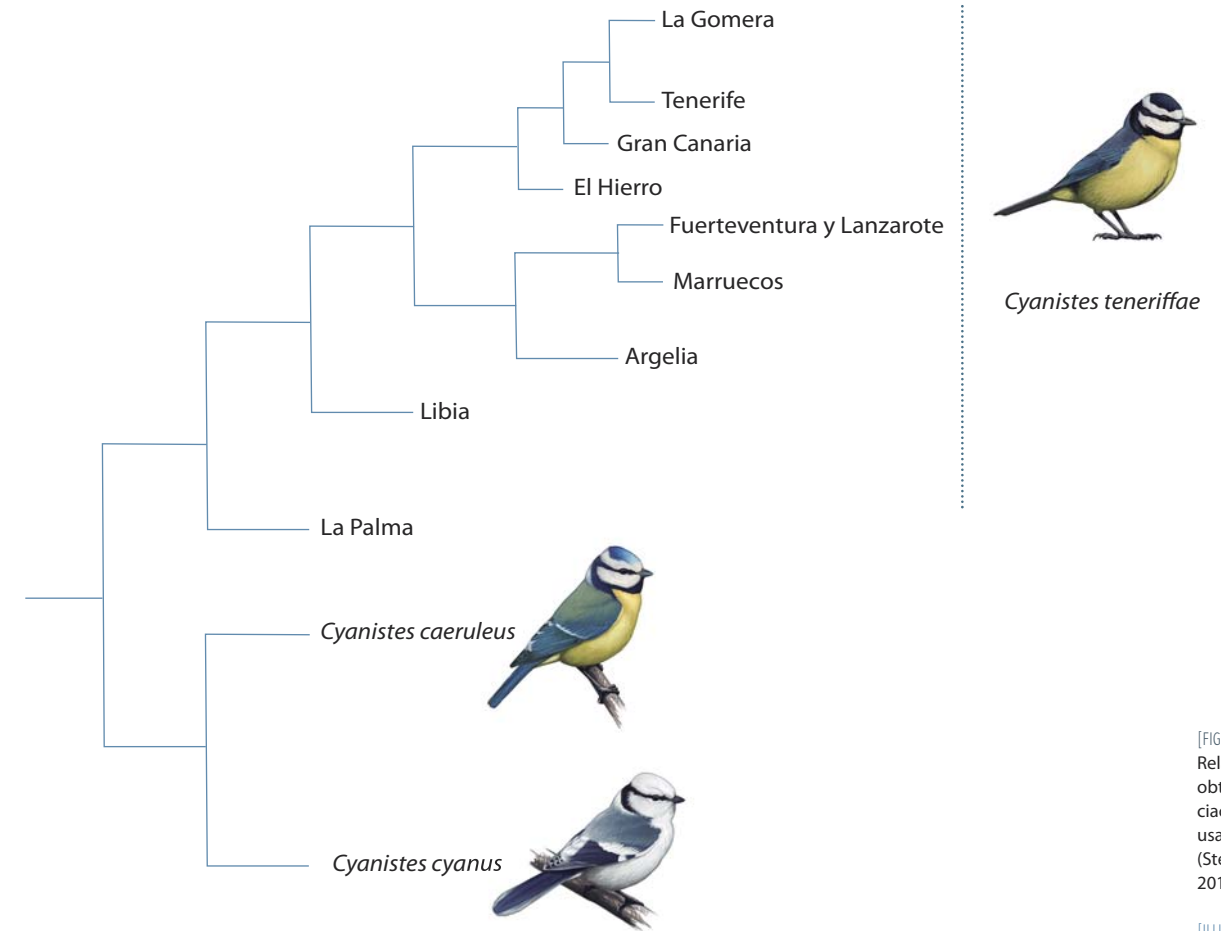
lutivamente más cerca de los herrerillos libios que del resto de herrerillos canarios? Bueno, la explicación vendría dada por un ejercicio de reconstrucción histórica de los eventos de colonización. De hecho, esto solo se puede explicar situando a los herrerillos de La Palma como un evento de colonización ancestral (el primero en Canarias) y, simplificando mucho, poco después de separarse de los herrerillos de Libia. Los herrerillos del resto de las islas Canarias, según este estudio, sí que serían ya el resultado de un proceso de colonización desde La Palma hacia el oeste, llegando después a recolonizar todo el norte de África desde Canarias (tal y como habíamos apuntado antes), excepto Libia. No obstante, un trabajo posterior obtuvo un resultado que no cuadraba bien con toda esta interpretación. En concreto, en este estudio, después de analizar la variabilidad genética de 21 microsatélites (marcadores hipervariables) en las poblaciones canarias, del norte de África y de los herrerillos europeos, vimos que la variabilidad genética de los herrerillos canarios era muy baja, mucho menor que la variabilidad encontrada en los herrerillos del norte de África¹⁰. Dicho de otro modo, encontramos unos niveles de variabilidad genética excesivamente bajos para ser el origen de los actuales herrerillos norteafricanos. Sin duda, este resultado sugería que algo se nos estaba escapando, nos seguían faltando piezas del puzzle.

Entran en juego los análisis de secuenciación masiva

Hasta ahora hemos comentado los resultados obtenidos tras el análisis de un gen mitocondrial o unos cuantos genes mitocondriales y nucleares. Sin embargo, en los últimos años los estudios moleculares (de cualquier ámbito) se han beneficiado enormemente de las técnicas de secuenciación masiva. Simplificando mucho, podríamos decir que ahora somos capaces de explorar el genoma de los organismos de manera más efectiva (p. ej., estudiar miles genes) a un coste asumible y en un tiempo

muy razonable. Es en este contexto donde hay que situar los siguientes (y, hasta la fecha, últimos) dos estudios realizados con los herrerillos canarios. Los dos han estudiado miles de genes caracterizados por presentar polimorfismos en un solo o en unos pocos nucleótidos — los conocidos SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) — de las poblaciones actuales. A continuación voy a resumir ambos trabajos por orden de publicación.

El primero estudio se publicó a comienzos del 2015 y estaba liderado por investigadores noruegos. En él se usaron muestras recientes de todas las poblaciones canarias, de Marruecos, de la península ibérica y de Noruega, y, como ya he comentado, buscaron estos genes (SNP) a través de una técnica llamada secuenciación en RAD (*Restriction site Associated DNA*). Además, usaron muestras de museo (es decir, tejido con ADN de baja calidad) de la población de Libia, que ya hemos comentado lo interesante que resultó ser¹¹. Sus resultados ofrecieron algunos parecidos a los ya comentados, otros nuevos y también algunas interpretaciones equivocadas. Los parecidos confirman las relaciones de parentesco entre los herrerillos ciáneos y los herrerillos europeos, y la diferenciación de estos con respecto a los herrerillos norteafricano-canarios. También reafirman el papel de la población de La Palma como población relicta fruto de una colonización antigua. Los resultados, en parte novedosos, destacan el agrupamiento de las islas centrales junto con El Hierro y, finalmente, otro grupo formado por las islas orientales y Marruecos. Estos resultados son interesantes en sí mismos porque sugieren que la colonización de Canarias se produjo probablemente en varias oleadas independientes, pero más interesante es que sus resultados rechazan la idea de una recolonización del norte de África por herrerillos canarios. Finalmente estos autores aportan resultados sobre la morfología del esperma en las poblaciones canarias que, si bien se ajustan en general al relato evolutivo encontrado, muestran una sorprendente similitud (a nivel de la morfología del esperma) entre las poblaciones europeas y la de La Palma (lo cual podría interpretarse como un proceso de convergencia evolutiva). La mayor limitación de este trabajo radica en los erróneos resultados obtenidos con el ADN degradado. Así, si bien sitúa a los herrerillos de Libia junto a los herrerillos norteafricano-canarios (aunque con poco soporte



[FIGURA 4] Relaciones filogenéticas obtenidas con secuenciación masiva, es decir, usando miles de loci (Stervander y otros, 2015).

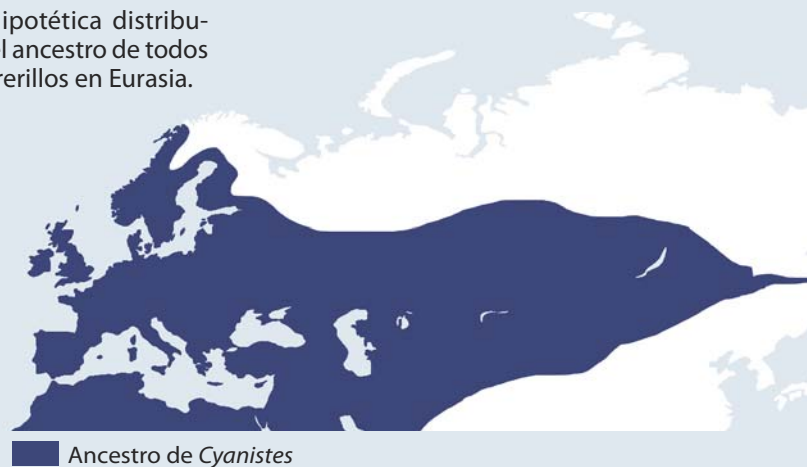
[ILUSTRACIÓN: Martí Franch]

estadístico), al mismo tiempo sugiere que los herrerillos de La Palma estarían más cerca evolutivamente de los herrerillos europeos (curiosamente con una morfología de esperma similar) que de los norteafricano-canarios¹¹.

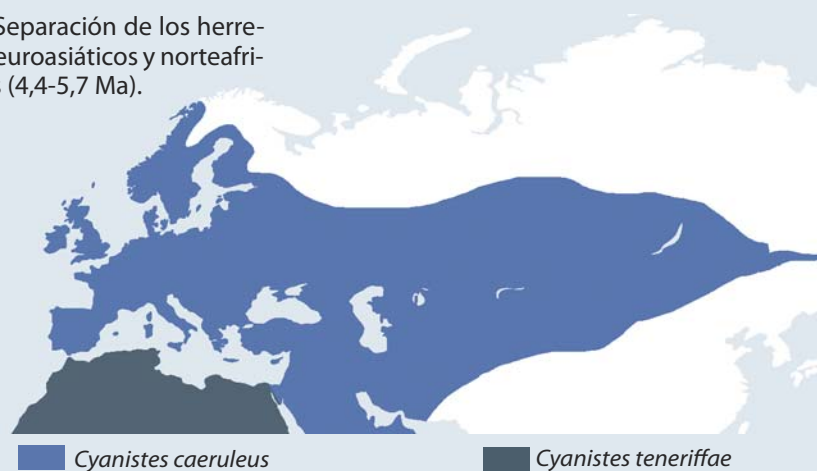
Sin embargo, este contradictorio resultado se resuelve en el siguiente trabajo, y último hasta la fecha, publicado con los herrerillos canarios. En este estudio se emplearon muestras actuales de Canarias, Marruecos (incluyendo alguna muestra de Ceuta), Argelia, Libia, Jordania, Grecia, la península ibérica, el Reino Unido y Suecia, además de muestras del herrerillo ciáneo. En esta ocasión no solo se obtuvieron miles de SNP, sino que también se estudió la variabilidad genética completa de 18 genes nucleares y dos genes mitocondriales¹². Con este titánico esfuerzo analítico sí se consiguieron resolver las relaciones filogenéticas de todos los grupos y se obtuvo un robusto soporte estadístico. Los resultados mostraron sin ningún tipo de ambigüedad que todas las poblaciones norteafricanas tienen un origen común:

las poblaciones de La Palma y Libia, un reflejo genético de lo que tuvo que ser una distribución más extensa en el pasado. Hay que apuntar que la similitud morfológica (espermática) encontrada en el trabajo anterior entre La Palma y Libia no tiene por qué significar cercanía filogenética. Nuestro estudio también respalda como más probable una colonización múltiple (en tres oleadas) e independiente de Canarias. Así, el primer evento colonizador (y más antiguo) alcanzaría la isla de La Palma, el segundo propiciaría la colonización de las poblaciones de las islas centrales junto con El Hierro y, finalmente, una última oleada donde se completaría su presencia en Canarias con la llegada a las islas más orientales. Este trabajo también refuta de manera inequívoca la hipótesis de la recolonización del continente africano por parte de los herrerillos canarios. Además, se analizó la evolución demográfica de las poblaciones canarias y se detectaron eventos de cuello de botella en las islas orientales de Canarias ocurridos hace menos de 300000 años, pero no

T0 = Hipotética distribución del ancestro de todos los herrerillos en Eurasia.



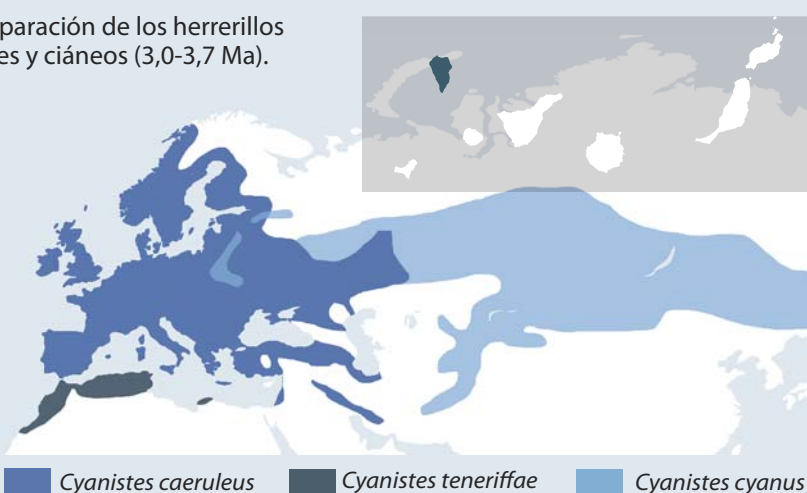
T1 = Separación de los herrerillos euroasiáticos y norteafricanos (4,4-5,7 Ma).



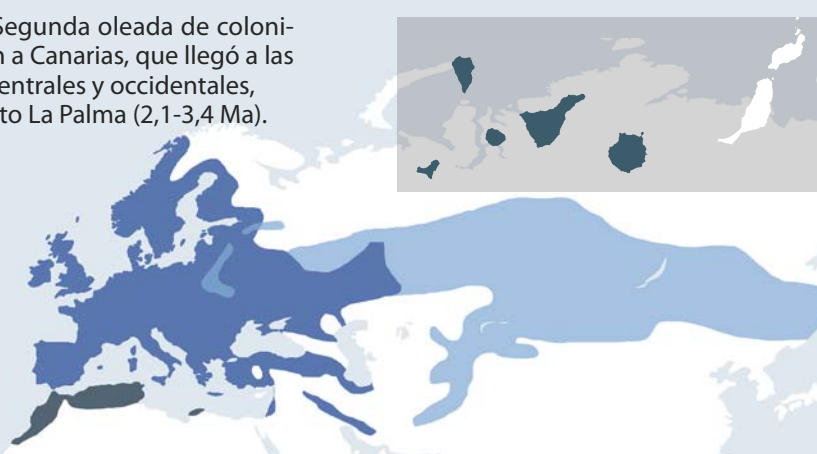
T2 = Primera oleada de colonización en Canarias (3,8-4,8 Ma).



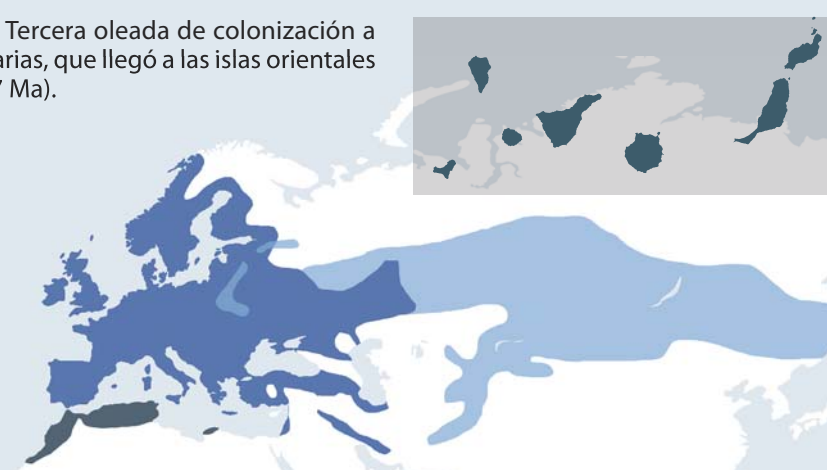
T3 = Separación de los herrerillos comunes y cíaneos (3,0-3,7 Ma).



T4 = Segunda oleada de colonización a Canarias, que llegó a las islas centrales y occidentales, excepto La Palma (2,1-3,4 Ma).



T5 = Tercera oleada de colonización a Canarias, que llegó a las islas orientales (0,27 Ma).



[FIGURA 5] Reconstrucción de las etapas de colonización y diferenciación de los herrerillos en Canarias (basada en los resultados obtenidos en Stervander y otros, 2015).

en el resto de las islas. Es interesante destacar que, si bien La Palma fue sin duda la primera isla canaria en mantener una población estable en el tiempo, las estimas de colonización realizadas en este estudio (3,8-4,8 millones de años) sugieren también unas edades de media superiores a la edad geológica estimada para esta isla (1,7-2,0 millones de años). Este resultado apuntaría a que quizá las islas más cercanas (y también más antiguas), como La Gomera y Tenerife, podrían haber actuado de puente hacia la colonización de La Palma, con la posterior extinción (o significativa erosión genética) en estas islas centrales tras la llegada de la segunda oleada de herrerillos desde África. Otras posibilidades apuntarían hacia una tasa de mutación más rápida de lo que se podría pensar, o quizá una diferenciación de esta población en el continente en ese periodo para colonizar solo posteriormente la isla de La Palma y ex-

tinguirse después del norte de África. Atendiendo a un posible efecto fundador, podría estimarse que el último evento colonizador tuvo lugar en las islas orientales hace unos 275 000 años¹¹.

Una reflexión final con implicaciones en conservación

Llegados a este punto, espero que el lector no haya arrojado la toalla para entender este complicado proceso evolutivo en el que no hay un solo acontecimiento de colonización sino varios, y en el que, a medida que se han ido añá-

diendo genes y poblaciones, hemos ido obteniendo una mejor comprensión de los procesos evolutivos que han tenido lugar en este grupo de aves. Con todos los resultados que ahora están en nuestras manos, se hace necesaria, sin lugar a dudas, una reevaluación urgente del estado taxonómico de los herrerillos norteafricano-canarios.

¿Pero cuántas especies de herrerillo habría entonces en Canarias? Teniendo presentes todos los resultados genéticos aquí comentados, pero también los morfológicos, los acústicos y el aislamiento geográfico, probablemente deberíamos considerar como especies verdaderas a cada una de las poblaciones insulares de herrerillo, es decir, una por cada isla. Las únicas dudas podrían venir de las poblaciones de Tenerife-La Gomera y Fuerteventura-Lanzarote, donde quizá podrían tratarse ambos grupos como dos especies verdaderas y, a su vez, cada

una de estas islas como subespecies diferentes. Sea como fuere el resultado final, es decir, si habláramos tanto de cinco como de siete especies de herrerillos, esta diversificación ha sido la más importante registrada en la avifauna de Canarias, una de las más importantes descritas en toda la Macaronesia (solo superada por el grupo de los pinzones actuales *Fringilla* spp.) y a un nivel parecido del proceso de especiación descrito en los pinzones de Darwin encuadrados en el género *Geospiza*. Así pues, estos resultados reforzarían la idea de Canarias como punto caliente en diversidad de aves, lo cual nos debería llenar de orgullo y satisfacción; pero, al mismo tiempo, nos debería armar de una tremenda responsabilidad para evitar que una mala gestión de nuestro patrimonio natural ponga en peligro toda esta riqueza generada tras millones de años de constante evolución. []

AGRADECIMIENTOS

El trabajo de investigación con los herrerillos lo inicié cuando estaba realizando mi tesis doctoral en la Universidad de La Laguna, luego lo continué con el disfrute de un contrato posdoctoral Juan de la Cierva en el IPNA-CSIC y de un contrato Ramón y Cajal en la Universidad de Oviedo. Durante el contrato Juan de La Cierva obtuve una ayuda José Castillejo (programa de ayudas de movilidad para jóvenes investigadores) que me permitió realizar una estancia en la Universidad de Oulu (Finlandia). Finalmente, a día de hoy la investigación con este grupo la mantengo con mi actual contrato de profesor contratado doctor en la Universidad de Oviedo. Muchos amigos me ayudaron desinteresadamente a lo largo de los años en que discurrió este trabajo, y a todos ellos les estoy enormemente agradecido. Fernando Pacios realizó la figura del mapa y Juan Carlos Rando me ayudó a representar las oleadas de colonización. José Juan Hernández, Beneharo Rodríguez y Samuel García me dejaron usar sus fantásticas fotografías. Martí Franch me permitió amablemente usar sus maravillosos dibujos de herrerillo. Finalmente, me gustaría dedicar este artículo a la memoria de mi padre, Fernando, que tanto me animó y ayudó durante mi formación como científico y persona.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 MARTÍN, A y JA LORENZO: *Aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus Editor, 2001.
- 2 SALZBURGER, W; J MARTEN y C STURMBAUER: «Paraphyly of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) suggested from cytochrome b sequences». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2002, vol. 24, n.º 1, pp. 19-25.
- 3 HEWITT, GM: «The genetic legacy of the Quaternary ice ages». *Nature*, 2000, vol. 405, n.º 6789, pp. 907-913.
- 4 KVIST, L; K VIIRI; PC DIAS y otros: «Glacial history and colonization of Europe by the blue tit *Parus caeruleus*». *Journal of Avian Biology*, 2004, vol. 35, n.º 4, pp. 352-359.
- 5 KVIST, L; J BROGGI; JC ILLERA y K KOIVULA: «Colonisation and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae*-group) in the Canary Islands». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2005, vol. 34, n.º 3, pp. 501-511.
- 6 DIETZEN, C; E GARCÍA-DEL-REY; G DELGADO y M WINK: «Phylogeography of the blue tit (*Parus teneriffae*-group) on the Canary Islands based on mitochondrial DNA se-

quence data and morphometrics». *Journal of Ornithology*, 2008, vol. 149, n.º 1, pp. 1-12.

- 7 ILLERA, JC; K KOIVULA; J BROGGI y otros: «A multi-gene approach reveals a complex evolutionary history in the *Cyanistes* species group». *Molecular Ecology*, 2011, vol. 20, n.º 19, pp. 4123-4139.
- 8 GARCÍA-CASTELLANOS, D; F ESTRADA; I JIMÉNEZ-MUNT y otros: «Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis». *Nature*, 2009, vol. 462, n.º 7274, pp. 778-782.
- 9 PÄCKERT, M; J MARTENS; J HERING y otros: «Return flight to the Canary Islands - the key role of peripheral populations of Afrocanarian blue tits (*Aves: Cyanistes teneriffae*) in multi-gene reconstructions of colonization pathways». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, vol. 67, n.º 2, pp. 458-467.
- 10 HANSSON, B; M LJUNGVIST; JC ILLERA y L KVIST: «Pronounced fixation, strong population differentiation and complex population history in the Canary Islands blue tit subspecies complex». *PLOS ONE*, 2014, vol. 9, n.º 2, e90186.
- 11 GOHLI, J; EH LEDER; E GARCÍA-DEL-REY y otros: «The evolutionary history of Afrocanarian blue tits inferred from genomewide SNPs». *Molecular Ecology*, 2015, vol. 24, n.º 1, pp. 180-191.
- 12 STERVANDER, M; JC ILLERA; L KVIST y otros: «Disentangling the complex evolutionary history of the western Palearctic blue tits (*Cyanistes* spp.) - Phylogenomic analyses suggest species radiation by multiple colonisation events and subsequent isolation». *Molecular Ecology*, 2015, vol. 24, n.º 10, pp. 2477-2494.

EL AUTOR

Juan Carlos Illera es doctor en Biología por la Universidad de La Laguna. Sus intereses científicos se centran, de manera general, en la ecología y la evolución de las aves (y sus parásitos) en sistemas insulares. En especial, está interesado en entender los mecanismos que están actuando en la diferenciación de las poblaciones de aves que habitan los archipiélagos atlánticos de la región macaronésica.

CITA RECOMENDADA

ILLERA, JC: «Desenredando. La complicada historia evolutiva de los herrerillos canarios». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 72-87.





[UN SUPERVIVIENTE ENTRE VOLCANES]

EL PINO CANARIO

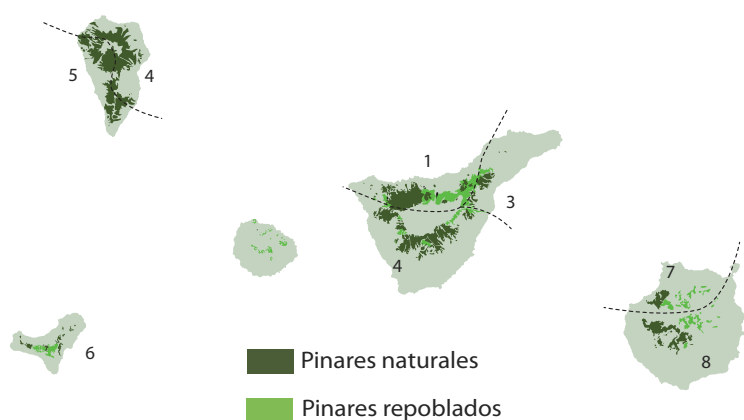
The Canary Island pine: surviving among volcanoes

The Canary Island pine *Pinus canariensis* is the main forest species of the western Canary Islands. The species occupies a wide range of elevations and climates in sharply different habitats, and it is able to withstand devastating perturbations, such as forest fires or volcanic activity. The remarkable ecological amplitude of the Canary Island pine is related to a series of structural and functional adaptations whose combination makes this species unique among conifers: re-sprouting and healing ability after fire or injury, a colonizing character of bare soils produced after volcanic eruptions by means of high seed dispersal ability, presence of serotinous cones, adaptations to drought, etc. Many of these adaptations occur locally in specific populations, and have been acquired along the long evolutionary periods when the species was subjected to an extremely unstable volcanic environment. Physiological and genetic approaches provide deep knowledge of the biological basis that govern these adaptations, which is needed to ensure the conservation of the species in areas potentially subjected to recurrent forest fires or volcanism.

UNAI LÓPEZ DE HEREDIA, ROSANA LÓPEZ, CARMEN COLLADA, PILAR PITA,
JOSÉ CARLOS MIRANDA, VÍCTOR CHANO, ÁLVARO SOTO Y LUIS GIL

Amplitud ecológica: el vulcanismo y la acción humana explican la distribución actual del pino canario

El pino canario *Pinus canariensis* es la principal especie forestal de las islas Canarias, ocupa cerca de 55000 ha y determina el hábitat de numerosas especies de fauna y flora asociadas. Si se compara con otras especies del género *Pinus*, el pino canario es una de las que presenta un rango de distribución más reducido. En la actualidad, está confinado de forma natural a las islas occidentales (Gran Canaria, Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro) y ha



[FIGURA 1] El pino canario ocupa una gran variedad de hábitats en las islas Canarias occidentales.

desaparecido de Fuerteventura y Lanzarote. Abarca una amplia diversidad de hábitats: desde los pinares abiertos de los barrancos del sur de Gran Canaria, con menos de 300 mm de precipitación anual, hasta los pinares mixtos con monteverde en la orientaciones norte, influidas por los vientos alisios cargados de humedad y con una precipitación superior a los 1200 mm anuales. Su rango altitudinal va de los

200 m s. n. m. a los 2400 m s. n. m. y es una especie colonizadora capaz de vivir en coladas volcánicas o sobre depósitos de piroclastos y afloramientos de naturaleza sálica^{1,2}, con un alto grado de sequía edáfica por su escasísima capacidad de retención de agua y en los que el pino canario resulta muy competitivo frente a otras especies.

El vulcanismo, responsable de la formación de las islas Canarias, ha tenido un fuerte impacto en la diversidad genética, la demografía y, consecuentemente, en la distribución actual del pino canario. Su evolución temprana está ligada al amplio rango de distribución ocupado por un antepasado suyo, que se localizaba a lo largo de Eurasia durante el Mioceno (desde hace 23 millones de años hasta hace 5,5 millo-

nes de años). Fue al final de este periodo cuando se produjo la divergencia de sus especies más cercanas evolutivamente³: los pinares mediterráneos *Pinus pinaster*, *Pinus pinea*, *Pinus halepensis* y *Pinus brutia*; y el pino del Himalaya *Pinus roxburghii*.

El registro fósil apoya la hipótesis de una distribución circunmediterránea de pinares relacionados con el canario en el Mioceno medio⁴. Se han encontrado fósiles terciarios de pino canario o un ancestro próximo en Austria —de hace 15,5 millones de años—⁵, el sur de Francia —de hace 14,5 millones de años—^{6,7}, Turquía —de hace 5,3 millones de años—⁸ y la península ibérica —de hace 2 millones de años—. El inicio de los ciclos glaciares del Pleistoceno supuso probablemente la extinción de las po-

blaciones del sur de Europa y del norte de África⁹. En este contexto, las islas Canarias debieron de constituir el único refugio para la especie.

A pesar de que se ha sugerido que el origen del pino en las islas Canarias pudiera haber estado en las montañas del Atlas¹⁰, no existe un registro fósil que apoye esta hipótesis. Ya en las islas, la antigua presencia de la especie en Lanzarote y Fuerteventura queda acreditada por la presencia de polen de pino en yacimientos históricos¹¹. No obstante, la magnitud de la actividad humana terminó por extinguir la especie en las islas orientales. Los fósiles más antiguos encontrados en las islas Canarias proceden de Tirajana, en Gran Canaria, y datan de hace 13,5 millones de años, poco tiempo después del surgimiento de la isla¹². También se han encontrado fósiles pleistocenos datados en 1,2 millones de años en La Palma, lo que sugiere una rápida colonización desde su formación. En Tenerife, los fósiles encontrados datan de hace 600000 años, coincidiendo con la fase III del edificio de las Cañadas¹³, pero, sin duda, debió de habitar la isla con anterioridad. La colonización de las islas por parte del pino canario debió de ser relativamente rápida, ayudada por la gran capacidad dispersiva de sus semillas¹⁴.

Si bien la ausencia de un registro fósil más completo dificulta trazar con precisión los cambios producidos en la distribución del pino canario, recientes análisis moleculares han mostrado que la diversidad genética y la frecuencia de algunas variantes genéticas raras en las poblaciones actuales están muy relacionadas con la edad del sustrato, estimada desde el momento en el que se produjo la erupción volcánica¹⁵. Así, el escenario más probable trazado por los marcadores moleculares^{15,16} permite reconstruir de manera aproximada la ruta seguida por el pino canario en la colonización de las islas, dado que las poblaciones situadas en las más estables y con sustratos más antiguos (Gran Canaria y Tenerife) muestran una menor diversidad que aquellas localizadas en islas con sustratos más modernos (La Palma y El Hierro).

Este fenómeno está relacionado con factores que inciden en la demografía de las poblaciones de pino canario, tales como cuellos de botella (drásticas reducciones en el tamaño efectivo de la población), colonizaciones de coladas lávicas o persistencia tras lluvia de piroclastos o incendios. Estos factores están



La gran amplitud ecológica del pino canario y su resiliencia permiten encontrar ejemplares de porte retorcido en regiones a gran altitud, por encima del mar de nubes y con nieve en gran parte del año.

[FOTO y FOTO PORTADA: Samuel García]

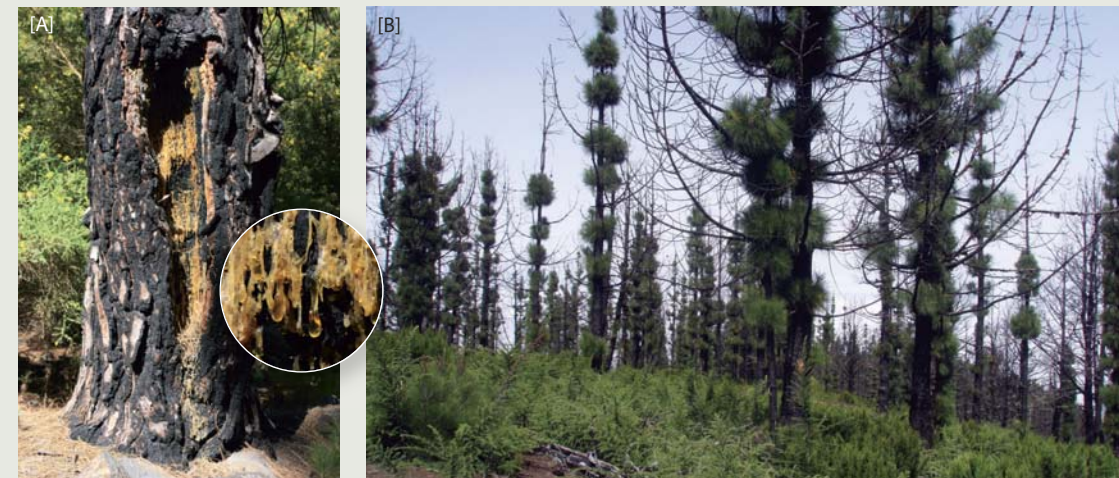
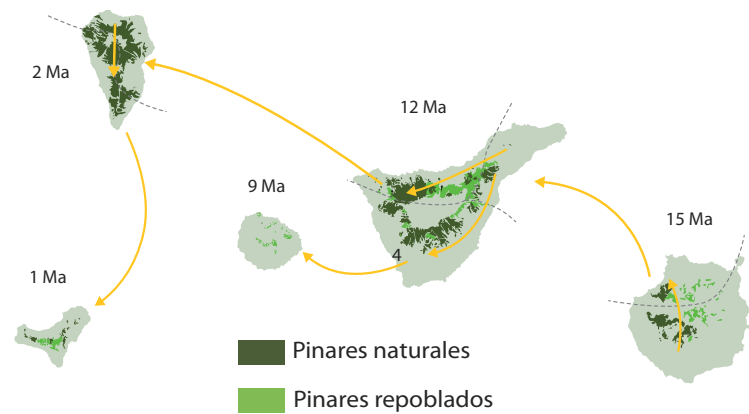
asociados a los eventos catastróficos relacionados con las perturbaciones volcánicas y condicionan las rutas de colonización de las islas por parte del pino canario.

Pero no solo las perturbaciones volcánicas han influido en la historia evolutiva del pino canario. La distribución actual de la especie refleja, necesariamente, la intensa actividad humana en las islas Canarias^{17,18}, que ha producido los efectos duales de deforestación histórica y de reforestación. La acción del ganado caprino y el continuo aprovechamiento del pino canario para la extracción de leñas, tea y pinocha desde antiguo, produjeron la fragmentación de los pinares y redujeron sus efectivos poblacionales, sobre todo a partir de la conquista castellana (siglo XIII)¹⁸. No fue hasta mediados del siglo XX cuando se produjo un cambio significativo en

las políticas forestales, que propiciaron esfuerzos de reforestación y, en consecuencia, una mayor recuperación del territorio por parte de la especie.

En las últimas décadas, la principal amenaza de las masas boscosas de las islas son los incendios forestales, si bien el fuego de origen antrópico ya fue causa de extinción en el periodo aborigen de algunas especies de árboles de los géneros *Quercus* y *Carpinus*¹⁹. En el periodo 1983-2006 se quemaron 31337,8 ha de superficie arbolada en las islas occidentales y el 94,8% de esta superficie correspondía a pinares de pino canario¹⁸. No obstante, la evolución del pino canario en un ambiente volcánico, altamente inestable, le ha conferido unas singulares características adaptativas que resultan en una gran resiliencia (capacidad de una especie para absorber perturbaciones). El pino canario es capaz de minimizar los daños causados por las sustancias tóxicas emitidas por los volcanes, como ha mostrado un reciente estudio que contempla la posible movilización de los altos contenidos de mercurio en la madera durante la erupción hacia la corteza²⁰. Además, el pino canario presenta adaptaciones para hacer frente a los efectos de posibles fuegos asociados al vulcanismo recurrente y a la intensa actividad humana transformadora del paisaje canario, gracias a su capacidad colonizadora y a la resistencia de los árboles individuales frente a las perturbaciones, a través del rebrote y la cicatrización.

[FIGURA 2] Propuesta de colonización de las islas por el pino canario a partir de estudios moleculares^{15,16}. El escaso registro fósil sugiere que las islas se colonizaron inmediatamente después de su formación.



[FIGURA 3] [A] La resina tiene una gran importancia en el aislamiento de las heridas antes de que el pino canario regenere sus tejidos tras una herida como la producida por los recolectores de tea.

[B] El pino canario es capaz de rebrotar tras un incendio.

Rebrote y cicatrización

Sin lugar a dudas, dos de las características más notables del pino canario son su capacidad de cicatrizar las heridas y, más aún, la de rebrotar, facultad bastante rara entre los pinos. Ambas están ligadas a la evolución de la especie en un entorno modelado por eventos volcánicos más o menos devastadores, con emisión de piroclastos a largas distancias, causantes de daños traumáticos masivos en la parte aérea de muchos pies, los cuales serían así eficazmente restañados.

La emisión de brotes de cepa y epicórmicos (aquellos que crecen de yemas durmientes en la base del tronco o de las ramas), el potencial

puesta al exterior se cubre de resina para evitar tanto la desecación como la entrada de patógenos. En ejemplares centenarios, el duramen enteedo evita la pudrición del tronco y ayuda a sellar las heridas extendiéndose de forma radial hasta las zonas más exteriores del xilema^{22,23}. Este eficaz sistema de sellado impide, sin embargo, la cicatrización directamente a partir de la superficie de la herida, descrita para angiospermas. Por el contrario, el pino canario debe cicatrizar a partir de los bordes de la herida. El cámbium vascular, el tejido que da origen a la madera y el floema, deberá ir formando un callo y tejido de cicatrización que irá recubriendo la herida hasta cerrarla en un proceso que puede durar varios años en función del tamaño de la herida y del vigor del árbol²³.

En investigaciones que han evaluado la resuesta de un anillado completo del tallo se ha



[FIGURA 4] Aspecto del volcán de Duraznero, La Palma, tras la erupción en 1949 y 63 años después. La mayor parte de los individuos de la zona afectada por la erupción no sobrevivió, aunque actualmente se ven ya individuos con copa verde que cicatrizaron sus heridas y regeneraron sus tejidos tras la erupción. Se observaron rastros de mercurio tanto en la madera dañada por el impacto de los piroclastos, como en la corteza²⁰.

de cicatrización y el mayor contenido en resina del duramen en comparación con otras especies de pinos, se han relacionado con algunas características de la madera del pino canario, como la presencia de abundante parénquima axial y radial, y un elevado número de canales resiníferos²⁰. Tras infligir un daño a la parte aérea de la planta, la superficie de xilema ex-

observado el inicio de un abundante rebrote en la parte por debajo del anillo, mientras que la parte superior empieza a hincharse de manera llamativa debido a una acumulación de azúcares que ven interrumpido su flujo a través del floema²⁴. Pasados unos días, empiezan a crecer estructuras en forma de columna que se originan desde el margen superior del anillo y desde

[FIGURA 5]

Proceso de cicatrización y regeneración de tejidos en tallos de pino canario anillados completamente²³. Hasta los 40 días desde el anillado se produce un incremento del diámetro del tallo en la parte superior de la herida [A y B]. A los 60 días aparecen unas protuberancias [C], que se convierten en columnas a los 100 días desde el anillado [D] y que pueden llegar a reconectar la parte superior y la parte inferior del tallo [E], con lo que se recupera la capacidad de conducir la savia.



las células de parénquima asociadas a los canales resiníferos en el interior de la superficie de la herida y que aceleran el proceso de cicatrización, característica no descrita hasta la fecha para otras coníferas²³. En el caso de árboles viejos o anillos muy anchos, el proceso de cicatrización puede tardar años, con lo que se agotan poco a poco las reservas acumuladas en las raíces, que van perdiendo paulatinamente su capacidad de absorción de agua hasta que el árbol muere.

El pino canario posee una gran capacidad para dispersar sus semilla

El pino canario es un gran dispersor de semillas. Su eficacia en la dispersión ha sido acreditada en un trabajo reciente que modeliza las dispersiones primaria (la que se produce cuando las semillas se liberan de la rama y alcanzan el suelo) y efectiva (proceso subsiguiente por el cual las semillas germinan y se establecen) en pinares densos y en pinares abiertos¹⁴. En ambas

tipologías de pinares los resultados han mostrado una capacidad muy elevada para dispersar las semillas en comparación con otras especies de pinos, llegando a alcanzar una media de 60 m en pinares densos y de 800 m en pinares muy abiertos. Una vez la semilla se dispersa, el establecimiento se produce *in situ*, ya que especialistas del pinar como el pinzón azul *Fryngilla teydea* o el pico picapinos *Dendrocopos major* se consideran como mucho predadores, pero no dispersores²⁵.

Uno de los factores que puede explicar la eficacia en la dispersión de semillas del pino canario es el hecho de que el ala de su semilla es adnata, es decir, está completamente adherida a la semilla de manera que no pueden separarse sin que se destruya. Este tipo de semillas se dispersan inmediatamente por el viento en el momento en que son liberadas de la piña. Al abrirse la piña cuando todavía está en el árbol y dada la gran altura que suelen alcanzar los ejemplares de pino canario, frecuentemente localizados en riscos o en zonas con grandes pendientes, parece lógico pensar que este tipo de semillas puede alcanzar grandes distancias de dispersión. No en vano, el pino canario y el pino centroamericano *Pinus caribaea* son llamados «saltadores de islas»²⁶.

La gran capacidad dispersiva del pino canario y su mayor competitividad frente a otras gimnospermas y angiospermas son factores clave para explicar fenómenos como la ya men-

cionada rápida colonización de nuevos sustratos producto del vulcanismo, la sustitución del bosque termófilo tras la degradación acaecida en los últimos dos milenios¹⁸ o el progresivo aumento en altitud de la especie por encima del límite forestal, cuyo incremento está previsto en un contexto de cambio climático.

Una de las adaptaciones al vulcanismo del pino canario es la capacidad de producir piñas serótinas (que permanecen cerradas durante años en el árbol), carácter propio de los pinos que siguen una estrategia distinta, apostando por la permanencia de la masa (asegurada por un abundante regenerado) y no por la de los adultos²⁷. Las piñas serótinas se abren tras golpes de calor y dispersan un elevado número de piñones que germinan tras la eliminación de la gruesa capa de pinocha por el fuego o con la acumulación de cenizas tras erupciones volcánicas y la mayor iluminación debido a la destrucción del sotobosque. Las plántulas procedentes de piñas serótinas bajo el pinar no tienen ninguna viabilidad al no poder competir con los adultos que rebrotan tras el incendio, pero sí tienen sentido en un contexto de vulcanismo, pues ocupan zonas colindantes que habrían estado ocupadas por especies incapaces de recuperarse tras la perturbación. Las poblaciones que crecen en los lugares más húmedos y fértiles, donde el pino entra en competencia con otras especies, presentan una serotinia más marcada y cortezas más gruesas²⁸.



Variabilidad genética y plasticidad fenotípica

Para el estudio de la variabilidad genética de las poblaciones de pino canario se han utilizado dos enfoques distintos. El primero utiliza herramientas moleculares neutras (no sometidas a selección natural), tales como el ADN del cloroplasto o algunos genes nucleares, para evaluar el grado de aislamiento genético entre las poblaciones y las variaciones en su diversidad. El segundo enfoque emplea ensayos de campo y de laboratorio, en los que se estudia bajo distintas condiciones ambientales el comporta-

[FIGURA 6]

[A] Corte transversal de un fuste de pino canario con un severo traumatismo completamente cicatrizado. En la imagen se aprecia la amplitud de la herida (cerca de un tercio del perímetro en el momento del daño; línea continua), así como la zona enteeda en respuesta al traumatismo.

[B] Vista al microscopio del proceso de regeneración de tejidos a partir los extremos de la herida. Al final de este proceso, la herida queda englobada por completo por los nuevos tejidos generados.

miento de varias poblaciones con relación a determinados caracteres que están sujetos a fuerzas selectivas.

La expansión y diferenciación de las poblaciones de pino canario parecen ser resultado de una dinámica de extinciones locales y recolonizaciones en las que el vulcanismo ha jugado un papel decisivo¹⁴. Las altas tasas de migración observadas, como corresponde a una especie anemófila (que dispersa su polen por medio del viento) y alógama (presenta polinización cruzada y fecundación entre individuos genéticamente diferentes), y la ya citada gran capacidad de dispersión de semillas, han favorecido una relativa homogeneización genética de las poblaciones. No obstante, se ha mantenido cierta diferenciación entre ellas, incluso entre las que crecen muy próximas, debido a la fisiografía de las islas y a la presencia en el pasado de extensas masas de bosque termófilo y monteverde, que actuarían como barreras para la difusión de polen y semillas. Esta gran variación ambiental de los sitios donde habita el pino canario, junto con las grandes perturbaciones, ha supuesto la aparición de adaptaciones locales (diferenciación genética entre poblaciones en una serie de caracteres) relacionadas sobre todo con la resistencia a la sequía, a pesar del elevado flujo genético. Además, a nivel específico, se

ha favorecido una gran plasticidad fenotípica (capacidad de un individuo de modificar su morfología y su fisiología en respuesta a cambios en el entorno) que permite al pino canario adaptarse a condiciones muy contrastadas²⁹.

A la baja capacidad de retención de agua del suelo, que es común a casi todos los pinares, se suma la aridez climática en las vertientes sur de Gran Canaria y Tenerife, allí donde no llega el mar de nubes pero sí vientos cálidos y secos procedentes del desierto del Sáhara. Los pinos que crecen en estos lugares desarrollan sistemas radicales más potentes para aumentar la captación de agua³⁰ y desarrollan tejidos para la conducción de agua (xilemas) más resistentes a la formación de embolias; es decir, que evitan la ruptura de la columna de agua desde las raíces hasta las hojas en condiciones de sequía³¹. La anatomía de las acículas de estas poblaciones favorece una reducción en la pérdida de agua por transpiración para así poder seguir fotosintetizando por más tiempo cuando el agua es escasa³⁰. Sin embargo, el coste metabólico de estas estructuras parece ser bastante alto y la planta no es capaz de producirlas hasta que no cuenta con unas buenas reservas, por lo que mantiene acículas juveniles, menos costosas en su formación pero más sensibles a los ambientes desfavorables en sus primeros años.

Así, las plántulas de las poblaciones más secas alcanzan la madurez vegetativa más tarde que las de ambientes más húmedos. No obstante, cuando estas últimas se plantan en un sitio seco sobreviven peor que las plántulas procedentes de zonas secas³².

Los pinos que viven en sitios áridos tienen menor cantidad de albura (porción viva del tronco) que los pinos influenciados por el mar de nubes³³, lo que les puede suponer una ventaja en condiciones desfavorables. Además, las copas son menos densas en poblaciones áridas debido a un menor número de hojas y a que estas son más cortas. Estas acículas presentan tejidos protectores más gruesos y con más tejido de transfusión a costa de la reducción del tejido fotosintético³⁴. A pesar de ello, encontramos en estos lugares ejemplares de tamaño considerable, aunque en densidades mucho menores que en las vertientes norte o en las islas más occidentales.

Es también llamativa la variada morfología de las piñas en la especie. En las zonas secas y frías, las piñas son más grandes y con apófisis más prominentes, y contienen piñones con alas más largas, lo que implica mayor capacidad de dispersión y más cantidad de reservas, que aumentan la probabilidad de establecimiento y supervivencia de las plántulas³⁵. De hecho, la semilla de pino canario tiene un con-

tenido en proteína total muy superior al de otras especies de pinos³⁶

Conclusiones y perspectivas

El pino canario constituye una singularidad dentro del conjunto de pinos, ya que presenta una amplia gama de estrategias que permiten su persistencia y que han sido adquiridas a lo largo de su evolución en un ambiente volcánico. Todos los pinos son especies que presentan adaptaciones frente al fuego y se centran en dos estrategias: 1) una eficiente dispersión posincendio basada en una gran capacidad dispersiva y en la presencia de piñas serótinas; y 2) la resistencia individual, con cortezas gruesas que les permiten alcanzar gran longevidad.

Como se ha visto en este trabajo, el pino canario presenta adaptaciones pertenecientes a las dos estrategias y, además, mantiene la capacidad de rebrote. Nuestros futuros trabajos se centrarán en conocer más acerca de los procesos fisiológicos y genómicos que subyacen a las estrategias del pino canario frente a volcanes y fuegos asociados. []



El pino canario es también la primera especie leñosa en colonizar hábitats inhóspitos a gran altitud, por encima del *timberline* (límite altitudinal del arbolado). El avance del pinar es rápido y se produce en frentes continuos y densos.

[FOTO y ÚLTIMA FOTO:
Samuel García]



AGRADECIMIENTOS

Al Gobierno canario, a los cabildos de Tenerife, Gran Canaria, La Palma y El Hierro, y a los parques nacionales de la Caldera de Taburiente y del Teide, por su constante apoyo en el estudio del pino canario. También al Ministerio de Ciencia e Innovación y al Organismo Autónomo de Parques Nacionales (MAGRAMA), por financiar los proyectos de investigación centrados en el pino canario AGL2009-10606 y SPIP2014-01093, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 DEL ARCO, MJ; PL PÉREZ DE PAZ y O RODRÍGUEZ: *Atlas cartográfico de los pinares canarios: Tenerife*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, 1992.
- 2 PÉREZ DE PAZ, P; M DEL ARCO; O RODRÍGUEZ y otros: *Atlas cartográfico de los pinares canarios: Gran Canaria y plantaciones de Fuerteventura y Lanzarote*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias, 1994.
- 3 GRIVET, D; J CLIMENT y M ZABAL-AGUIRRE: «Adaptive evolution of Mediterranean pines». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, vol. 68, n.º 3, pp. 555-566.
- 4 FRANKIS, M: «*Pinus brutia* (Pinaceae)». *Curtis' Botanical Magazine*, 1999, vol. 16, n.º 3, pp. 173-184.
- 5 KLAUS, W: «Ein *Pinus canariensis* Smith-Zapfenfund aus dem Ober-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens: A fossil cone of *Pinus canariensis* Smith from the Upper Miocene (Pannon) of the Vienna Bassin (Austria)». *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A Für Mineralogie Und Petrographie, Geologie Und Paläontologie, Anthropologie Und Prähistorie*, 1982, vol. 84, pp. 79-84.
- 6 SAPORTA, G: «Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque Tertiaire». *Annales des Sciences Naturelles: Botanique*, 1865, serie 5, pp. 5-152.
- 7 DEPAPE, G: «Recherches sur la flore pliocène de la Vallée du Rhône. Flores de Saint Marcel (Ardèche) et de Théziers (Gard)». *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, 1922, serie 10, t. IV, pp. 73-265.
- 8 KASAPLIGIL, B: «A Late-Tertiary conifer-hardwood forest from the vicinity of Güvem village, near Kızılcahamam, Ankara». *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey*, 1977, n.º 88, pp. 25-33.
- 9 HEWITT, GM: «Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary». *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2004, vol. 359, n.º , pp. 183-195.
- 10 CEBALLOS, L y F ORTUÑO: *Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de las Canarias Occidentales*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias (I. F. I. E.). Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial, Ministerio de Agricultura, 1951.
- 11 MACHADO, C: «Reconstrucción paleoecológica y etnoarqueológica por medio del análisis antracológico. La cueva de Villa-verde, Fuerteventura», en RAMIL, P; C FERNÁNDEZ y M RODRÍGUEZ (eds.): *Actas del Simposio Paleoambiente en la Península Ibérica*, 1996, pp. 261-274.
- 12 GARCÍA-TALAVERA, F; L SÁNCHEZ-PINTO y S SOCORRO: «Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria». *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 1995, vol. 7, n.º 2, pp. 77-91.
- 13 ANCOCHEA SOTO, E; C HUERTAS; MJ CANTAGREL y otros: «Evolution of the Cañadas edifice and its implications for the origin of the Cañadas Caldera (Tenerife, Canary Islands)». *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 1999, vol. 88, n.º 3, pp. 177-199.
- 14 LÓPEZ DE HEREDIA, U; N NANOS; E GARCÍA-DEL-REY y otros: «High seed dispersal ability of *Pinus canariensis* in stands of contrasting density inferred from genotypic data». *Forest Systems*, 2015, vol. 24, n.º 1, e-015, 13 pp.
- 15 LÓPEZ DE HEREDIA, U; R LÓPEZ; C COLLADA y otros: «Signatures of volcanism and aridity in the evolution of an insular pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch)». *Heredity*, 2014, vol. 113, n.º 3, pp. 240-249.
- 16 NAVASCUÉS, M; Z VAXEVANIDOU; SC GONZÁLEZ-MARTÍNEZ y otros: «Chloroplast microsatellites reveal colonisation and metapopulation dynamics in the Canary Island pine». *Molecular Ecology*, 2006, vol. 15, n.º 10, pp. 2691-2698.
- 17 LÓPEZ DE HEREDIA, U; M VENTURAS; R LÓPEZ y L GIL: «High biogeographical and evolutionary value of Canary Island pine populations out of the elevational pine belt: the case of a relict coastal population». *Journal of Biogeography*, 2010, vol. 37, n.º 12, pp. 2371-2383.
- 18 GIL SÁNCHEZ, L e I GONZÁLEZ DONCEL: *Historia del paisaje forestal de las Islas Canarias*. Cabildo Insular de Tenerife, 2013.
- 19 DE NASCIMENTO, L; KJ WILLIS; JM FERNÁNDEZ-PALACIOS y otros: «The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands)». *Journal of Biogeography*, 2009, vol. 36, n.º 3, pp. 499-514.
- 20 RODRÍGUEZ MARTÍN, JA; N NANOS; JC MIRANDA y otros: «Volcanic mercury in *Pinus canariensis*». *Naturwissenschaften*, 2013, vol. 100, n.º 8, pp. 739-747.
- 21 GARCÍA ESTEBAN, L; P GASSON; JM CLIMENTE y otros: «The wood of *Pinus canariensis* and its resinous heartwood». *IAWA Journal*, 2005, vol. 26, n.º 1, pp. 69-78.
- 22 CLIMENT, J; L GIL y J PARDOS: «Heartwood and sapwood development and its relationship to growth and environment in *Pinus canariensis* Chr. Sm ex DC». *Forest Ecology and Management*, 1993, vol. 59, n.º 1-2, pp. 165-174.
- 23 CHANO, V; R LÓPEZ; P PITA y otros: «Proliferation of axial parenchymatic xylem cells is a key step in wound closure of girdled stems in *Pinus canariensis*». *BMC Plant Biology*, 2015, vol. 15, n.º 64, 13 pp.
- 24 LÓPEZ, R; R BROSSA; L GIL y P PITA: «Stem girdling evidences a trade-off between cambial activity and sprouting and dramatically reduces plant transpiration due to feedback inhibition of photosynthesis and hormone signaling». *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, 285.
- 25 GARCÍA-DEL-REY, E; L GIL; N NANOS y otros: «Habitat characteristics and seed crops used by Blue Chaffinches *Fringilla teydea* in winter: implications for conservation management». *Bird Study*, 2009, vol. 56, n.º 2, pp. 168-176.
- 26 KLAUS, W: «Mediterranean pines and their history». *Plant Systematics and Evolution*, 1989, vol. 162, n.º 1, pp. 133-163.
- 27 Keeley, JE y PH Zedler: «Evolution of life histories in *Pinus*», en RICHARDSON, DM (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, 2000, pp. 219-251.
- 28 CLIMENT, J; R TAPIAS; JA PARDOS y L GIL: «Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*)». *Plant Ecology*, 2004, vol. 171, n.º 1, pp. 185-196.
- 29 LÓPEZ, R; A ZEHAZI; J CLIMENT y L GIL: «Contrasting ecotypic differentiation for growth and survival in *Pinus canariensis*». *Australian Journal of Botany*, 2007, vol. 55, pp. 759-769.
- 30 LÓPEZ, R; J RODRÍGUEZ-CALCERRADA y L GIL: «Physiological and morphological response to water deficit in seedlings of five provenances of *Pinus canariensis*: potential to detect variation in drought-tolerance». *Trees-Structure and Function*, 2009, vol. 23, n.º 3, pp. 509-519.
- 31 LÓPEZ, R; U LÓPEZ DE HEREDIA; C COLLADA y otros: «Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*)». *Annals of Botany-London*, 2013, vol. 111, n.º 6, pp. 1167-1179.
- 32 CLIMENT, J; MR CHAMBEL; R LÓPEZ y otros: «Population divergence for heteroblasty in the Canary Island pine (*Pinus canariensis*, Pinaceae)». *American Journal of Botany*, 2006, vol. 93, n.º 6, pp. 840-848.
- 33 CLIMENT, J; MR CHAMBEL; E PÉREZ y otros: «Relationship between heartwood radius and early radial growth, tree age, and climate in *Pinus canariensis*». *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, vol. 32, n.º 1, pp. 103-111.
- 34 LÓPEZ, R; J CLIMENT y L GIL: «Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine». *Trees*, 2010, vol. 24, n.º 2, pp. 343-350.
- 35 GIL, L; J CLIMENT; N NANOS y otros: «Cone morphology variation in *Pinus canariensis* Sm». *Plant Systematics and Evolution*, 2002, vol. 235, n.º 1, pp. 35-51.
- 36 GARCÍA-DEL-REY, E; N NANOS; U LÓPEZ DE HEREDIA y otros: «Spatiotemporal variation of a *Pinus* seed rain available for an endemic finch in an insular environment». *European Journal of Wildlife Research*, 2011, vol. 57, n.º 2, pp. 337-347.

LOS AUTORES

Todos los autores pertenecen al grupo de investigación de Genética, Fisiología e Historia Forestal de la ETSI de Montes, Forestal y del Medio Natural de la Universidad Politécnica de Madrid. Los doctores **Unai López de Heredia** (unai.lopezdeheredia@upm.es), **Rosana López** (rosana.lopez@upm.es), **Carmen Collada** (carmen.collada@upm.es), **Pilar Pita** (pilar.pita@upm.es), **Álvaro Soto** (alvaro.soto.deviana@upm.es) y **Luis Gil** (luis.gil@upm.es) son profesores del Departamento de Sistemas y Recursos Naturales de la Universidad Politécnica de Madrid y han participado o liderado proyectos de investigación relacionados con aspectos estructurales, funcionales, moleculares e históricos del pino canario. **José Carlos Miranda** (jc.miranda@upm.es) y **Víctor Chano** (vmchano@gmail.com) son doctorandos FPU y FPI, respectivamente, que están realizando sus tesis doctorales en temas relacionadas con aspectos fisiológicos y moleculares de pino canario.

CITA RECOMENDADA

LÓPEZ DE HEREDIA, U; R LÓPEZ; C COLLADA y otros: «El pino canario: un superviviente entre volcanes». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 92-99.



[LOS GRANÍVOROS EXTINTOS DE LA MACARONESIA]

LOS PÁJAROS OLVIDADOS

The forgotten birds: the extinct finches of Macaronesia.

Evolutionary studies of insular biotas are based on extant species despite such biotas represent reduced subsets of original faunas due to Late-Quaternary extinction events mediated by man. Therefore, the extinction of many taxa makes difficult to obtain a full understanding of the evolutionary history and ecological interactions of extant species. Morphological bill variation of common and blue chaffinches (*Fringilla coelebs* and *F. teydea*) has been studied in Macaronesia. Character displacement between both species has been argued to explain bill sizes. However, this explanation is incomplete, as similar bill patterns are recorded in common chaffinch populations from islands with and without blue chaffinches. The existence of several species of extinct greenfinches with variation in their beak sizes, suggests that the character displacement among extinct and extant finches has influenced patterns of divergence on these islands. Morphological analyses of an extinct species of Tenerife, the slender billed greenfinch *Carduelis aurelioi*, radiocarbon dating and the time of colonization and diversification among the extant finch species obtained from DNA sequences, provide the strongest evidence for these ancient interactions. Such a system with extinct and extant species prompts a re-thinking of the evolutionary and biogeographic history of macaronesian finches, where extinct taxa emerge as key species to understand the morphology and variation of the extant birds.

JUAN CARLOS RANDO, JOSEP ANTONI ALCOVER Y JUAN CARLOS ILLERA

Las islas oceánicas han sido, y son, escenarios idóneos para la investigación de los fenómenos evolutivos^{1,2,3}. Sin embargo, podemos afirmar que es imposible conocer con detalle estos fenómenos si solo se consideran las especies y poblaciones actuales, ya que estas son solo una parte —a veces muy pequeña— de un conjunto original mucho mayor. Esto es así porque los seres humanos han llegado a la mayoría de los rincones del planeta propiciando múltiples episodios catastróficos de extinción, y haciendo de las faunas insulares actuales representaciones depauperadas si las comparamos con las que existían antes de las colonizaciones humanas⁴⁻⁸.

Los archipiélagos que integran la Macaronesia (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde), con diferente número de islas, edad geológica, distancia al continente y colonizaciones humanas en momentos diferentes, son un modelo ideal para el estudio tanto de los procesos de extinción acaecidos tras las arribadas humanas⁹. El presente artículo pretende exponer, de forma divulgativa, cómo el conocimiento de la morfología y la distribución de las especies de aves granívoras extintas de estos archipiélagos puede llegar a ser fundamental para entender la morfología y la historia evolutiva de las que aún sobreviven.

Picos e islas

La variación en el tamaño de los picos de las aves insulares ha llamado la atención de los investigadores desde hace siglos. De hecho, Charles Darwin, a su paso por Galápagos en la primera mitad del siglo XIX, recolectó ejemplares de los hoy conocidos como pinzones de Darwin y la variación de sus picos llamó enormemente su atención. Darwin imaginó que estas diferencias eran consecuencia de diferentes hábitos alimenticios, lo que contrastaba con la similar apariencia del resto de su

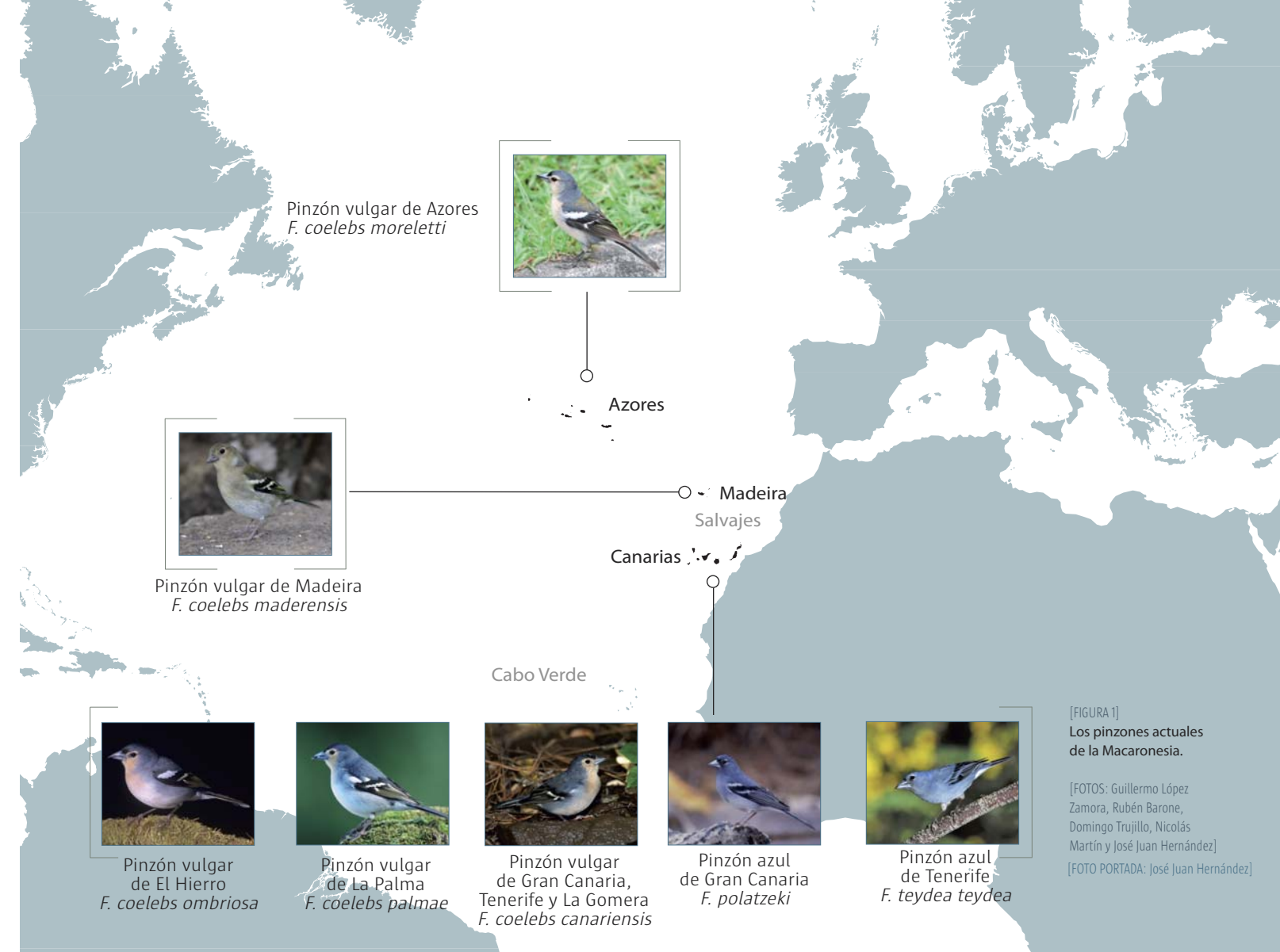
cuerpo. Este fue uno de los grupos de animales que contribuyeron a que escribiese *El origen de las especies*, donde, convencido de que los organismos no eran entes inmutables, trató de explicar los mecanismos que dan lugar a la diferenciación y la aparición de nuevas especies por medio de la selección natural¹⁰.

En la década de los setenta del pasado siglo, el biólogo Peter Grant vio en los pinzones que habitan la Macaronesia (género *Fringilla*) un grupo ideal para el estudio de la variación morfológica de las aves en las islas¹¹. Curiosamente, tanto él como su mujer, Rosemary Grant, son mundialmente conocidos por las investigaciones que posteriormente realizaron sobre los pinzones de Darwin y por sus aportaciones al entendimiento de los procesos evolutivos en islas¹². Los trabajos de Grant pusieron de manifiesto que, de todas las poblaciones de pinzones vulgares *Fringilla coelebs* que habitan en la Macaronesia, los que viven en Azores son los que presentan el pico de mayor talla. El resto de poblaciones (Madeira y Canarias) tiene un pico de menor tamaño¹¹. Grant sugirió que esta situación podía ser explicada, al menos en parte, por la existencia de otra especie de mayor talla que habita en

Canarias: el pinzón azul *F. teydea*. Entre ambas aves habría tenido lugar —en el pasado— un proceso denominado «desplazamiento de caracteres», es decir, estas dos especies, de morfología parecida, pudieron haber divergido en la talla de sus picos (debido a su coexistencia) para minimizar así su competencia por el alimento^{11,13}.

El pinzón azul habita exclusivamente en los bosques de pino canario *Pinus canariensis* de las islas de Tenerife y Gran Canaria, mientras que los pinzones vulgares habitan mayoritariamente en los bosques de laurisilva y en los bosques mixtos de Azores, Madeira y Canarias¹⁴. El potente pico del pinzón azul está adaptado a una dieta que incluye una elevada proporción de los nutritivos piñones del pino canario, los cuales poseen una cubierta muy dura que hay que romper para acceder a ellos¹¹. Los pinzones vulgares se

En la década de los setenta del pasado siglo, el biólogo Peter Grant vio en los pinzones que habitan la Macaronesia (género *Fringilla*) un grupo ideal para el estudio de la variación morfológica de las aves en las islas.



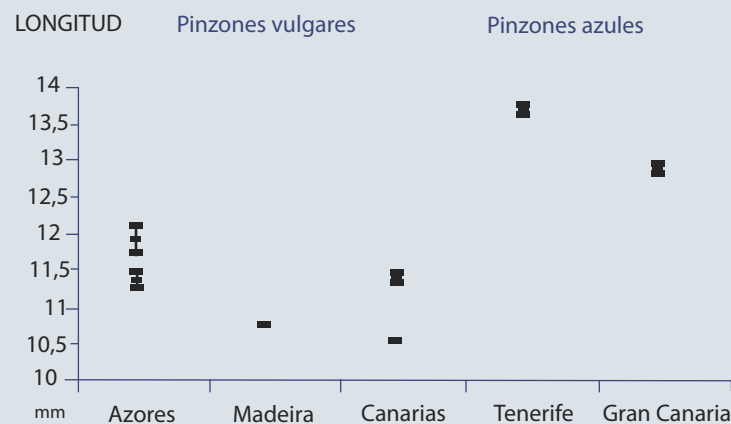
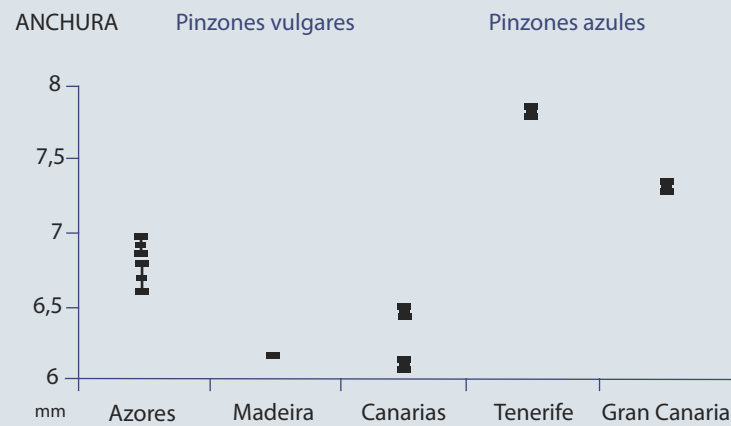
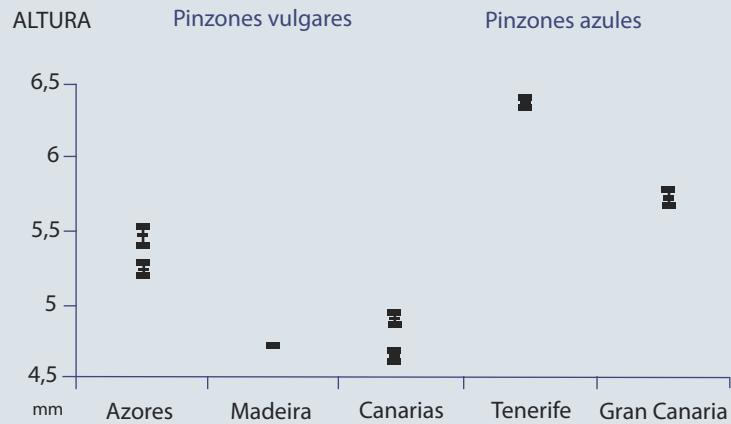
[FIGURA 1] Los pinzones actuales de la Macaronesia.

[FOTOS: Guillermo López Zamora, Rubén Barone, Domingo Trujillo, Nicolás Martín y José Juan Hernández] [FOTO PORTADA: José Juan Hernández]

alimentan de una gran variedad de invertebrados y semillas¹⁴.

La ausencia de competidores, es decir, la ausencia de aves con picos similares en Azores, puede explicar el mayor tamaño del pico de los pinzones vulgares de ese archipiélago. El pico de estas aves presenta una talla intermedia entre el pinzón de azul y el pinzón vulgar del resto de la Macaronesia¹¹. Por otro lado, las variables estudiadas en los picos de las aves de Azores (longitud, altura y anchura) son las que presentan una mayor variación dentro de la Macaronesia^{11,15}. Esto queda reflejado en que tanto la varianza como el error estándar de estas poblaciones muestran los valores más altos de toda la Macaronesia. La varianza y el error estándar miden la dispersión de los datos con respecto a la media aritmética de una variable, es

decir, nos dan una idea de lo alejadas que están las medidas con respecto al valor medio de una variable determinada. Por ejemplo, cuando varias especies de morfología parecida coexisten en una misma isla y compiten por los recursos, la presión de la competencia por el alimento hace que las variables de sus picos tengan una varianza menor que aquellas que explotan un ecosistema sin competidores. Esto es precisamente lo que se observa en los pinzones de Azores, ya que explotan los bosques sin apenas competencia. En Madeira y Canarias, la varianza observada en las variables de los picos es, como término medio, 1,5 veces menor¹⁵. Esto podría explicarse con los argumentos utilizados por Grant¹¹, es decir, la existencia de una especie similar y, por tanto, competidora: los pinzones azules.



[FIGURA 2] Valores medios y errores estándar de las alturas, anchuras y longitudes de los picos de las poblaciones actuales de los pinzones de la Macaronésia. Se muestran los valores para los machos en cada población. Para Azores y Canarias se muestran los datos de las poblaciones de pinzón vulgar de mayor y menor talla. En los tres casos se observa una mayor variación (un mayor error estándar) en las aves de Azores. Datos de Grant¹¹.

Estos trabajos aportaron muchos datos, respondieron a muchas preguntas y abrieron algunos interrogantes, como, por ejemplo, si los pinzones azules solo habitan en Gran Canaria y Tenerife, ¿por qué en las otras islas los pinzones vulgares no tienen un pico mayor?

Para tratar de contestar a esta cuestión tenemos que echar un vistazo a las especies que, en un pasado reciente, coexistieron con las actuales pero que hoy no están.

Los picos que el Dr. Grant no pudo medir

Fue el propio Grant quien, en un trabajo posterior, sugirió la existencia de pinzones azules en el pasado de Madeira, que actualmente estarían extintos¹⁶. Esto explicaría la talla y la variación observadas en los picos de los pinzones vulgares de esa isla, aunque es difícil imaginar la presencia de pinzones azules en Madeira, ya que es un archipiélago sin pinares autóctonos y, como sabemos, esta especie habita exclusivamente en el bosque de pino canario.

En esta línea, la existencia de huesos de aves granívoras extintas en algunas islas macaronésicas (Madeira y La Gomera)^{17,18}, así como una especie extinta de verderón de la isla de La Palma, el verderón de Trías *Carduelis triasi*¹⁹, sugería la posible existencia de antiguas interacciones entre estas especies y los pinzones que aún habitan en estas islas. Los indicios más potentes para apoyar la existencia de estas interacciones — hoy día también extintas — surgen de huesos procedentes de la Cueva del Viento (Tenerife), donde se localizaron los restos de varios ejemplares de otra ave granívora: el verderón de pico fino *C. aurelioi*²⁰.

¿Qué nos dicen sus huesos? Esta especie endémica de Tenerife tenía un tamaño muy similar a un verderón común *C. chloris*, con un peso estimado en unos 22 g, pero con unas proporciones corporales muy diferentes. Tenía unas alas más cortas, con una superficie alar un 16 % más pequeña, lo que implica que su carga alar (el peso que las alas soportan en el vuelo) era de alrededor de un 18 % mayor que la de un verderón común. Estos datos, junto a la reducción (≈30 %) en la superficie del ester-



nón (hueso que soporta los músculos principales del vuelo) y a las proporciones de los huesos de sus patas, indican que era un ave que volaba mal, incapaz de realizar grandes vuelos y habitada a vivir muy ligada al suelo, probablemente en el sotobosque de la laurisilva, un bosque denso con una enorme variedad de insectos y semillas de los que se pudo alimentar. Otro hecho que apoya esta hipótesis es que los restos de este animal fueron extraídos de la Cueva del Viento, cuya entrada en el pasado se encontraba próxima a ambientes de este tipo²⁰. Es necesario destacar que, si bien la especie

más próxima al verderón de pico fino parece ser el verderón común, podemos decir que estos últimos han estado ausentes del archipiélago hasta hace pocas décadas, localizándose mayoritariamente en ambientes modificados por el hombre tales como arboledas de especies introducidas o cultivos¹⁴.

Un rasgo anatómico muy destacable del verderón de pico fino es la forma de su pico. Su nombre común se debe a que, si bien sus caracteres osteológicos craneales lo relacionan directamente con los verderones comunes (pájaros con picos potentes de morfología piramidal que se alimentan esencialmente de semillas), en el caso de esta especie, el pico es algo más fino, pero sobre todo más largo, con un aspecto cónico y de morfología prácticamente idéntica al de los pinzones (género *Fringilla*). Esta morfología sugiere que este animal incluía una mayor proporción de insectos en su dieta²⁰ que los verderones comunes.

En sus trabajos, Grant no encontró ningún solapamiento entre las medidas de las variables de los picos de pinzones azules y vulgares, ya que los pinzones azules tienen un pico claramente mayor¹¹. El verderón de pico fino posee un pico de tamaño intermedio entre un pinzón vulgar y un pinzón azul de Tenerife y presenta cierto solapamiento en la altura del pico con el pinzón azul de esta isla²⁰. La altura del pico es un rasgo morfológico directamente relacionado con la fuerza de compresión que las mandíbulas pueden aplicar²¹, así como con la talla y dureza de las semillas que las aves pueden consumir^{2,22}. Esta distribución de tallas en los picos de aves

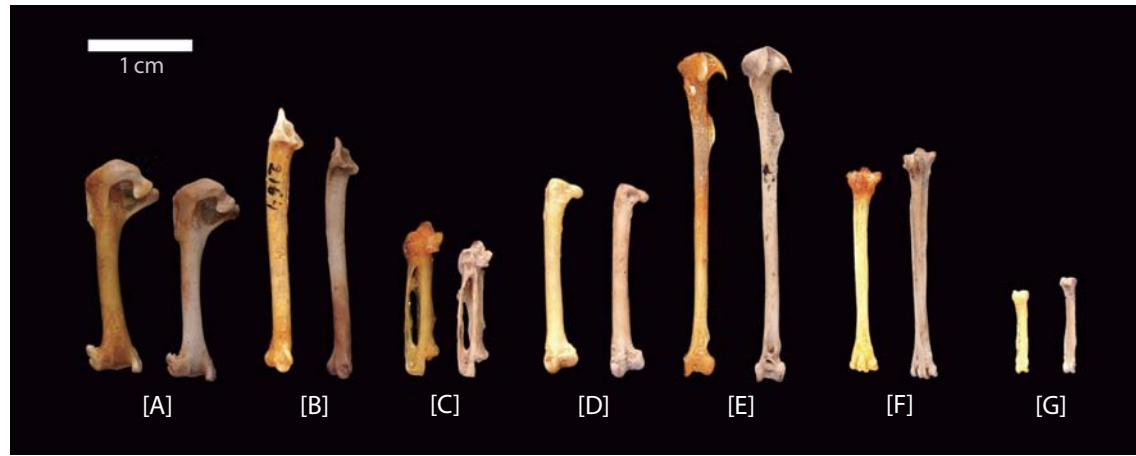
El pinzón vulgar *Fringilla coelebs canariensis* habita en las islas centrales del archipiélago canario (La Gomera, Tenerife y Gran Canaria). Viven principalmente en los bosques de laurisilva y mixtos de estas islas y se alimentan de las abundantes semillas e invertebrados que se encuentran en ellos.

[FOTO: Beneharo Rodríguez]



[FIGURA 3] Reconstrucción del verderón de pico fino *Carduelis aurelioi* (acuarela de A. Bonner). Esta especie está dedicada al profesor Aurelio Martín del Departamento de Zoología de la ULL por sus numerosas e importantes aportaciones al conocimiento y conservación de los vertebrados de Canarias²⁰.

[FIGURA 4]
Huesos de las alas [A-C] y las patas [D-E] del verderón de pico fino (derecha) y el verderón común (izquierda).
[A] Húmero.
[B] Ulna.
[C] Carpometacarpo.
[D] Fémur.
[E] Tibiotarso.
[F] Tarsometatarso.
[G] Falange 1 del dedo I.



que coexisten en los bosques de una isla, con el verderón de pico fino ocupando una posición intermedia, sugiere de inmediato que entre estas aves ha tenido lugar un desplazamiento de caracteres, ya que este fenómeno favorece la coe-

xistencia de especies con morfologías similares reduciendo la competencia entre ellas²³. En este escenario, la especie central — el verderón de pico fino — competiría por los recursos con las otras dos, pero probablemente la competencia

[FIGURA 5]
Cráneos y mandíbulas del verderón común [A], del verderón de pico fino [B] y del verderón de Trias [C]. La mandíbula de esta última especie nunca se ha encontrado.



con el pinzón azul fue mayor debido a la mayor semejanza en la forma y talla de los picos entre estas dos especies.

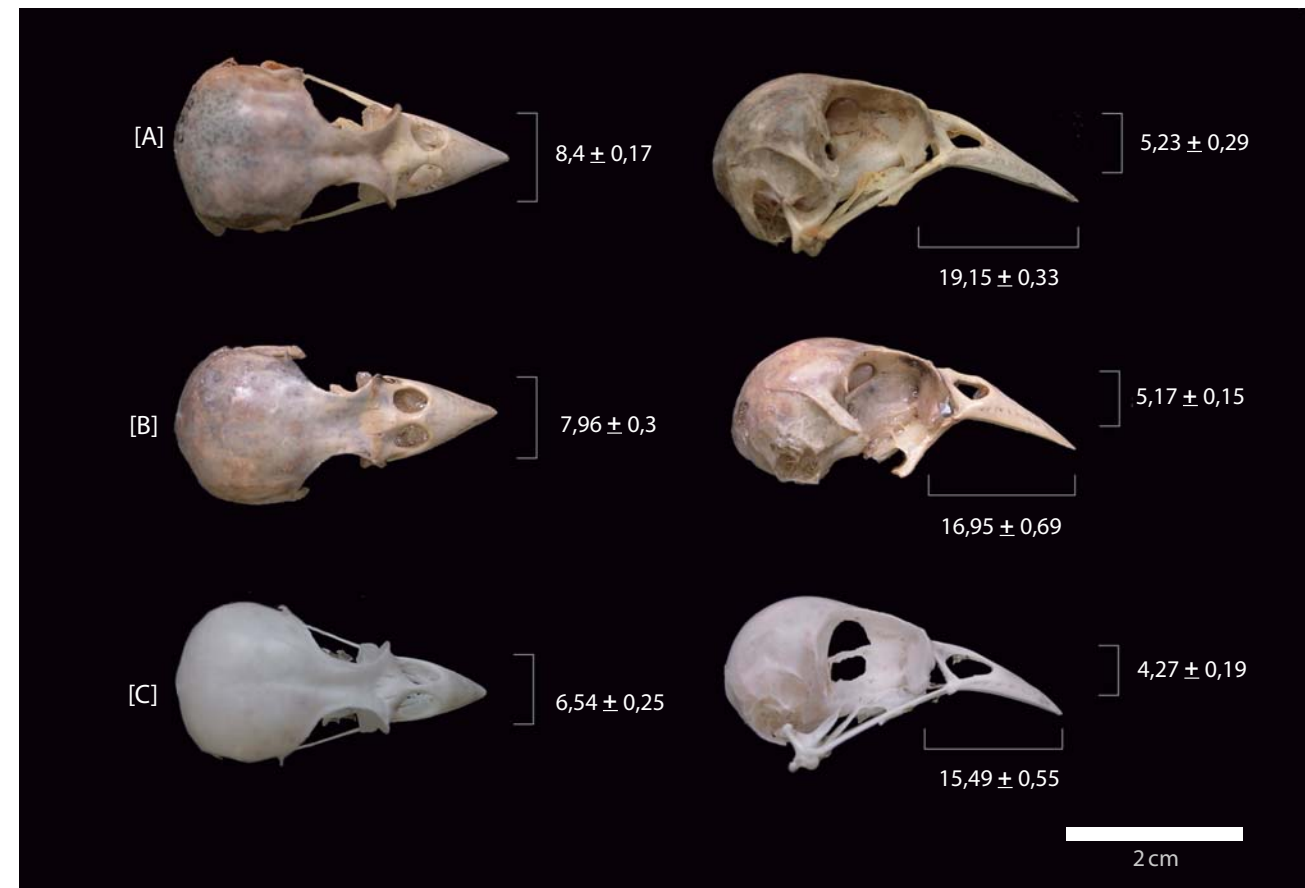
Pero si una de estas tres especies está extinta, ¿cómo podemos estar seguros de que las tres coexistieron? Para contestar a esta nueva cuestión debemos conocer algunos datos de la historia evolutiva de estas aves, como cuándo llegaron a las islas y cuándo se extinguió el verderón de pico fino.

Historia evolutiva de los granívoros forestales de la Macaronesia

Para saber cuándo llegaron estas aves a Canarias, o, mejor dicho, sus ancestros, podemos echar mano de dos fuentes de información muy diferentes: las rocas y los genes.

Si existiera un registro paleontológico completo donde hubiesen quedado registrados los huesos de todos los vertebrados que han colonizado el archipiélago, podríamos usarlo como un archivo donde consultar sus llegadas, pero desgraciadamente no es así. En los archipiélagos volcánicos, como los macaronésicos, la mayoría de los yacimientos es de edad relativamente joven y los más antiguos son mucho más escasos.

Si descartamos esta opción, solo podemos acudir a los genes. Las secuencias de ADN de las especies pueden usarse para calcular el momento en el cual divergieron a partir de un ancestro común. Esto es así porque las moléculas orgánicas (nucleótidos) que forman los genes pueden cambiar —y cambian— con el tiempo, y ese cambio puede ser identificado, cuantifi-



[FIGURA 6]
Dimensiones del pico de los granívoros forestales de Tenerife (media ± error estándar).

[A] Pinzón azul.
[B] Verderón de pico fino.
[C] Pinzón vulgar.

cado e interpretado en forma de años. En animales, la información genética que se usa de manera habitual para estimar los tiempos de separación entre especies o los tiempos de llegada a las islas, es la que reside en el ADN de las mitocondrias (orgánulo citoplasmático implicado en el proceso respiratorio de la célula). En aves, además, se ha puesto de manifiesto que la tasa de cambio o mutación es bastante constante en el ADN mitocondrial. De hecho, de manera general funciona muy bien lo que se conoce como la regla del 2% por millón de años (Ma); es decir, que una diferencia del 2% entre dos especies en los nucleótidos presentes en un determinado gen mitocondrial equivaldría a una separación de un millón de años entre esas dos especies. Dicho de otra manera, un 2% de diferencia entre dos especies significaría que ambas compartieron un antecesor común hace un millón de años y una diferencia del 1% reduciría el

Si existiera un registro paleontológico completo donde hubiesen quedado registrados los huesos de todos los vertebrados que han colonizado el archipiélago, podríamos usarlo como un archivo donde consultar sus llegadas.

tiempo de separación hasta los 500 000 años. También es necesario destacar que se pueden realizar análisis más elaborados y precisos añadiendo, por ejemplo, otros parámetros como el modelo evolutivo (esto es, la manera en que cambian esos nucleótidos) o un rango de variación en la tasa de mutación.

Con esta aproximación hemos podido saber que los ancestros del pinzón azul llegaron a Canarias hace aproximadamente 2 Ma, aunque no pudimos concluir si estos protopinzones azules llegaron desde la península ibérica o desde el norte de África²⁰. Sin embargo, sí podemos ser más precisos con los pinzones vulgares. Combinando los datos de investigaciones anteriores con los nuestros^{20,24,25} hemos podido estimar que los ancestros de los pinzones vulgares macaronésicos colonizaron en primer lugar las islas de Azores hace 1,3 Ma desde, probablemente, la península ibérica. Desde allí, colonizaron Madeira y llegaron finalmente a Canarias, donde sufrieron

un proceso de diferenciación hace aproximadamente 850 000 años. Estas fechas, además, nos ayudan a entender la distribución del pinzón azul, ya que su llegada al archipiélago canario es anterior a la edad de las islas de La Palma y El Hierro; es decir, cuando los ancestros de este ave llegaron a Canarias, estas dos islas no habían emergido todavía, por lo que, claro está, no pudieron ser colonizadas. Así, gracias al uso de marcadores moleculares, hemos podido comprender las razones de la ausencia del pinzón azul en estas dos islas, a pesar de albergar importantes bosques de pino canario²⁰.

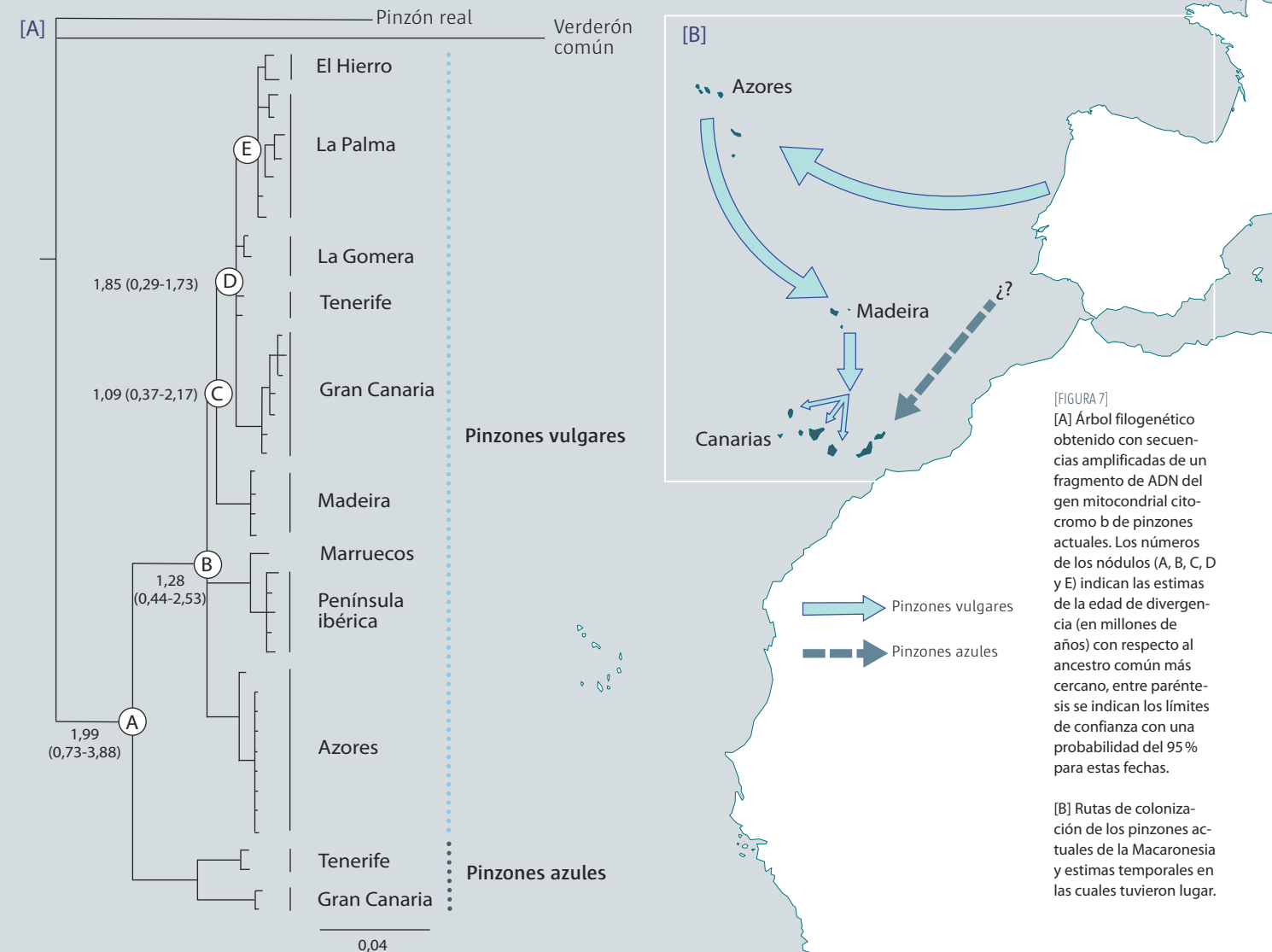
Desafortunadamente, hasta el momento los intentos para extraer ADN de los huesos del

verderón de pico fino han sido infructuosos. Sin embargo, podemos estar seguros de que lleva un tiempo considerable en el archipiélago, ya que se trata de una especie endémica bien diferenciada morfológicamente de sus parientes continentales, al contrario de lo que ocurre con los pinzones vulgares, que son mucho más parecidos a sus parientes continentales y, de hecho, no se consideran especies diferentes, aunque este sería otro apasionante debate.

Por otro lado, podemos aproximarnos a la fecha de extinción del verderón de pico fino. Para ello hemos datado directamente los huesos de uno de sus ejemplares mediante la téc-

Los pinzones vulgares macaronésicos habitan mayoritariamente la laurisilva y los bosques mixtos de Azores, Madeira y Canarias.

[FOTO: José Juan Hernández]



[FIGURA 7] [A] Árbol filogenético obtenido con secuencias amplificadas de un fragmento de ADN del gen mitocondrial citocromo b de pinzones actuales. Los números de los nodos (A, B, C, D y E) indican las estimas de la edad de divergencia (en millones de años) con respecto al ancestro común más cercano, entre paréntesis se indican los límites de confianza con una probabilidad del 95% para estas fechas.

[B] Rutas de colonización de los pinzones actuales de la Macaronesia y estimas temporales en las cuales tuvieron lugar.

gares de Azores, así como la alta variación detectada en esas poblaciones, podía explicarse por la ausencia de competición con especies similares, es decir, por la ausencia de desplazamiento de caracteres²⁰. En ausencia de competición, este gran pico le permite procesar, además del mismo tipo de semillas que consumen sus parientes de los otros archipiélagos, otras más grandes y duras, con lo que amplía su espectro trófico²². Pero esto no es más que una hipótesis que solo podrá ser comprobada cuando se haya explorado paleontológicamente el archipiélago de las Azores.

En resumen, el verderón de pico fino y el verderón de Trías aparecen como piezas clave en un puzzle de bosques, picos e islas para entender la historia evolutiva (incluyendo la evolución morfológica) de las especies actuales de granívoros de Macaronesia. Por otro lado, la ausencia de especies granívoras en el registro fósil de algunas islas como Azores y Gran Canaria puede explicar la morfología de los granívoros forestales actuales de esas islas.

Las interacciones actuales

Es lógico pensar que, si algunas de las aves que participaron en estas antiguas interacciones están hoy día extintas, la morfología de las especies que aún sobreviven podría haber variado la morfología de sus picos tras las extinciones, ya que esta variación morfológica puede ser muy rápida²⁷. Esta cuestión es bastante difícil de resolver si no disponemos de restos fósiles de pinzones vulgares y azules que nos permitan

comparar su morfología antes y después de la extinción de sus competidores, los verderones. A falta de estos fósiles, si suponemos que esta variación de pico podría tener lugar, esperaríamos que los pinzones vulgares de Madeira y los de Canarias —al menos en aquellas islas sin pinzones azules— tuvieran una morfología de pico similar a los de Azores y que, además, los pinzones azules de Gran Canaria y Tenerife tuvieran una talla similar de pico, pero hemos visto que esto no ocurre. La explicación puede encontrarse en una cuestión clave que comentamos al principio del artículo, en las alteraciones que sufren los ecosistemas y que no solo causan la extinción de multitud de especies insulares, sino que además cambian el funcionamiento de los ecosistemas y las relaciones entre las especies que los integran. Una de las alteraciones más drásticas tras la colonización humana de los archipiélagos es la introducción de especies exóticas invasoras. Algunas de estas especies, como los roedores (ratones y ratas), pueden competir de forma importante con los pinzones por semillas²⁸, lo que podría explicar el patrón morfológico observado. []



[FOTO: Guillermo López]

[Moraleja]

Estas interacciones de las que hemos hablado—entre especies actuales y extintas y cuyo eco aún reverbera en la morfología de las actuales— suponen un replanteamiento de la historia evolutiva y biogeografía de los pájaros granívoros forestales

de Macaronesia, donde las especies extintas, y olvidadas hasta ahora, constituyen piezas clave para comprender la morfología y la variación de las actuales. Quién sabe, quizá en otros archipiélagos futuros estudios de especies competi-

doras extintas puedan contribuir a entender, como en la Macaronesia, la morfología y la historia evolutiva de las que aún sobreviven en las castigadas y amenazadas faunas insulares de todo el mundo.

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de los contenidos de este artículo se basa en la publicación²⁰ parcialmente financiada por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (proyecto CGL2007-62047/BTE). Juan Carlos Illera disfruta de un contrato posdoctoral Ramón y Cajal en la Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UO-CSIC-PA). Los autores agradecen las aportaciones de Nicolás Martín y David Pérez al manuscrito original, así como a Domingo Trujillo, Rubén Barone, José Juan Hernández, Guillermo López Zamora y Nicolás Martín sus fotos.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 LOSOS, JB: *Lizards in an Evolutionary Tree. Ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press, 2011.
- 2 GRANT, PR y BR GRANT: *How and why species multiply: The radiation of Darwin's finches*. Princeton University Press, 2011.
- 3 PRATT, HD: *Hawaiian honeycreepers*. Oxford University Press, 2005.
- 4 HUME, JP y M WALTERS: *Extinct birds*. Bloomsbury Academic, 2012.
- 5 TURVEY, ST (ed.): *Holocene extinctions*. Oxford University Press, 2009.
- 6 STEADMAN, DW: *Extinction and biogeography of tropical Pacific Birds*. University of Chicago Press, 2006.
- 7 BURNEY, DA y TF FLANNERY: «Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact». *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, vol. 20, n.º 7, pp. 395-401.
- 8 WORTHY, TH y RH HOLDAWAY: *Prehistoric life of New Zealand. The lost world of the Moa*. Indiana University Press, 2002.
- 9 ILLERA, JC; JC RANDO; DS RICHARDSON y BC EMERSON: «Age, origin and extinctions of the avifauna of Macaronesia: a synthesis of phylogenetic and fossil information». *Quaternary Science Reviews*, 2012, vol. 50, pp. 14-22.
- 10 DARWIN, C: *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Alianza Editorial, 2009.
- 11 GRANT, P: «Evolution of the chaffinch, *Fringilla coelebs*, on the Atlantic Islands». *Biological Journal of the Linnean Society*, 1979, vol. 11, n.º 4, pp. 301-332.
- 12 WEINER, J: *El pico del pinzón: una historia de la evolución en nuestros días*. Galaxia Gutenberg, 2002.
- 13 BROWN, JH y EO WILSON: «Character displacement». *Systematic Zoology*, 1956, vol. 5, n.º 2, pp. 49-64.
- 14 MARTÍN, A y JA LORENZO: *Aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus Editor, 2001.
- 15 DENNISON, MD y AJ BAKER: «Morphometric variability in continental and Atlantic Islands populations of chaffinches (*Fringilla coelebs*)». *Evolution*, 1991, vol. 45, n.º 1, pp. 29-39.
- 16 GRANT, P y A ARBOR: «Colonization of Atlantic Islands by chaffinches (*Fringilla spp.*)». *Bonner Zoologische Beiträge*, 1980, vol. 31, n.º 3-4, pp. 311-318.
- 17 PIEPER, H: «The fossil land birds of Madeira and Porto Santo». *Bocagiana*, 1985, n.º 88, pp. 1-6.
- 18 JAUME, D; M MCMINN y JA ALCOVER: «Fossil bird from the Bujero del Silo, La Gomera (Canary Islands), with a description of a new species of Quail (Galliformes: Phasianidae)». *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 1993, vol. 2, pp. 147-165.
- 19 ALCOVER, JA y F FLORIT: «Una nueva especie de Carduelis (*Fringillidae*) de La Palma». *Vieraea*, 1987, n.º 17, pp. 75-86.
- 20 RANDO, JC; JA ALCOVER y JC ILLERA: «Disentangling ancient interactions: A new extinct passerine provides insights on character displacement among extinct and extant island finches». *PLoS ONE*, 2010, vol. 5, n.º 9, e12956.
- 21 BOCK, WJ: «An approach to the functional analysis of bill shape». *The Auk*, 1966, vol. 83, n.º 1, pp. 10-51.
- 22 DÍAZ, M: «Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability, and ecological plasticity». *Oecologia*, 1994, vol. 99, n.º 1, pp. 1-6.
- 23 SCHLUTER, D: *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, 2000.
- 24 MARSHALL, HD y AJ BAKER: «Colonization history of Atlantic island common chaffinches (*Fringilla coelebs*) revealed by mitochondrial DNA». *Molecular Phyloge-*



netic and Evolution, 1999, vol. 11, n.º 2, pp. 201-212.

- 25 SUÁREZ, NM; E BETANCOR; TE KLASSERT y otros: «Phylogeography and genetic structure of the Canarian common chaffinch (*Fringilla coelebs*) inferred with mtDNA and microsatellite loci». *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 2009, vol. 53, n.º 2, pp. 556-564.
- 26 RANDO, JC; JA ALCOVER; JF NAVARRO y otros: «Poniendo fechas a una catástrofe: ¹⁴C, cronologías y causas de la extinción de vertebrados en Canarias». *El Indiferente*, 2011, n.º 21, pp. 6-15.
- 27 GRANT, PR y BR GRANT: «Evolution of character displacement in Darwin's Finches». *Science*, 2006, vol. 313, n.º 5784, pp. 224-226.
- 28 SCHLUTER, D: «Character displacement and the adaptive divergence of finches on islands and continents». *The American Naturalist*, 1988, vol. 131, n.º 6, pp. 799-824.

LOS AUTORES

Tanto **Josep Antoni Alcover** (jaalcover@imedea.uib-csic.es) como **Juan Carlos Rando** (canariomys@yahoo.es) estudian esencialmente faunas insulares extintas. Actualmente trabajan en el registro paleontológico de vertebrados de Macaronesia tratando de entender la diversidad original de estos archipiélagos, las causas y cronologías de sus extinciones, así como los patrones que rigen la actual pérdida de diversidad biológica en las islas. **Juan Carlos Illera** (illerajuan@uniovi.es) está interesado en comprender los mecanismos que actúan en la diferenciación de las poblaciones de aves (actuales y extintas) en los archipiélagos atlánticos de la región macaronésica.

CITA RECOMENDADA

RANDO, JC; JA ALCOVER y JC ILLERA: «Los pájaros olvidados. Los granívoros extintos de Macaronesia». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 100-113.



[RESULTADOS OBTENIDOS POR EL PROYECTO LIFE+ INAGUA]

IMPACTO DE LAS CABRAS ASILVESTRADAS

Impacts of feral goats. Results of the LIFE+ Inagua project

During the project LIFE+ Inagua there were performed impact analysis, behavior and methods of control of feral goats present in the integral nature reserve of Inagua. These animals are the greatest threat to biodiversity in this important stronghold of biodiversity of the island of Gran Canaria. Data obtained in this project have established procedures for the control of feral goats in the southwestern area of the island, an area characterized by a high concentration of unique species and in critical condition, and a rugged terrain that complicates control tasks.

GUSTAVO VIERA RUIZ, MARTA MARTÍNEZ PÉREZ Y JOSÉ NARANJO SUÁREZ

Fotografía:
PROYECTO LIFE+ INAGUA

LIFE+ Inagua: un ejemplo de estudio y control de las cabras asilvestradas en Gran Canaria

La Reserva Natural Integral de Inagua, figura de protección que engloba los pinares de Inagua, Ojeda y Pajonales, constituye una de las masas forestales más importantes de Gran Canaria, y es uno de los pinares secos más representativos y mejor conservados del

archipiélago canario. Dicho espacio atesora una importante biodiversidad y especies singulares, algunas únicas en el mundo, como la jarilla de Inagua *Helianthemum inaguae* o el pinzón azul de Gran Canaria *Fringilla polatzeki*.

La reserva ocupa una superficie de más de 3800 ha del suroeste de la isla de Gran Canaria, y posee una orografía muy accidentada. Por su posición en la isla, cuenta con una climatología variable, ya que la zona de barlovento se ve afectada por la influencia de los vientos alisios, mientras que la zona de sotavento es más árida porque queda aislada de estos vientos húmedos. La pluviometría varía según la orientación y la altitud (la reserva está entre 800 m y 1500 m de altitud), con una media de entre 150 y 400 litros por metro cuadrado al año.

Este importante espacio natural protegido de Gran Canaria no ha sido ajeno a la introduc-

ción de especies invasoras, y las cabras asilvestradas *Capra hircus* son el impacto más importante que existe hoy en día. Dichos animales son la principal causa de regresión y aislamiento de las poblaciones de flora amenazada presente en el espacio, así como de la degradación del hábitat.

En julio del año 2007 se inició en esta reserva el mayor incendio forestal conocido en la isla de Gran Canaria, que afectó a más de 18 000 hectáreas de las cumbres y medianías del sur de la isla. La violencia y la duración del incendio en la reserva afectaron de forma significativa a numerosas especies, haciendo disminuir, por ejemplo, a la ya escasa población de pinzón azul de Gran Canaria hasta un 50% de los efectivos con que contaba antes del incendio. Asimismo, dicho suceso modificó la estructura del hábitat (p. ej., el desarrollo del sotobosque) hecho que, unido a la presencia de cabras asilvestradas en el espacio, hicieron que se aceleraran los procesos de erosión, la pérdida de biodiversidad, la disminución de la productividad...

Ante la preocupante situación de las especies amenazadas, alguna de ellas en peligro de extinción después del incendio, el Gobierno de Canarias, GESPLAN, S. A., y el Cabildo de Gran Canaria desarrollaron los procedimientos necesarios para salvaguardar y recuperar los recursos naturales afectados. En este sentido, postularon el proyecto *Restauración de pinares endémicos afectados por incendios forestales y recuperación de su flora y fauna* a la primera convocatoria del programa europeo LIFE+ 2007-2013, aprobado por la Comisión Europea durante el año 2008 para desarrollarlo durante cuatro años. Se realizó una inversión total de 1169369€, de los cuales 584685€ fueron aportados por fondos europeos LIFE+.

Una de las acciones más importantes del proyecto fue el estudio de la población de ganado guanil en la reserva, con la monitorización

de su comportamiento, el análisis de su impacto y la puesta en marcha de medidas de control. En el presente artículo presentamos los principales resultados obtenidos.

La reserva ocupa una superficie de más de 3800 hectáreas del suroeste de la isla de Gran Canaria, y posee una orografía muy accidentada.

Especies exóticas invasoras en Canarias

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) define como especie

exótica invasora aquellos animales, plantas u otros organismos introducidos por el hombre en las áreas fuera de su área de distribución natural, donde se establecen y se dispersan, provocando un impacto negativo en el ecosistema y especies locales.

En las islas oceánicas el problema de las especies invasoras se agrava aún más, y es una de las causas más importantes de extinción y regresión de la flora y la fauna amenazadas. Estos ecosistemas insulares, que han evolucionado en ausencia de determinados taxones, están considerados como puntos calientes de biodiversidad a nivel mundial. La región macaronésica (archipiélagos de Azores, Madeira, Islas Salvajes, Canarias y Cabo Verde) se encuentran dentro de estas regiones de altísima biodiversidad¹. De entre estos archipiélagos, si hablamos de especies de flora, el canario ocupa una posición destacada con un número muy elevado de taxones endémicos tanto en lo regional como en lo insular y lo local. Asimismo, Canarias cuenta con una destacada di-

En las islas oceánicas, el problema de las especies invasoras se agrava aún más, y es una de las causas más importantes de extinción y regresión de la flora y la fauna amenazadas.

versidad de hábitats, fruto de sus características climáticas, territoriales, de su antigüedad y de su posición con respecto a los continentes europeo y africano.

La riqueza natural canaria se ha visto seriamente perjudicada por las actividades huma-

Acrostira tamarani. La Reserva Natural Integral de Inagua posee una alta concentración de especies exclusivas de la isla de Gran Canaria. Este ortóptero áptero fue muy afectado por el incendio del año 2007, pero durante el proyecto se observó su progresiva recuperación.





La reserva posee una diversidad paisajística y de hábitats que le han valido para ser merecedora de la categoría de zona núcleo en la Reserva de la Biosfera de Gran Canaria.

nas tanto antes como después de la conquista española. La alteración de los ecosistemas por roturación de tierras, los incendios forestales para la apertura de tierras de cultivo, el aprovechamiento de los recursos naturales y la introducción de especies invasoras (principalmente cabras, gatos, conejos y ratas)², han sido las principales causas de la degradación del territorio.

Dentro de estas especies invasoras, cabe destacar la afección que causan los herbívoros, identificados como la causa más importante de regresión de los principales taxones endémicos de Canarias, con una incidencia valorada en un 38% de los casos en flora amenazada³. En Gran Canaria destacan los efectos de las cabras asilvestradas en la región suroccidental de la isla, donde, debido a escapes accidentales o liberaciones intencionadas, se ha asentado una importante población⁴.

Las cabras asilvestradas se han adaptado fácilmente a los territorios insulares de todo el mundo, sobreviviendo y desarrollando poblaciones en diferentes ambientes, tanto semidesérticos como húmedos⁵. Este hecho ha alcanzado tal dimensión que la UICN^{6,7} la ha declarado como una de las cien especies exóticas invasoras más dañinas del mundo, y es una de las principales causas de degradación y extinción de especies en ámbitos insulares.

El impacto del ganado guanil en la Reserva Natural Integral de Inagua

La presencia y los efectos del ganado guanil en la Reserva Natural Integral de Inagua han sido identificados en diferentes ocasiones^{8,9,10}, como en el *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculosa Amenazada de España* o en el plan director de la reserva (BOC n.º 112, de 11 de junio del 2004). Así, se ha puesto un énfasis especial en la flora amenazada, en concreto en especies de gran interés como son la jarilla de Inagua *Helianthemum inaguae*, la jarilla peluda *Helianthemum bystropogophyllum*, la crestagallo de pinar *Isoplexis isabelliana*, el algafitón de La Aldea *Dendriopoterium pulidoi*, la siempreviva azul *Limonium sventenii*, la gildana de Risco Blanco *Teline rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia*, la fistulera de Gran Canaria *Scrophularia calliantha*, la salviablanca de Ayaguales *Sideritis sventenii*, la corderisco de La Aldea *Crambe scoparia* y la siempreviva de Inagua *Limonium vigaroense*. Por otro lado, se detec-

taba un impacto sobre el hábitat, en concreto el que produce el pisoteo en la regeneración vegetal, la aceleración de procesos de erosión, la regresión del sotobosque, etc. Estos hechos se han agravado después del incendio del 2007, ya que el fuego afectó de forma significativa a casi la totalidad del espacio natural protegido y prácticamente provocó la desaparición del sotobosque y de los adultos de las poblaciones de especies amenazadas.

Sin lugar a dudas, el caso de la jarilla de Inagua refleja perfectamente el impacto real

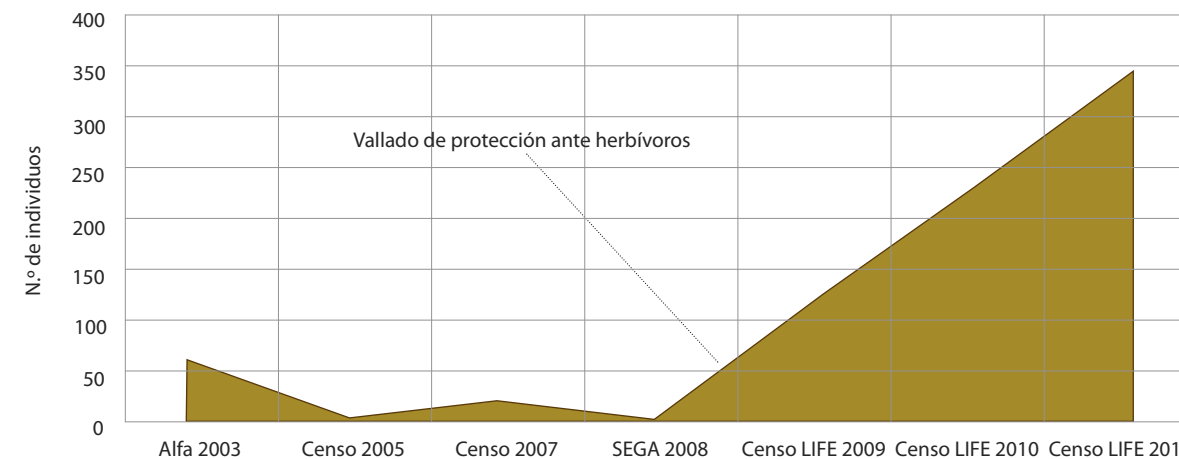
de los herbívoros introducidos en el estado de conservación de la flora endémica de Canarias. Dicha especie se encontraba en estado crítico de extinción, pues contaba con una sola población conocida de apenas una docena de individuos. Con la colocación de una valledo de cerramiento en el andén donde se encuentra (de forma que se evitara la entrada de cabras asilvestradas a la zona) se consiguió multiplicar de manera exponencial la población, tal y como se refleja en la figura 1.

Poblaciones de cabras asilvestradas y su gestión dentro del proyecto LIFE+ Inagua

Una de las acciones más destacadas del proyecto LIFE+ Inagua fue el estudio, la monitorización y el control de las cabras asilvestradas presentes en la Reserva Natural Integral de Inagua. A continuación presentamos los resultados más relevantes.

Efectos sobre el hábitat

Para calibrar el efecto de los herbívoros asilvestrados se realizó un análisis sobre parcelas de exclusión y control, para lo que se colocaron 10



[FIGURA 1] Evolución de la población de la jarilla de Inagua *Helianthemum inaguae* después de aislarla de las cabras asilvestradas.

La jarilla de Inagua *Helianthemum inaguae* es un taxón exclusivo de la isla de Gran Canaria y se encontraba al borde de la extinción al inicio del proyecto LIFE+ Inagua. Las medidas de aislamiento de la presión de las cabras asilvestradas han permitido aumentar de forma exponencial de su población, evitando así la pérdida de este importante endemismo insular.



parcelas valladas (donde se impide el acceso tanto de cabras como de conejos) y otras 10 parcelas control sin vallar. Así se pudo realizar un seguimiento de la evolución del hábitat en ausencia y en presencia de herbívoros alóctonos (cabras y conejos). Para la colocación de los vallados se escogieron 10 zonas de la reserva situadas entre los 927 m y los 1371 m de altitud. Las vallas fueron construidas con tela metálica de una luz de malla lo suficientemente pequeña como para impedir el paso a los gazapos, con una altura de unos 1,5 m y enterradas entre 0,5 m y 1 m bajo la superficie.

En el caso de los procesos de evolución del hábitat hay que resaltar que estos son difícilmente evaluables en un periodo corto, y siempre y cuando no se actúe, como, por ejemplo, realizando siembras. En este caso se ha realizado un seguimiento de la evolución tomando

como datos significativos la regeneración del pino canario, además de la riqueza y la cobertura de las especies arbustivas y herbáceas.

Las parcelas se instalaron a finales del año 2009 y se comenzaron a tomar datos en el año 2010. Sin embargo, los datos de ese año no pudieron utilizarse por una modificación en la metodología de la toma de datos que permitiera compararlos y utilizarlos con otros datos obtenidos en otras parcelas de la reserva. A partir del año 2011, se inició una toma de datos que puede compararse y estudiarse a lo largo del tiempo.

Asimismo, debe tenerse en cuenta que en el año 2012 hubo una importante sequía que podía afectar a los análisis; aun así, solo provocó una interferencia en los resultados totales obtenidos en las parcelas en cuanto a riqueza y cobertura (figuras 2 y 3), hecho esperado por la falta de precipitaciones.

Sin embargo, este evento externo no supuso que se pudiera constatar una diferencia entre las parcelas valladas y control. Concretamente, de los análisis se desprende (figura 4) que existen una riqueza y una cobertura mayores en las parcelas valladas donde los herbívoros alóctonos no actúan, constatándose así su efecto negativo sobre el hábitat. No obstante, estos análisis deben continuarse en el tiempo para analizar la evolución del hábitat en un periodo mayor.

Tamaño de la población y comportamiento

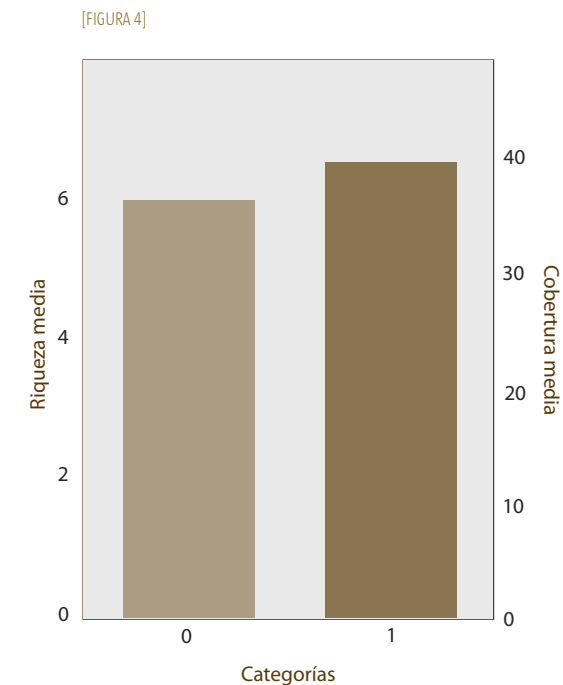
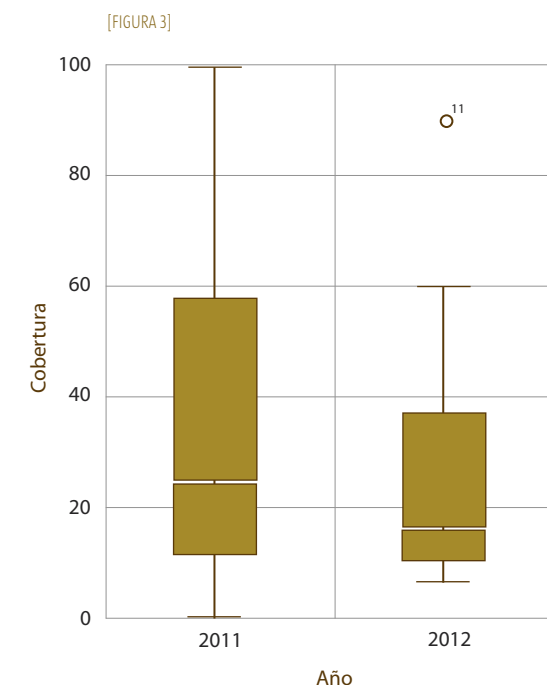
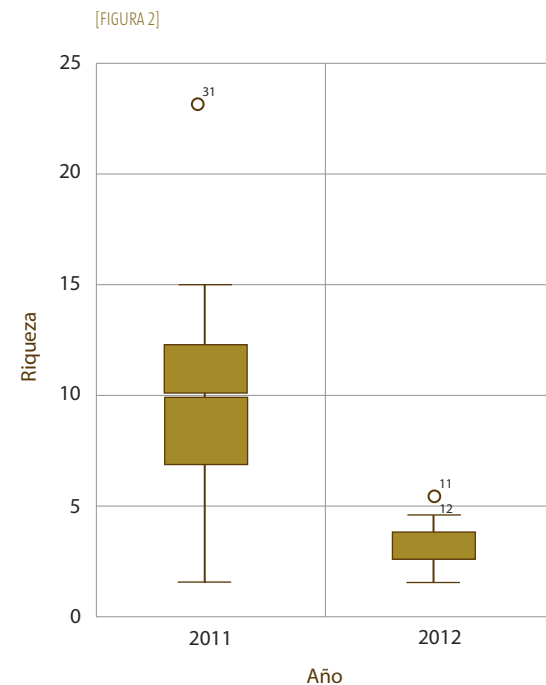
Conocer el tamaño aproximado de la población de cabras asilvestradas presentes en la reserva y su comportamiento nos daría una información muy valiosa para proceder a las capturas. Dichos análisis se han ejecutado a través del método de transectos lineales¹¹. Se seleccionaron diferentes senderos existentes en el área de estudio, así como transectos campo a través en aquellas zonas donde no existían senderos transitables. Esta elección se tomó desde la hipótesis de un muestreo estratificado, ya que se intuía que la distribución de los animales no era homogénea. Después de los análisis realizados se pudo constatar una población estimada de 189 cabras asilvestradas presentes en esta área.

Para el estudio del comportamiento de las cabras asilvestradas en la reserva, se equiparon cuatro cabras con collares de seguimiento (sistema GPS-GSM-GPRS). Dicho material incorporó las últimas novedades en radioseguimiento de fauna salvaje, lo que nos permitía hacer un seguimiento remoto cada 15 minutos y así conocer el área de campeo de estos animales. Los collares, compuestos de un sistema GPS que emitía sus datos a través de una tarjeta móvil mediante tecnología GSM-GPRS, conseguían un seguimiento minucioso con un esfuerzo mínimo

de trabajo de campo. Además, contaban con una placa solar que permitía alimentar la batería del sistema y aumentar su duración.

Los datos obtenidos indican que los animales presentes en la zona de los andenes de Tasarte parecen no moverse más allá, haciendo recorridos entre estos andenes y los del Viso. Sin embargo, existen animales que realizan amplios movimientos por toda la reserva, con predilección por las áreas altas y la zona de barlovento. Igualmente, se detectaron movimientos fuera de la reserva que ponen en contacto grupos de animales de diferentes áreas, como es el caso de Mesa del Junquillo y el barranco de Siberio. Hasta entonces no se poseían datos de la existencia de movimiento entre las diferentes ZEC del área suroccidental de la isla.

Para marcar a los animales se practicaron capturas intensivas mediante apañadas (capturas controladas de cabras) en diferentes zonas (Solapón de la Carnicería, próximo a la Presa de la Cueva de las Niñas, y Las Tederas, zona cercana a los andenes de Tasarte). De los animales capturados, se eligieron cuatro, que fueron marcados y liberados nuevamente en las zonas de captura. Concretamente, se marcaron dos machos, uno adulto de edad avanzada y otro joven, y dos hembras, una de edad avanzada y otra joven. Esta elección se basó en una posible diferenciación en el comportamiento de los animales según el sexo o la edad. No obs-



[FIGURA 2] Efecto de la sequía del año 2012 en la riqueza total de las parcelas.

[FIGURA 3] Efecto de la sequía del año 2012 en la cobertura total de las parcelas.

[FIGURA 4] Diferencias de la riqueza y cobertura total según la categoría de la parcela, siendo 0 las parcelas control y 1 las parcelas valladas.

Las cabras asilvestradas son la mayor amenaza para la recuperación del hábitat en esta reserva de la zona suroccidental de Gran Canaria. Inciden especialmente sobre la flora amenazada, por lo que resulta decisivo su control para evitar el riesgo de extinción de muchos de estos taxones exclusivos de la isla.

tante, durante el seguimiento no se observó diferencia en el comportamiento por dichos criterios. Como conclusión, se ponen de manifiesto dos cuestiones de gran interés para la conservación y la gestión de esta especie exótica invasora:

1. Se confirma la incidencia continuada en áreas reducidas donde existe una importante concentración de endemismos amenazados, sobre los que ejerce una gran presión.
2. Se detectan movimientos entre los diferentes espacios naturales de la zona suroccidental de la isla de Gran Canaria, lo que

confirma la interacción entre las diferentes poblaciones de esta especie exótica invasora, hecho relevante para abordar de forma global este problema en el futuro.

Control de la población de cabras asilvestradas

Una de las acciones más importantes del proyecto LIFE+ Inagua ha sido la puesta en marcha de medidas de control de las cabras asilvestradas presentes en la Reserva Natural Integral de Inagua. En el desarrollo de esta acción se han probado diferentes metodologías con el fin de establecer la más eficiente y viable para territo-



rios con una morfología tan accidentada. A continuación, detallamos cada una de las metodologías empleadas y los resultados obtenidos.

Capturas pasivas

Estas capturas se realizaron, por un lado, con trampas que consistían en ubicar hembras en cuevas o semicuevas naturales para atraer machos, de tal forma que pudieran entrar pero que impidieran luego su salida. Después de un año de funcionamiento de estas trampas, solo se pudo capturar un individuo, con lo que se demostró que este tipo de metodología no era válida. Por otro lado, se utilizaron lazos colocados en zonas de paso donde también se ubicaron piedras de sal para atraer a los animales y así aumentar las probabilidades de captura. Este método, al igual que el anterior, resultó ser poco eficaz por lo que tampoco es aconsejable.

Capturas intensivas: apañadas

Durante la vida del proyecto LIFE+ Inagua se ha realizado un importante esfuerzo en la captura intensiva mediante métodos tradicionales denominados apañadas¹². Dicho método consiste en atrapar a los animales llevándolos a puntos donde no se puedan mover, para después capturarlos y retirarlos del lugar. Esto se consigue utilizando perros adiestrados que persiguen y dirigen a las cabras a dichos puntos, evitando que escapen. Para ello se disponía de un mínimo de tres personas especializadas en esta técnica y cuatro perros adiestrados.

Una vez se conseguía acorralar el animal, las personas encargadas de la apañada lo ama-

rraban con la ayuda de una cuerda y lo conducían a la pista más próxima para retirarlo de la reserva y proceder a su posterior gestión. Durante este proceso se detectó que se generaban momentos de riesgos para las personas, ya que tenían que retirar animales vivos muy nerviosos que, con los frecuentes tirones para intentar liberarse, las desestabilizaban mientras caminaban hacia la pista. En la mayor parte de las ocasiones, se trataba de lugares con grandes pendientes, superficies resbaladizas y un alto riesgo de caída al vacío, por lo que ha de tenerse en cuenta que esta metodología conlleva un alto riesgo de accidente grave para quienes lo realicen, por lo menos en territorios con una orografía muy accidentada.

Con este método se capturó un total de 47 animales en 20 jornadas, obteniendo una media de 2 a 3 cabras por apañada.

Capturas intensivas: abatidas

Por último, se han utilizado métodos de captura intensiva mediante abatidas. Para ello se contó con la colaboración del equipo de control de fauna silvestre de la Junta de Andalucía, especializado en este tipo de metodología.

Las abatidas se realizaron durante dos campañas, de cuatro días consecutivos en cada una de ellas, una en primavera y otra en otoño. El equipo estaba formado por cuatro tiradores, asistidos por técnicos conocedores del terreno, además del apoyo de personal especializado que junto con perros entrenados desplazaban a los animales hacia las zonas estratégicas para su posterior captura.

Durante estas tareas se capturó un total de 71 animales, lo que resaltó la eficacia de esta metodología. No obstante, hay que manifestar

Foto superior izquierda: Lazos de captura pasiva de cabras asilvestradas. Durante el proyecto LIFE+ Inagua se pusieron en práctica diferentes metodologías de captura tanto activas (apañadas y abatidas) como pasivas (lazos de captura y trampas). Las abatidas fueron la metodología más eficaz en el control de esta especie exótica.

Foto superior derecha: Durante una apañada, los perros adiestrados son clave para detectar y acorralar a las cabras asilvestradas para su posterior captura y retirada del medio natural.





Los pinares de Inagua, Ojeda y Pajonales son una de las mejores representaciones de pinar seco de las islas Canarias, y cuentan con núcleos poco transformados a lo largo de la historia.

[ÚLTIMA FOTO: Ana Portero]

Conclusiones

En el desarrollo del proyecto LIFE+ Inagua se ha podido constatar el impacto que genera el ganado guanil sobre la flora amenazada, por lo que resulta imprescindible su eliminación para mejorar el estado de conservación de dichas especies únicas de la isla de Gran Canaria. Asimismo, se confirmó la interferencia de estos animales en la recuperación del hábitat, con lo que es necesario un seguimiento más prolongado en el tiempo para poder analizar con detalle este impacto.

En el marco exclusivo de la flora amenazada, se pudo constatar la importancia del impacto de las cabras asilvestradas en su estado de conservación, siendo la jarilla de Inagua el caso más evidente, donde la exclusión de la presencia del ganado guanil multiplicó de forma inmediata el número de individuos.

En referencia al comportamiento de las cabras asilvestradas, se observó la gran movilidad de los animales, a excepción de los grupos existentes en la zona conocida como los andenes

de Tasarte. Dichos movimientos se concentraron en las cresterías de las montañas de la reserva, así como a través de los barrancos existentes que permiten una conectividad con zonas próximas. Por ello, es muy probable que exista un intercambio de animales entre las diferentes zonas protegidas de la zona suroccidental de la isla de Gran Canaria. Este dato refleja la necesidad de realizar un enfoque global de este impacto en toda esta zona suroccidental de la isla, para así aplicar unas políticas de gestión sostenible que lo minimicen.

En cuanto a los métodos de control del ganado guanil en zonas de difícil acceso, como es el caso de la Reserva Natural Integral de Inagua, se detectó que el más eficaz es la captura intensiva mediante abatidas, tanto por el grado de eficacia como por la minimización de riesgos. En este sentido, hay que tener en cuenta que en el desarrollo de apañadas se asume un riesgo elevado de accidentes por caídas para el personal que las realice.

Por último, se detectó la necesidad de organizar las acciones de control intensivo en semanas con luna nueva, ya que en el resto de periodos se observó una menor actividad diaria de los animales, probablemente por sus acciones nocturnas para aprovechar la claridad durante esas noches. Las semanas que coincidían con luna llena se hacía difícil detectar a los animales durante el día, pero se los escuchaba durante las noches (este hecho también fue confirmado con la actividad de los animales marcados a través de radioseguimiento). []

AGRADECIMIENTOS

Muchas son las personas, instituciones, organizaciones y empresas a quienes debemos agradecer por el apoyo o la labor en el desarrollo de las tareas del proyecto. En primer lugar, a las instituciones que apostaron por esta iniciativa y que aportaron los fondos económicos para su desarrollo: la Comisión Europea, el Gobierno de Canarias, el Cabildo de Gran Canaria y GESPLAN, S. A.

Quisiéramos resaltar la labor que tuvieron de forma especial la Dirección General de Protección de la Naturaleza del Gobierno de Canarias, el Servicio de Medio Ambiente del Cabildo de Gran Canaria, el Jardín Botánico Viera y Clavijo y el área de Gestión Ambiental de GESPLAN, S. A.

Asimismo, queremos agradecer la labor de asesoramiento y colaboración de diferentes departamentos de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y de los ayuntamientos de Tejeda, Mogán y La Aldea de San Nicolás. Fundamental fue la colaboración de las personas vinculadas a la Reserva Natural Integral de Inagua y muy especialmente la de la familia Navarro, cuyo conocimiento sobre las cabras asilvestradas y gran destreza en las apañas nos fueron de gran utilidad.

Por último, queremos expresar nuestro más sincero agradecimiento a todos aquellos que, de una manera u otra, han hecho posible que este trabajo y los realizados hasta el momento hayan visto la luz.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 MYERS, N; RA MITTERMEIER; CG MITTERMEIER y otros: «Biodiversity hotspots for conservation priorities». *Nature*, 2000, vol. 403, n.º 6772, pp. 853-858.
- 2 AGUIRRE MUÑOZ, A; R MENDOZA ALFARO y otros: «Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía», en Conabio: *Capital natural de México*, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2009, pp. 277-318.
- 3 MARTÍN, JL; M ARECHAULETA; PAV BORGES y BF FARIA (eds.): *Top 100. Las cien especies amenazadas prioritarias de gestión en la*

región europea biogeográfica de la Macaronesia. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, 2008.

- 4 FORSYTH, DM; JP PARKES; AP WOOLNOUGH y otros: «Environmental and economic factors determine the number of feral goats commercially harvested in Western Australia». *Journal of Applied Ecology*, 2009, vol. 46, n.º 1, pp. 101-109.
- 5 GARZÓN-MACHADO, V; JM GONZÁLEZ-MANCEBO; A PALOMARES-MARTÍNEZ y otros: «Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest». *Biological Conservation*, 2010, vol. 143, n.º 11, pp. 2685-2694.
- 6 LOWE, S; M BROWNE; S BOUDJELAS y M DE PORTER: *100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database*. Publicado por el Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEEI), un grupo especialista de la Comisión de Supervivencia de Especies (CSE) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), 2004.
- 7 UNIÓN INTERNACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA: *The IUCN Red List of Threatened Species™*, versión 2013-1.
- 8 MORENO, JC (coord.): *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, 2008.
- 9 DIRECCIÓN GENERAL DE ORDENACIÓN DEL TERRITORIO: *Plan Director Reserva Natural Integral de Inagua*. Comisión de Ordenación del Territorio y Medio Ambiente de Canarias, 2004.
- 10 NOGALES, M; M MARRERO y EH HERNÁNDEZ: «Efectos de las cabras cimarronas (*Capra hircus* L.) en la flora endémica de los pinares de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria)». *Botánica Macaronésica*, 1992, n.º 19-20, pp. 79-86.
- 11 TELLERÍA, JL: *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raíces, 1986.
- 12 LAVOIE, C; J DONLAN; K CAMPBELL y otros: «Geographic tools for eradication programs of insular non-native mammals». *Biological Invasions*, 2007, 9, pp. 139-148.
- 13 Decreto 151/2001 (BOC), de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias.

14 Ley 4/2010 (BOC), de 4 de junio, del Catálogo Canario de Especies Protegidas.

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

LOS AUTORES

Gustavo Viera (gvierui@gesplan.es) trabajó como jefe de proyecto del LIFE+ Inagua y actualmente lo es del LIFE+ Guguy y LIFE+ Rábiche. Su área de trabajo se centra en la dirección y redacción de proyectos.

Marta Martínez (mmarper@gesplan.es) trabaja como técnica del proyecto LIFE+ Guguy y en su momento del LIFE+ Inagua. Su área de trabajo se centra en la gestión de proyectos.

José Naranjo (jnaranjo@grancanaria.com) trabaja como técnico en el Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Unidad Asociada CSIC, Cabildo de Gran Canaria. Su área de trabajo se centra en los planes de recuperación de flora amenazada y fue coordinador del proyecto LIFE+ Inagua.

CITA RECOMENDADA

VIERA RUIZ, G; M MARTÍNEZ PÉREZ y J NARANJO SUÁREZ: «Impacto de las cabras asilvestradas. Resultados obtenidos por el proyecto LIFE+ Inagua». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 114-125.





[UNA INTRUSA EN EL JARDÍN DE LAS HESPÉRIDES]

CULEBRA REAL DE CALIFORNIA

**The California kingsnake.
An intruder in the garden of the Hesperides.**

The California kingsnake was first found in 1998 in the east of Gran Canaria. In 2006, this species became common and in the spring and summer of 2007, hundreds of sightings were recorded. Biometric data and the folidosis show that all the individuals caught in Gran Canaria belong to the Californian kingsnake. All previous data showing outstanding adaptation of the snake to the wild in Gran Canaria, making this species a serious environmental problem, especially for endemic populations of reptiles, especially the endemic lizards Gran Canaria *Gallotia stehlini* and smooth Gran Canaria *Chalcides sexlineatus*.

Between September 2011 and August 2015, it has been executed LIFE+ Lampropeltis project, funded by the LIFE program of the European Union, the Canary Islands Government and the Council of de Gran Canaria, with the goal to develop new actions in order to improve control the California kingsnake, minimizing its impact on native biodiversity. The control of invasive exotic species requires major efforts in the long-term to start to obtain indicators of whether a reduction is occurring in wild populations.

In the two population nuclei, we have been able to slow down the expansion of the species and its affectation on native fauna. The selection of effective capture methods, the considerable increase of citizens' implication, the establishment of a solid network of information exchange between experts, the implantation of Early Warning Systems, knowledge of the species' biology in Gran Canaria and the drive of volunteers have led to the building of solid foundations with the power to reverse this trend in the future.

RAMÓN GALLO BARNETO, MIGUEL ÁNGEL CABRERA PÉREZ, MIGUEL ÁNGEL PEÑA ESTÉVEZ,
CLARA PATIÑO MARTÍNEZ Y CATALINA MONZÓN ARGÜELLO

En la actualidad, la introducción de especies exóticas y las invasiones biológicas constituyen una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad y los ecosistemas naturales en todo el planeta. En el caso de los sistemas insulares, el impacto negativo de las invasiones biológicas se agrava, pues se trata de ecosistemas aislados evolutivamente y, por tanto, con una biodiversidad más sensible a las especies foráneas (ausencia de adaptaciones a los predadores y patógenos exóticos, baja diversidad genética, etc.), lo que las convierte en la primera causa de extinción de especies. En Canarias se han estimado en 1567 las especies exóticas introducidas (casi el

para la biota local. Existen varios ejemplos de naturalización de ofidios en islas, entre los que destaca por su gravedad el caso de la culebra arbórea café o serpiente arbórea marrón *Boiga irregularis*, considerada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como uno de los dos reptiles incluidos entre los cien animales invasores más peligrosos³. Procedente de Australia, Indonesia, Papúa Nueva Guinea y las Islas Salomón, seguramente llegó a la isla de Guam como polizón en un avión militar estadounidense durante la década de los cuarenta del pasado siglo, y las consecuencias de esta invasión han sido catastróficas. A principios de los años cincuenta se constataba

damente se produjo una brutal reducción del número de las aves, los reptiles y los mamíferos autóctonos de la isla⁴. En unos 40 años, la serpiente provocó la extinción de diez especies de aves terrestres, tres marinas y, al menos, una especie de murciélago. Además, esta gran pérdida de vertebrados autóctonos — tanto en número como en abundancia de especies — ha producido profundos cambios en los ecosistemas de la isla^{4,5}. Por ejemplo, la pérdida de aves y mamíferos insectívoros ha provocado, entre otros efectos, el incremento desmesurado del número de arañas en la isla⁶. Los daños económicos que provoca son cuantiosos: solo los daños directos derivados de los apagones que provocan las serpientes en los tendidos eléctricos (uno cada tres días) tienen un coste estimado entre 1 y 4 millones de dólares al año⁷. En la actualidad, el proyecto de control de la serpiente tiene una financiación de 6,5 millones de dólares al año, de los cuales 5 se dedican a bioseguridad, evitando la entrada en islas cercanas mediante el control en puertos y aeropuertos; 200 000 dólares, al sistema de alerta temprana (SAT); y 1,3 millones, a investigación⁸.

Las serpientes no forman parte de la biota nativa actual de las islas Canarias. Existen únicamente dos restos fósiles en las islas: un fragmento de vértebra de una especie de la familia Boiidae en Lanzarote⁹ y los restos hallados en Fuerteventura de una especie de la familia Colubridae¹⁰. Debido a la escasez de fósiles, no se puede descartar que los restos pudieran haber llegado a las islas en las garras o en el estómago de algún ave. En las últimas décadas, los avistamientos y las capturas de serpientes en el archipiélago canario se han multiplicado como consecuencia del incremento de los aficionados a la terrariofilia y de los vacíos legales existentes sobre la comercialización de ofidios.

En el 2004, se detectó la culebrilla ciega de las macetas *Ramphotyphlops braminus*¹¹ en el sur de Gran Canaria. Solo seis años después, se confirmó su presencia, estrechamente relacio-

nada con el comercio de plantas ornamentales¹², en otras cinco islas del archipiélago. Tres años después, se confirmó la naturalización de la culebra real de California, o serpiente rey de California, *Lampropeltis californiae* en el este de Gran Canaria, en el barrio de La Solana, en Telde¹³.

La culebra real de California

Este colúbrido se denominó originalmente *Lampropeltis californiae* y, posteriormente, en 1835, Blainville lo reclasificó como subespecie (*Lampropeltis getula californiae*), hasta que en el 2009 Pyron y Burbick realizaron una revisión sistemática mediante el análisis del ADN mitocondrial gracias al cual le devolvieron la condición de especie y su nombre original.

Por lo general, en el continente miden entre 23 cm y 160 cm de largo total, pero las culebras de las islas Ángel de la Guarda y Baja

California alcanzan una longitud de casi 198 cm¹⁴. Los adultos suelen variar de 61 cm a 130 cm, y en la zona costera de California es raro encontrar a una culebra que supere los 107 cm.

En la naturaleza los patrones normales de coloración son el lineal y el anillado, con la combinación de colores negros y marrones, frente a blanco y amarillo. Presenta más de setenta variaciones morfológicas de estos patrones y colores, lo que la convierte en uno de los ofidios favoritos entre los aficionados a los terrarios. Ocasionalmente, se encuentran ejemplares albinos, muy codiciados entre los coleccionistas.

De hecho, se cree que la mayoría de las culebras albinas proviene de tres ejemplares albinos detectados en los años 1924, 1957 y 1960¹⁵.

La culebra real de California tiene muchas de las cualidades que un buen invasor debe tener. Presenta una enorme valencia ecoló-

En las últimas décadas, los avistamientos y las capturas de serpientes en el archipiélago canario se han multiplicado como consecuencia del incremento de los aficionados a la terrariofilia y de los vacíos legales existentes sobre la comercialización de ofidios.



La culebra real de California es un colúbrido distribuido de forma natural en el oeste de Estados Unidos y noroeste de México, con un tamaño entre 23 cm y 160 cm. La alta valencia morfológica de la especie le ha permitido ser una de las especies de ofidios más utilizadas en terrariofilia. El ejemplar de la foto corresponde con el patrón de color albino aberrante entre los patrones lineales y anillados. El patrón albino es el patrón mayoritario del núcleo principal ubicado en los términos municipales de Telde y Valsequillo, debido a que los ejemplares fundadores de la población eran de este patrón.

[FOTO y FOTO PORTADA: Jorge Saavedra Bolaños]

11% de la flora y la fauna terrestres), de las que 183 se consideran invasoras¹.

Los ofidios están, en general, ausentes o pobremente representados en la fauna nativa de las islas², con lo que la naturalización de serpientes exóticas puede resultar dramática

su presencia en la zona central de la isla, en las inmediaciones del Puerto de Apra, y a principios de los setenta ya se había dispersado por toda la isla (549 km², unas dos veces El Hierro), alcanzando densidades de hasta 100 individuos por hectárea. Como consecuencia, rápi-

gica, que le permite colonizar una gran variedad de hábitats. Sus preferidos son los pastizales, las praderas, los límites de los bosques, los pantanos, los ríos, las laderas, las montañas, los desiertos, los matorrales, las dunas de arena, las costas de mares y lagos, los límites suburbanos y las tierras agrícolas¹⁵. Como todos los reptiles, su hábitat predilecto será el que proporcione más refugio, presas y zonas con sol para termorregularse. La culebra real es fosorial y está adaptada a vivir principalmente de manera subterránea, comportamiento que no solo la ayuda a evitar a los depredadores, sino que también a localizar presas, termorregularse y mantener la humedad del cuerpo.

La observación de este ofidio es un espectáculo natural poco frecuente durante la mayor parte del año. Esto ha llevado a muchos a creer que son raras, escasas o poco comunes, cuando en realidad son una de las culebras más abundantes de Norteamérica¹⁵.

«Cualquiera que haya pasado mucho tiempo buscándolas ha aprendido que no son fácilmente visibles en la superficie, al menos no en un número representativo de su verdadera población.»¹⁵

Es una especie depredadora oportunista con un régimen alimenticio muy diverso que varía según la disponibilidad y la abundancia de presas; aunque también podría existir cierta selec-

ción de la presa más rentable en función de sus propias necesidades energéticas y de las condiciones ambientales. Consume presas tanto de sangre fría como de sangre caliente, incluyendo reptiles y sus huevos, roedores, pequeñas aves y sus huevos, y anfibios¹⁶.

Es presa ocasional de otros animales y aves rapaces, pero se desconoce en qué medida y frecuencia. Sus depredadores probablemente sean correcominos, culebras látigo, mocasines, lechuzas, garzas, halcones, coyotes, ardillas, zorillos, mapaches, hurones y comadrejas, gatos domésticos y salvajes, pumas, etc.

La culebra real de California en Gran Canaria

La naturalización de la culebra real de California en el este de Gran Canaria¹³ se confirmó en el año 2007. Esta culebra, originaria del suroeste de Estados Unidos y del noroeste de México, posee unas características biológicas y unas necesidades ambientales que hacen que su cría en cautividad sea fácil y atractiva, lo que ha favorecido su comercio como animal de compañía^{17,18}. Esta actividad está vinculada al origen de

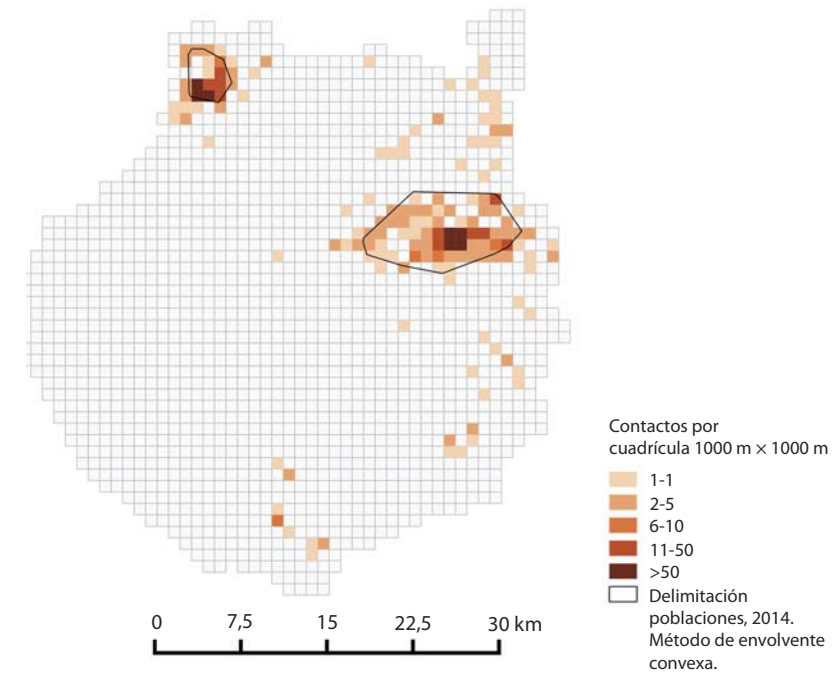
la introducción y a la dispersión de esta especie en Gran Canaria, debido a la suelta o al escape masivo de ejemplares.

Se detectó por primera vez en 1998 en el barranco Real de Telde (La Solana), en el este de Gran Canaria¹³. Entre los años 2005 y 2007 se recogieron 20 ejemplares, algunos en el norte de la isla¹⁷. En el 2006 la especie era común en el barranco de Telde¹⁸, y en la primavera y el verano del 2007 se contabilizaron cientos de observaciones en La Solana. En el 2008 se cartografió (delimitó) el área de distribución teniendo en cuenta la localización de las capturas (92) y las encuestas realizadas entre la población (925). Los resultados mostraron que el área que ocupaba la especie podría abarcar 38 km² en el este de Gran Canaria. Desde el 2009, la expansión de la especie se ha estimado por la localización de las culebras capturadas, descartando las que no tienen relación con la dispersión natural de la especie. En el 2010 se confirmó otro núcleo de dispersión en el noroeste de la isla (Gáldar), que, mediante análisis genéticos, se ha comprobado que proviene de un evento de introducción independiente del ubicado en Telde.

En la actualidad existen dos núcleos de distribución de la invasión: una zona denominada *núcleo principal* (en adelante, NP), entre los barrios de La Solana (Telde) y San Roque (Valsequillo); y un segundo núcleo reconocido como tal en el 2010 y denominado *núcleo secundario* (en adelante, NS), confirmado en el noroeste de la isla (Gáldar), en la Montaña de Amagro. En el año 2014 el área ocupada por ambas poblaciones mediante el método de envolvente convexa era de 83,1 km²: 69,6 km² en el NP y 13,5 km² en el NS.

Las características ambientales de las dos zonas colonizadas por la culebra real muestran claramente la amplia valencia ecológica de la especie. El NP es una zona representada principalmente por cultivos de frutales abancalados, cultivos de berros *Nasturtium officinale*, áreas degradadas y un elevado disperso edificatorio, característico del paisaje periurbano canario. En cambio, el NS es un espacio natural protegido, el Monumento Natural de Montaña de Amagro, con vegetación típica del piso basal canario, representado principalmente por cardonal-tabaibal: tabaiba dulce *Euphorbia balsamifera* y cardón *Euphorbia canariensis*.

Una de las primeras preguntas que se planteó el equipo de trabajo fue hasta dónde se



[FIGURA 1]

Número de contactos (capturas, observadas, mudas y excrementos) entre el 2009 y el 2015 (n = 3180).

Fuente: Base de datos proyecto LIFE+ Lampropeltis.

podía extender la población en la isla de Gran Canaria. Si se repasa lo comentado anteriormente, además de las características de la especie: rango de altitud entre 0 m y 1800 m con máximas abundancias hasta los 900 m, rango térmico de actividad entre 15 °C y 31 °C aproximadamente¹⁵, así como que la población más meridional se encuentra en el paralelo 28, justo en la posición de Canarias, se concluye que las probabilidades de implantación en la isla son altísimas. Asimismo, aplicando herramientas de análisis de riesgo como la encargada por el propio proyecto LIFE+ Lampropeltis denominada *Manual para el Análisis de Riesgos en el Comercio de Vertebrados Exóticos*¹⁹, se obtiene un valor de riesgo alto, previo a la invasión en Gran Canaria, por lo que se considera inapropiada la comercialización de esta especie en Canarias.

Estudio genético

En las invasiones biológicas, la variabilidad genética es un factor importante que condiciona las posibilidades de adaptación a la nueva área. El número reducido de individuos a partir del cual se genera la nueva población, causa que esta presente una baja diversidad genética en un proceso conocido como *efecto fundador*. Sin embargo, cuando se introducen individuos de diferentes orígenes, la población invasora muestra una diversidad igual, o incluso superior, a la de las poblaciones nativas.

En la naturaleza ocasionalmente se encuentran ejemplares albinos, muy codiciados entre los coleccionistas. De hecho, se cree que la mayoría de las culebras albinas proviene de tres ejemplares albinos detectados en los años 1924, 1957 y 1960.

[FOTO: Ramón Gallo Barneto]



Se diseñaron 13 marcadores microsatélites (ADN nuclear) específicos para la culebra real de California, cuyo análisis en 60 ejemplares de las dos poblaciones de Gran Canaria reveló diferencias significativas entre ambos núcleos poblacionales, lo que indicaba eventos de introducción independientes para cada localidad. Ambas poblaciones mostraron tasas de parentesco y endogamia elevadas, con un exceso de homocigotos propio de poblaciones fundadas a partir de pocos individuos. Las estimas del *tamaño efectivo poblacional* (N_e), o número efectivo de individuos reproductores que contribuyen a la generación siguiente en términos demográficos y genéticos, revelaron valores extremadamente bajos para ambas poblaciones ($N_e < 50$).

La diversidad genética de ambos núcleos fue similar, aunque superior al de otras poblaciones de serpientes invasoras, lo que indica que en cada población los fundadores tenían orígenes diferentes. Además, el análisis de los componentes principales señaló la existencia de tres grupos: uno en Gáldar (grupo A) y dos en Telde (grupos B y C), lo que sugiere que en esta última población se produjeron o bien dos eventos de introducción, o bien una única introducción, pero con dos grupos diferentes. Dos de los ejemplares analizados fueron asignados genéticamente a una población distinta de aquella en la que fueron capturados (figura 2), por lo que puede que se correspondan con individuos migrantes o movidos de una localidad a otra por el ser humano. Los resultados no muestra-

ron una señal clara de cambios demográficos recientes (reducción o aumento) en ninguna de las dos poblaciones.

Biología

El conocimiento de la biología de las poblaciones de la culebra real introducidas en Gran Canaria resulta una pieza fundamental para comprender la expansión y el impacto de especie en el ecosistema insular y así poder calcular el esfuerzo necesario para conseguir un control óptimo. Para ello se han estudiado los parámetros biológicos de unos 1223 especímenes en el periodo comprendido entre los años 2012 y 2015.

En este estudio, el ejemplar más grande que se capturó medía 165,9 cm. Los especímenes procedentes del NS tienen unos valores medios de longitud y peso superiores a los de los individuos del NP, aunque estos últimos poseen una mejor condición corporal (índice de grasa corporal). Parece ser que las serpientes del NS invierten la energía obtenida en aumentar el tamaño, mientras que en el NP la invierten en mejorar su condición corporal.

Esta culebra muestra en la isla cuatro patrones diferentes: normal lineal, normal anillado, albino lineal y albino anillado. Ambas poblaciones muestran diferencias significativas en el patrón de color. En el NP prevalecen las culebras albinas lineales, lo que demuestra que los ejem-

plares fundadores de la población fueron con toda seguridad ejemplares albinos, aunque este patrón ha disminuido desde el inicio del proyecto (albinos lineales: 50% en el 2009 frente al 32% en el año 2014; normales lineales: 28% en el 2009 frente al 38% en el 2014). Sin embargo, en el NS la mayoría de las culebras son normales lineales (76%) y el número de albinos escasamente llega al 1%.

La proporción de sexos de las poblaciones (machos : hembras) es de 0,8 : 1 en el NP y de 4 : 1 en el NS. El ciclo reproductivo de la culebra real en la isla es de tipo estacional y la frecuencia de reproducción se supone anual con una elevada actividad entre los meses de marzo y julio.

Las capturas se realizaron principalmente durante los meses de abril a junio, aunque con variaciones entre un año y otro, y disminuyendo en verano por las altas temperaturas y la falta de humedad. El periodo de apareamiento de la especie está asociado a un mayor éxito de capturas. Durante el periodo de mayor actividad, las primeras capturas se correspondieron principalmente con individuos adultos, con un mayor porcentaje de machos. A partir de marzo, aparecieron hembras preñadas y el número de hembras capturadas superó al de machos. Además, el porcentaje de individuos

juveniles capturados en los primeros meses de actividad fue muy bajo y aumentó después del periodo de puesta, cuando se observó una reducción progresiva del tamaño de las culebras capturadas. Estos datos coinciden con los valores de comportamiento en su hábitat original¹⁵.

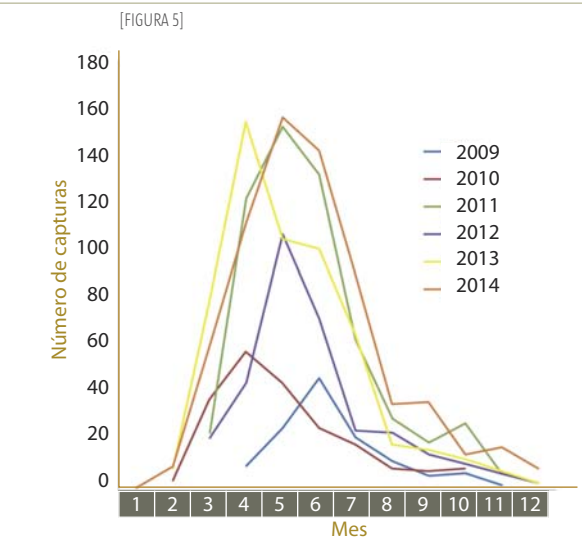
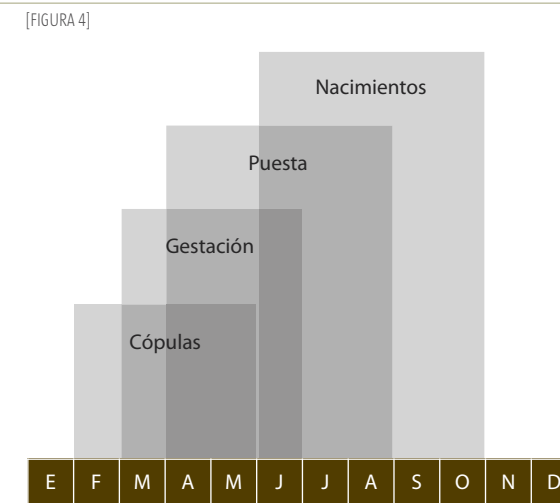
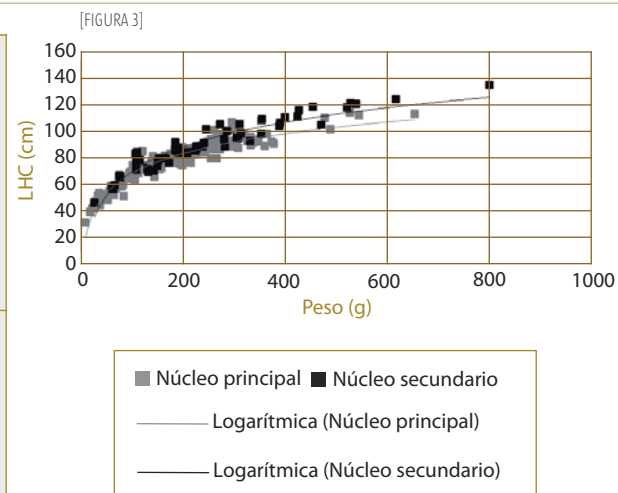
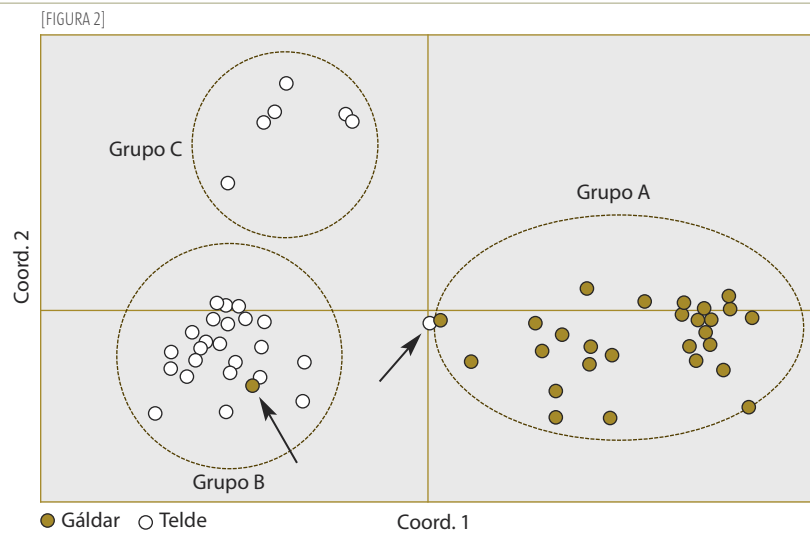
Aproximadamente la mitad de las hembras estudiadas se encontraban grávidas en el momento de su captura, el número medio de huevos por puesta es de 11 (desde 1 a 29) y el tamaño de los huevos en el momento de la puesta es de 6,25 cm de alto por 2,5 cm de diámetro. Presumiblemente, los machos poseen una espermiogénesis de tipo estival en la cual los espermatozoides se producirían durante la reproducción del año anterior y se almacenarían en los conductos deferentes hasta el próximo periodo de cópulas.

La dieta de esta especie en la isla de Gran Canaria son fundamentalmente vertebrados, sobre todo tres reptiles endémicos que habitan en la isla: el lagarto de Gran Canaria *Gallotia stehlini*, la lisa de Gran Canaria *Chalcides sexlineatus* y, en menor medida, el perenquén de Boettger *Tarentola boettgeri*. Asimismo, depreda sobre pequeños mamíferos (roedores y lagomorfos) y aves de pequeño tamaño, además de haberse encontrado depredación intraespecífica (restos de huevos y un ejemplar de cule-

La dieta de esta especie en la isla de Gran Canaria son fundamentalmente vertebrados, sobre todo los tres reptiles endémicos que habitan en la isla.

[FIGURA 2] Análisis de componentes principales con los resultados de los 13 microsatélites genotipados en 60 individuos del NP ($n=30$) y NS ($n=30$). Las flechas señalan los dos ejemplares asignados a un núcleo distinto de donde fueron capturados.

[FIGURA 3] Logarítmica de comparación entre el peso y la longitud hocico cloaca (LHC) de los ejemplares. ($n=300$).



[FIGURA 4] Ciclo reproductivo de la *L. californiae* en Gran Canaria.

[FIGURA 5] Capturas entre el 2009 y el 2014, distribuidas por meses ($n=2519$).

Fuente: Base de datos proyecto LIFE+ Lamproptelis.

[Proyecto LIFE+ Lampropeltis]

Este proyecto comenzó en septiembre del 2011 y finalizó en agosto del 2015. En total comprende unas 20 acciones, organizadas en las categorías de preparatorias, de conservación y de sensibilización, y está financiado por el programa LIFE+ de la Unión Europea, la Dirección General de Protección de la Naturaleza, el Cabildo de Gran Canaria y la empresa GESPLAN, S. A.

Entre las acciones de conservación, destacan las destinadas a las capturas de ejemplares mediante la colaboración ciudadana a través del SAT; las directas por los técnicos de campo del proyecto; mediante trampas (tableros, trampas de doble embudo y trampas de cajón); y, finalmente, mediante animales adiestrados (perros y águilas de Harris).

Entre el 2007 y julio del 2015, se ha capturado un total de 3193 culebras en Gran Canaria, de las que 2610 han sido en el NP, 539 en el NS y 44 en zonas fuera de los focos principales, en lugares tan diferentes como Ingenio, Agüimes, Las Palmas de Gran Canaria o incluso, más recientemente, San Bartolomé de Tirajana, en el sur de Gran Canaria. La preocupación de los responsables del proyecto no es solo poder evitar la expansión del ofidio desde los dos núcleos, sino la incesante captura de ejemplares fuera de los focos principales, por los elevados riesgos de que se creen nuevos núcleos reproductivos que, a su vez, actúen como focos de dispersión. Estas continuas fugas se deben a que en la actualidad existe una gran cantidad de ciudadanos de Gran

Canaria con ejemplares en sus hogares que, en determinadas circunstancias, optan por liberarlos, a pesar de que está prohibida la tenencia, suelta o comercio (Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras).

Las capturas han sido posibles gracias a la colaboración ciudadana y al establecimiento del SAT (método con mayor número de capturas, que ha ido en aumento de manera significativa), a los métodos de trampeo y a las capturas realizadas por los técnicos del proyecto. El éxito de la participación ciudadana y la mejora de los sistemas de trampeo han sido clave para mejorar la eficacia en las capturas de ejemplares.



Lampropeltis contra Gallotia

La gran cantidad de ejemplares de culebra real capturados en los principales núcleos de esta especie en la isla de Gran Canaria, así como la elevada importancia del lagarto de Gran Canaria en su dieta — con un 60 % del total de presas en el NP²⁰ —, apuntan a que este depredador exótico está afectando a las poblaciones de lagartos de Gran Canaria que

se localizan en el área de distribución de la culebra real.

Para comprobarlo se realizó un estudio mediante trampas de caída para estimar el tamaño poblacional del lagarto de Gran Canaria en dos localidades. Una de las parcelas se situó dentro del área de distribución de culebra real (parcela San Roque) y la otra en una zona de similares características ecológicas pero sin presencia de serpientes (parcela Los Hoyos).

Los resultados obtenidos resaltan el impacto de la culebra sobre esta especie, pues se capturaron solo 11 ejemplares en la parcela de

El lagarto gigante de Gran Canaria, *Gallotia stehlini*, es la principal presa de la culebra real de California en las dos poblaciones donde se distribuye. La afección del ofidio invasor incide principalmente sobre los ejemplares jóvenes de lagarto.

[FOTO: Domingo Trujillo]

[FIGURA 6] Capturas de ejemplares de *L. californica*. 2009-2014.

Fuente: Informe de seguimiento, Memoria 2014. LIFE+ Lampropeltis.



bra real). Mientras que en el NP predomina la depredación sobre lagartos de Gran Canaria y lisas, en el NS los pequeños roedores son la parte fundamental de su dieta.

La edad máxima estimada varió en función del área de procedencia de los ejemplares.

Mientras que en el NP fue de 18 años para un individuo capturado en el año 2013, en el NS resultó inferior, de unos 16 años para unos especímenes apresados en el año 2012, lo que indica que los ejemplares nacieron entre los años 1995 y 1996. Los individuos procedentes del NS poseen una edad media superior y, para una misma edad, estos ejemplares son más largos y pesados que los apresados en el NP. Se estima que los individuos de la especie en Gran Canaria adquieren la madurez sexual en torno a los 3 o 4 años de edad.

El uso de ejemplares monitorizados con transmisores de radio ha permitido confirmar algunos de los hábitos de la culebra real en Gran Canaria. Presenta una gran filopatría, pues suele utilizar los mismos cubículos. En el año 2014, un ejemplar liberado a 300 m del lugar de captura inicial retornó en tres días al punto de captura. Durante el invierno, la actividad se reduce sin llegar a producirse brumación (equivalente en reptiles a la hibernación de mamíferos), mientras que en el verano mantienen una actividad elevada, limitada a las horas nocturnas y mínima en superficie en las horas de luz.

Parcela	Densidad (ejemplares por ha)	Longitud total	Longitud hocico-cloaca	Anchura píleo	Longitud píleo
San Roque (con serpientes)	45	387,91 ± 64,63	179 ± 46,34	19,92 ± 5,08	45,55 ± 12,44
Los Hoyos (sin serpientes)	406	292,10 ± 58,81	118,22 ± 29,35	13,31 ± 3,35	28,94 ± 7,45

[TABLA 1] Densidad y datos biométricos de ejemplares de *Gallotia stehlini* en las parcelas San Roque y Los Hoyos. Longitudes en milímetros.



Clara muestra de la voracidad de la especie, es el contenido gastrointestinal encontrado en la necropsia de este ejemplar, que contenía en su interior restos de tres lagartos de Gran Canaria *Gallotia stehlini*.

[FOTO: Clara Patiño Martínez]
[ÚLTIMA FOTO: Domingo Trujillo]

San Roque, donde se registra una alta densidad del ofidio; mientras que en la parcela de Los Hoyos, en el mismo sector de la isla, con una altitud similar y un esfuerzo de muestreo idéntico, se capturaron 143 lagartos. La densidad de lagartos en ambas parcelas fue de 45 y 406 ejemplares por hectárea, respectivamente (método Schumacher-Eschmeyer).

La similitud de las parcelas estudiadas y la diferencia en las poblaciones de lagartos parecen indicar una relación directa entre la presencia de la culebra real y el escaso número de lagartos en San Roque. Otro dato que apoya esta hipótesis es la diferencia detectada en la talla de ambas poblaciones de lagartos. En San Roque, donde se ha capturado un número elevado de culebras, los lagartos son de mayor talla (en más de un 30 %) que los de Los Hoyos. Esta diferencia podría deberse a que la culebra real está depredando esencialmente sobre los lagartos de menor talla, alterando la estructura de la población y quizá impidiendo el reclutamiento

de juveniles a la población. Se ha demostrado que los ejemplares adultos de lagarto de Gran Canaria muestran un comportamiento agresivo como defensa ante los depredadores, mientras que los juveniles no²¹, por lo que podrían ser más vulnerables ante la culebra real.

Estos dos indicadores —el número de lagartos y la talla—, junto al dato previamente conocido de que los lagartos de Gran Canaria constituyen el componente principal de la dieta de la culebra real en esta zona de la isla, parecen indicar que este depredador exótico está teniendo fuertes impactos directos en las poblaciones de lagartos. La extinción local del lagarto de Gran Canaria en determinados sectores o zonas de la isla podría también tener afecciones ecológicas, pues la especie actúa como dispersor de especies vegetales autóctonas²², por lo que si esta interacción desaparece podría tener consecuencias negativas en la estructura y en el funcionamiento de los ecosistemas. Esto podría estar ocurriendo ya

en el NP, toda vez que los resultados preliminares de un segundo estudio de densidad realizado en el año 2015 indican que, con el mismo esfuerzo, en la parcela donde en el año 2013 se capturaron 11 ejemplares, en el 2015 se capturaron solo 2.

capturaron gracias a este método 32 ejemplares, de los que 27 fueron en solo dos semanas y 8 en un solo día. En el 2012 y en el 2013 solo se capturaron 2 y 12, respectivamente, todos en la población del NP. En cambio, en el año 2014 se ha superado el registro con 46 capturas.



La culebra real de California tiene muchas de las cualidades que un buen invasor debe de tener. Presenta una alta valencia ecológica, que le permite colonizar una gran variedad de hábitats. Es un depredador oportunista con un régimen alimenticio muy variado en función de la disponibilidad de presas. La culebra real es fosorial, es decir, está adaptada a vivir principalmente de manera subterránea. Este comportamiento no solo la ayuda a evitar a los depredadores, sino que también es un método para localizar presas, termorregularse y mantener la humedad corporal. Además, en Gran Canaria apenas encuentra depredadores naturales, salvo el ser humano. El ejemplar de la foto corresponde a un individuo del patrón normal lineal.

[FOTO: Cristian Rodríguez Vega]

Métodos de trampeo

Se están utilizando tres tipos de trampas: tableros, trampas de doble embudo y trampas de cajón.

Tableros de madera

Basándose en la bibliografía disponible¹⁵, desde el principio del proyecto se apostó por la instalación de tableros artificiales de chapa marina con unas medidas de 60 cm de ancho por 120 cm de largo por 1,5 cm de grosor como el método de captura óptimo. La eficacia de los tableros radica en que proveen al hábitat de refugios artificiales que el ofidio utiliza en determinadas condiciones ambientales, principalmente después de días lluviosos y con incremento de la nubosidad²³.

A pesar de que se han instalado 500 tableros, actualmente el número de ellos operativos es de 306 (204 en el NP y 102 en el NS). En el año 2011, antes del inicio del proyecto LIFE+, se

Trampas de doble embudo

Como iniciativa del proyecto LIFE+ se decidió fabricar otras modalidades de trampa para apoyar las detecciones de los perros adiestrados y del SAT, e intentar así acotar el riesgo de expansión en el NS. Para ello, se emplearon diferentes tipos de cebos (pieles de crótalos, atrayente a base de almizcle de hembra en celo y excrementos de ratón) junto con mallas de desvío.

Se han escogido aquellas trampas de doble embudo que supusieran un menor coste de fabricación y un mayor uso de materiales reciclados. Están compuestas por un tubo de PVC de 1 m de largo, con 2 embudos de entrada formados por tapones de garrafas de agua y botellas de litro con un pequeño cierre de malla metálica para impedir la fuga.

En la actualidad hay colocadas 65 trampas, instaladas a principios del año 2013, con un saldo de 47 capturas (37 en el NP y 10 en el NS, 2 de ellas en trampas de cajón). Este método ha tenido más éxito del esperado y en el año 2014 se ha mantenido la tendencia con 50 capturas.

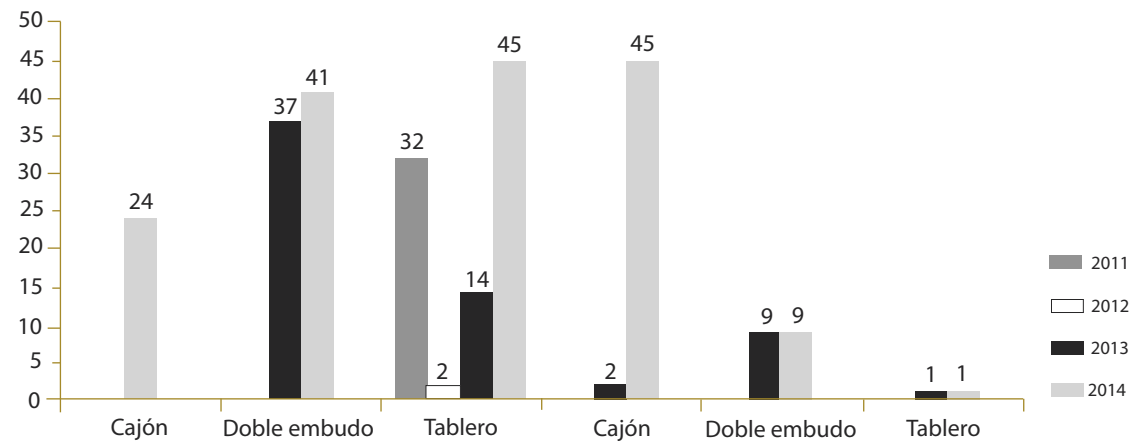
Trampas de cajón

En el año 2013 se fabricó una trampa de madera grande con cuatro embudos de entrada²⁴. Debido a su eficacia, asociada a las mallas de desvío, en el año 2014 se instalaron 11 trampas de dimensiones más reducidas y con diseño propio, con el resultado de 45 capturas ese mismo año.

El análisis de la eficacia de cada uno de los métodos practicados en el año 2014 muestra

claramente que las trampas más eficaces son las de cajón, seguidas de los tableros y, finalmente, las de doble embudo.

En el NS, la eficacia de las de cajón con respecto a los demás tipos de trampa se ve incrementada, pues los tableros resultan ineficaces quizá debido a las dificultades para colocarlos de la manera óptima recomendada por la bibliografía derivadas de la orografía del terreno¹⁵. []



[FIGURA 8] Capturas de ejemplares de *L. californiae* mediante métodos de trampeo. 2011-2014.

Fuente: Informe de seguimiento, Memoria 2014. LIFE+ Lampropeltis.

	N.º trampas	Horas personal	Capturas	Eficiencia captura (h/captura)	Eficiencia trampa (h/trampa)
Doble embudo	37	282	41	6,9	7,6
Cajón	4	30,5	24	1,3	7,6
Tablero	204	177,5	47	3,8	0,9

[TABLA 2] Eficacia de técnico de campo por captura y trampa en el NP. Año 2014.

	N.º trampas	Horas personal	Capturas	Eficiencia captura (h/captura)	Eficiencia trampa (h/trampa)
Doble embudo	30	328	9	36,4	10,9
Cajón	7	88	45	2	12,6
Tablero	102	77	1	77	0,8

[TABLA 3] Eficacia técnico de campo por captura y trampa en el NS. Año 2014.



[La participación ciudadana y el éxito del proyecto]

El ser humano ha sido el causante de la invasión y ha fomentado su expansión tanto de forma involuntaria (capturando ejemplares en libertad que posteriormente se fugan en otros puntos) como voluntaria (algún agricultor imprudente utilizando la culebra como método para luchar contra los «dañinos» lagartos de Gran Canaria, o liberándolas intencionadamente por razones difícilmente comprensibles en un ejercicio de razonamiento lógico).

Uno de los objetivos del proyecto LIFE+ es revertir esa faceta negativa del ser humano mediante la formación, la información y el apoyo al cumplimiento del Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras, que sanciona tanto la tenencia como la suelta de ejemplares de cualquier especie de colúbrido, con multas que van desde los 500 € hasta los 2 000 000 €.

En el aspecto formativo se han desarrollado 261 talleres divulgativos entre centros educativos, policías locales, asociaciones de vecinos y colectivos profesionales, y se ha llegado a una población directa de aproximadamente 7000 vecinos.

Los ciudadanos concienciados con el grave problema que supone la invasión de esta especie, tanto desde el punto de vista social como desde el punto de vista ambiental, han sido los principales impulsores para que las administraciones públicas emprendieran las medidas que se llevan realizando de manera continua desde el año 2007. Esta demanda social propició la creación del SAT, al que los vecinos acuden llamando al 1-1-2, a los teléfonos del CECOPIN, directamente a los móviles de los técnicos de campo del proyecto o a través la reciente aplicación (Android e iOS) denominada *Lampropeltis*.

Tanto el equipo del proyecto como las administraciones públicas participantes son conscientes de que este problema solo se puede solventar con la implicación ciudadana, mediante el aviso a los equipos de trabajo ante cualquier avistamiento o captura, y con la movilización a través del voluntariado, actividad que se puso en marcha en el año 2014 con un total de 12 jornadas de voluntariado y una participación cercana a las 300 personas.

La lucha contra las especies invasoras es una carrera de larga distancia. Hasta

el momento, los trabajos realizados dentro del proyecto LIFE+ Lampropeltis nos han permitido tener en la actualidad una imagen más clara del problema real al que nos enfrentamos, de los métodos de trabajo más eficientes para su control y de las actuaciones que desarrollar en, al menos, los próximos cinco años en los que el plan pos-LIFE (actualmente en redacción) se pondrá en funcionamiento.

Este camino se ha de recorrer claramente de la mano de la participación ciudadana como piedra angular para una lucha eficaz contra la culebra real de California. En caso de no erradicarse, las consecuencias a largo plazo de esta invasión sobre las especies y los ecosistemas naturales de la isla parecen cada vez más claras. La afección directa a especies endémicas de Gran Canaria, cuyo valor genético patrimonial es indudable, debe ser el principal aliciente para no cesar en el intento, y debe ser un espejo en el que deben mirarse otras islas del archipiélago canario para seguir siendo islas en las que la culebra real de California no forme parte de su biota.

[FOTO: Ramón Gallo Barneto]

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a todos los que han participado de alguna manera en este proyecto: como técnicos de campo (José Miguel Sánchez, Alejandro Ramírez, Jorge Fernando Saavedra, Francisco Alarcón, Miguel Marrero, Airam Aroa, Juan Sánchez, Aitor Ojeda, Francisco Vera, Natanael Martín, Purificación Ventura, Antonio Alemán, Antonia M.^a Lorenzo, José Luis Peña, Iván Socorro, Iván Sánchez, Aníbal Peña, Alejandro Falcón y Yeray Bolaños), a los técnicos de GESPLAN (Silvia Guerra, Eloy Molina, JJ Melian, Alberto Tavío, Rafael Riera, Lidia Suárez, Juan Luis Silva, Beatriz Fariña, Jonathan Tabares, Marta Martínez y Gustavo Viera), a Jim Pether, Elba Montes, Robert Fisher, Bob Reed, Brian Hinds, Juan Luis Rodríguez, José Carrillo, Vicente Sancho, Miguel Ángel Carretero, Carlos Canella, Cristian Rodríguez y a los vecinos de La Solana y San Roque (Telde-Valsequillo), a don José Alemán y al señor Rito. A todas las empresas y autónomos que han participado en alguna de las acciones del proyecto (Ayose Melián, Draacaena Consultores, Gutemberg Digital, Javier Ruiz, Juan Carlos Rando, Braulio Perdomo, Manolo Suárez, Luis Felipe López Jurado, Aday Hernández, La Trailla, Fundación Neotrópico, Kroma, IMACO 89, Microsensory, Asociación para el Desarrollo Sostenible y la Conservación de la Biodiversidad, Fundación Universidad-Empresa, La Granja de Diego, Clínica Cania, Carpintería Los Pinares Canarios, IES Sagaseta). Agradecemos al Cabildo de Gran Canaria, Dirección General de Protección de la Naturaleza y al programa LIFE+ de la Unión Europea por la colaboración y apoyo financiero al proyecto LIFE+ Lampropeltis (LIFE10 NAT/ES/565).

BIBLIOGRAFÍA

- 1 ARECHAVELETA, M; S RODRÍGUEZ; N ZURITA y A GARCÍA (coord.): *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos., plantas y animales terrestres 2009*. Gobierno de Canarias, 2010.
- 2 LÓPEZ JURADO, LF; JA MATEO y AI FAZERES: «FILO CHORDATA», en ARECHAVELETA, M; N ZURITA; MC MARRERO y JL MARTÍN (eds.): *Listas Preliminares de especies silvestres en Cabo Verde*. Gobierno de Canarias, 2005, pp. 101-104.
- 3 LOWE, S; M BROWNE; S BOUDJELAS y M DE POORTER: *100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database*. ISSG SSC IUCN, 2000.

- 4 FRITTS, TH, y GH RODDA: «The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam». *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, vol. 29, pp. 113-140.
- 5 RODDA, GH y JA SAVIDGE: «Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 2. *Boiga irregularis*, the brown tree snake (Reptilia: Colubridae)». *Pacific Science*, 2007, vol. 61, n.º 3, pp. 307-324.
- 6 ROGERS, H; J HILLE RIS LAMBERS; R MILLER y JJ TEWKSBURY: «'Natural experiment' Demonstrates Top-Down Control of Spiders by Birds on a Landscape Level». *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, n.º 9, p. e43446.
- 7 KRAUS, F: *Alien reptiles and amphibians: a scientific compendium and analysis*. Springer, 2009.
- 8 REED, R: Seminario Internacional sobre la gestión de reptiles exóticos invasores. Proyecto LIFE+ Lampropeltis, 2014.
- 9 BARAHONA, F; J-C RAGE y F GARCÍA-TALAVERA: «The first record of snakes on the Canary Islands: a vertebra from the Upper Miocene of Lanzarote». *Amphibia-Reptilia*, 1998, vol. 19, n.º 4, pp. 419-425
- 10 EVANS, S; E MARTÍN-GONZÁLEZ; MEH JONES y otros: «Identification of a new snake fossil from the Canary Islands using Micro-CT techniques». *Actas de las XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 2011, pp. 133-136.
- 11 LÓPEZ JURADO, LF; MA PEÑA y JA MATEO: «La culebrilla ciega de las macetas (*Ramphotyphlops braminus*), una nueva especie introducida en el archipiélago canario». *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 2006, vol. 17, n.º 1, pp. 18-20.
- 12 DE URIOSTE, JA y JA MATEO: «Nuevos datos acerca de la culebrilla ciega de las macetas., *Ramphotyphlops braminus* (Daudin, 1803), en Canarias». *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 2011, vol. 22, pp. 135-137.

- 13 PETHER, J y JA MATEO: «La culebra real (*Lampropeltis getulus*) en Gran Canaria, otro caso preocupante de reptil introducido en el archipiélago canario». *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 2007, vol. 18, pp. 20-23.
- 14 GRISMER, LL: *Amphibians and Reptiles of Baja California, Including Its Pacific Islands and the Islands in the Sea of Cortés*. University of California Press, 2002.
- 15 HUBBS, B: *Common kingsnakes: a natural history of Lampropeltis getula*. Tricolor Books, 2009.

- 16 WERLER, JE y JR DIXON: *Texas Snakes: Identification, Distribution, and Natural History*. University of Texas Press, 2000.
- 17 CABRERA-PÉREZ, MA: «Programa de control de la serpiente real de California en Gran Canaria. 2008-2009.», en *XVI Jornadas Forestales de Gran Canaria*. Cabildo de Gran Canaria, 2009.
- 18 MATEO, JA; C AYRES y LF LÓPEZ-JURADO: «Los anfibios y reptiles naturalizados en España: Historia y evolución de un problema reciente». *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 2011, vol. 22, pp. 2-43.
- 19 RANDO, JC: *Manual para el análisis de riesgos en el comercio de vertebrados exóticos*. Acción C.7. Proyecto LIFE10 NAT/ES/565, 2014.
- 20 CABRERA-PÉREZ, MA; R GALLO-BARNETO; I ESTEVE y otros: «The management and control of the California kingsnake in Gran Canaria (Canary Islands): Project LIFE+ Lampropeltis». *Aliens*, 2012, n.º 32, pp. 20-28
- 21 MÁRQUEZ, R y D CEJUDO: «Velocidad de carrera de *Gallotia simonyi* (Sauria, Lacertidae)», en LÓPEZ-JURADO, LF y JA MATEO-MIRAS (eds.): *Monografías de Herpetología*, vol. 4: *El lagarto gigante de El Hierro: Bases para su conservación*. Asociación Herpetológica Española, 1999, pp.109-117.
- 22 OLESEN, JM y A VALIDO: «Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon». *TREE*, 2003, vol. 18, n.º 4, pp. 177-181.
- 23 JOPPA, LC; CK WILLIAMS; SA TEMPLE y GS CASPER: «Environmental factors affecting sampling success of artificial cover objects». *Herpetological Conservation and Biology*, 2009, vol. 5, n.º 1, pp. 143-148.
- 24 FLORIDA FISH AND WILDLIFE CONSERVATION COMMISSION: *Sand Hill Lakes Mitigation Bank (Fitzhugh Carter Tract) of Econfina Creek Wildlife Management Area*. Annual Report 2009-2010.

LOS AUTORES

Ramón Gallo Barneto es biólogo por la Universidad de Granada especializado en zoología y máster en Evaluación y Corrección de Impactos Ambientales por la Universidad Politécnica y por la Complutense de Madrid. Durante más de ocho años ha sido director del área de Gestión Ambiental, de Gestión y Planeamiento Territorial y Medio Ambiente, GESPLAN, S.A., sociedad que pertenece a la Consejería de Política Territorial, Sostenibili-



dad y Seguridad del Gobierno de Canarias. En la actualidad es director técnico del LIFE+ Lampropeltis para controlar las especies exóticas invasoras de la culebra real de California en Gran Canaria (España).

Miguel Ángel Cabrera Pérez es licenciado en Ciencias Biológicas por la Universidad de La Laguna (ULL) y máster en Gestión Ambiental (especialidad en Impacto Ambiental) por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (1996). Desde 1994 su actividad profesional está vinculada a la Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias, en el ámbito de la conservación de especies amenazadas y la planificación y gestión de espacios naturales protegidos. En la actualidad se encuentra adscrito al Servicio de Biodiversidad de la Dirección General de Protección de la Naturaleza del Gobierno de Canarias, formando parte del equipo responsable del programa de control de la culebra real de California en Gran Canaria.

Miguel Ángel Peña Estévez es biólogo por la ULL y máster en Espacios Protegidos por las universidades de Alcalá de Henares, Autónoma de Madrid y Complutense de Ma-

drid. Desde hace veinte años se dedica a la gestión de los espacios naturales protegidos de Gran Canaria, primero como planificador y desde 1997 como gestor en la Consejería de Medio Ambiente del Cabildo de Gran Canaria. Tiene casi un centenar de publicaciones profesionales, ha participado en numerosos congresos y ha codescrito para la ciencia más de 60 especies de invertebrados.

Clara Patiño Martínez es licenciada en Biología por la Universidad de Córdoba. Investigadora especializada en zoología y control de plagas que ha realizado numerosos estudios de impacto ecológico y ha llevado a cabo trabajos de campo relativos al muestreo, identificación y análisis de datos de herpetofauna andaluza. Destaca también la investigación de fauna entomomarcosaprófaga. Ha elaborado el análisis de datos e informe de necropsias de ejemplares de *Lampropeltis californiae* en Gran Canaria desde el año 2009.

Catalina Monzón Argüello es licenciada en Veterinaria por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria en el año 2004 y doctora en Biología por la misma universidad en el año 2010. Ha trabajado en genética de la conser-

vación de tortugas marinas, especialmente en el este del Atlántico. Su tesis doctoral, titulada «Estructura genética poblacional de las tortugas marinas en la Macaronesia», analizó por vez primera la población de tortuga boba nidificante en Cabo Verde así como la conectividad existente entre las zonas de alimentación de tortuga boba, verde y Carey de la Macaronesia y el resto del Atlántico. Esta tesis fue incluida dentro de las 14 mejores tesis sobre especies migratorias leídas entre el 2010 y el 2011. También destacan los trabajos de genética de poblaciones invasoras, como aquellos realizados con la trucha arcoíris y trucha común en Chile o la culebra real de California en la isla de Gran Canaria.

CITA RECOMENDADA

GALLO BARNETO, R; MA CABRERA PÉREZ; MA PEÑA ESTÉVEZ y otros: «Culebra real de California: una intrusa en el jardín de las Hespérides». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 126-141.



[UN PROBLEMA GLOBAL DE CONSERVACIÓN]

GATOS EN ISLAS

Cats on islands: A global conservation concern

Biodiversity lost on island ecosystems is still increasing, mainly caused by the introduction of exotic species. Cats are one of the worst invasive species being responsible for numerous species extinctions. At least 175 vertebrates (25 reptiles, 123 birds and 27 mammals) have been threatened or were driven to extinction due to cat predation on 120 islands worldwide. A review of 72 cat diet studies showed that cat preyed upon 265 species (69 invertebrates, 2 fishes, 3 amphibians, 34 reptiles, 130 birds and 27 mammals). On the Canary Islands, cat diet revealed the same general pattern than on worldwide islands, where cats feeding mostly on introduced mammals but threatening native species. However, in this archipelago, cat diet varies among islands and habitats, preying on 68 species of which at least 6 are globally or locally threatened. In general, cat diet studies can be poorly informative about cat impact on threatened species because they are too scarce, conducted too late (after species extinction) or with insufficient data gathering. Face to the strong threat of cat predation on native species; cat management (control or eradication) is strongly encouraged. However, such conservation strategies have to be conducted simultaneously to (i) the monitoring of other introduced predators, and (ii) the increase of public awareness and implication.

FÉLIX MANUEL MEDINA, ELSA BONNAUD, ERIC VIDAL Y MANUEL NOGALES



El gato *Felis catus* presenta poblaciones silvestres en todas las islas principales del archipiélago.

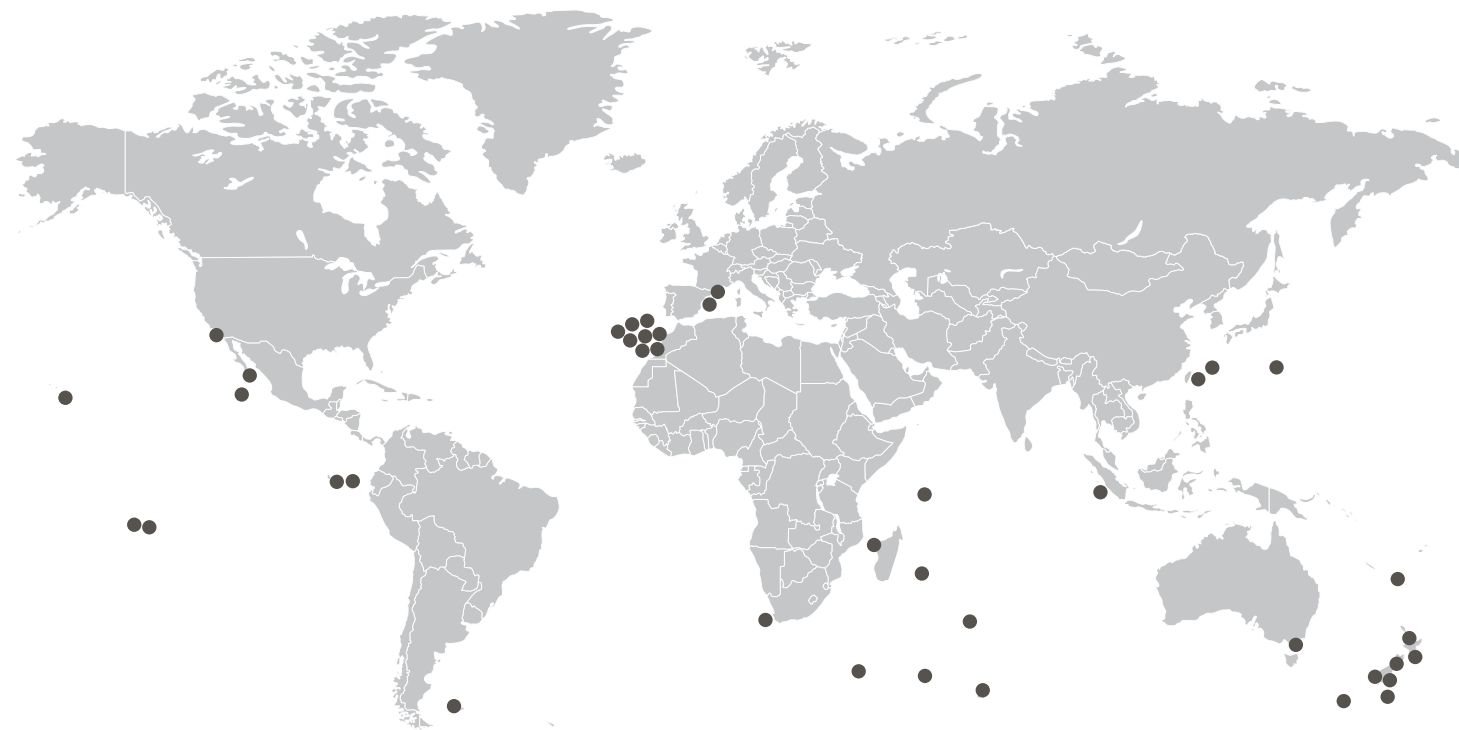
[FOTO: José Juan Hernández]
[FOTO PORTADA: Domingo Trujillo]

Las islas poseen una biodiversidad de gran valor que se caracteriza por presentar una elevada cantidad de especies endémicas¹. En estos ecosistemas, la introducción de especies exóticas invasoras se ha convertido en una de sus principales amenazas. De estas, los mamíferos se consideran uno de los grupos más dañinos, puesto que han estado involucrados en la extinción de numerosas especies nativas en islas^{2,3}. Los armiños *Mustela erminea*⁴, las mangostas *Herpetes spp.*⁵ o las ratas *Rattus spp.*^{6,7} depredan sobre una gran variedad de especies nativas de mamíferos, aves, reptiles e invertebrados, y provocan graves impactos en sus poblaciones. Sin embargo, una de las especies cuyo efecto sobre las faunas insulares ha sido más estudiado es el gato *Felis catus*⁸. Desde su domesticación a partir del gato silvestre africano *Felis silvestris lybica*, hace unos 9000 años⁹, el gato ha acompañado al ser humano en sus desplazamientos, y se han establecido poblaciones asilvestradas en la mayoría de las islas del

La alimentación de los gatos asilvestrados, tanto en ecosistemas insulares como continentales, incluye una gran variedad de presas, que van desde pequeños mamíferos, aves y reptiles, hasta invertebrados de mediano tamaño.

mundo donde ha sido introducido (un 5% del total de 179 000 islas que existen [Bernie R. Thershy, com. pers.]), incluso en los archipiélagos oceánicos más remotos^{2,10}. Una vez establecido en ellos, ha contribuido a la extinción de un gran número de especies de vertebrados endémicos^{8,11} y, por ello, es considerada una de las cien especies invasoras más perniciosas¹².

La estimación de los impactos que los gatos causan en las poblaciones de sus presas es inferida, principalmente, a partir del estudio de su dieta¹³. La alimentación de los gatos asilvestrados, tanto en ecosistemas insulares como continentales, incluye una gran variedad de presas, que van desde pequeños mamíferos, aves y reptiles, hasta invertebrados de mediano tamaño^{14,15}. Los gatos muestran un comportamiento elevadamente generalista y oportunista y funcionan como un depredador situado en lo más alto de la red trófica¹⁶, causando efectos devastadores^{2,8} sobre todo en poblaciones insulares de especies endémicas¹⁷⁻²⁰



[FIGURA 1] Localización de las islas donde se han realizado los estudios de la dieta del gato en la revisión global²¹.

La dieta de los gatos asilvestrados en islas: un contexto global

Los resultados obtenidos en el análisis de 72 estudios de la dieta de gatos asilvestrados llevados a cabo en 40 islas distribuidas por todo el mundo²¹, indican que, al menos, 265 especies (27 mamíferos, 130 aves, 34 reptiles, 3 anfibios, 2 peces y 69 invertebrados) constituyen el espectro trófico de su alimentación²¹. Este mamífero depreda sobre una gran variedad de presas de distinto tamaño (desde unos pocos gramos hasta casi dos kilos de peso), y las más frecuentes son pequeños mamíferos introducidos como conejos, ratas y ratones. Este tipo de presas, junto con las especies de mamíferos y aves nativas, aporta una mayor proporción a la biomasa total consumida. Cabe destacar además que, aunque los reptiles y los invertebrados no se tienen en cuenta en todos los estudios realizados, estas presas conforman, en muchas ocasiones, una proporción muy elevada en la dieta, mayor incluso que la de las aves o los mamíferos. Esto ocurre, sobre todo, en islas localizadas en zonas tropicales y subtropicales²¹. Los patro-

nes biogeográficos resultantes indican que el consumo de conejos está relacionado con la latitud, mientras que esta relación es negativa con respecto a la depredación sobre reptiles e invertebrados. Estas tendencias biogeográficas se podrían explicar por la elevada frecuencia de aparición de los conejos en la dieta en islas subantárticas, así como por la gran abundancia de reptiles e invertebrados en las islas tropicales y subtropicales²¹. Sin embargo, existen regiones insulares del mundo muy poco estudiadas, como el Caribe, Indonesia, Japón, Nueva Caledonia o la Polinesia Francesa, donde, sin duda, otras especies podrían verse influenciadas por la depredación de los gatos asilvestrados (figura 1).

Los resultados que se obtienen a partir del estudio de la dieta de los gatos asilvestrados en islas pueden ser, por sí solos, unos pobres indicadores de los impactos sobre las especies amenazadas. Estas suelen ser raras, presentan distribuciones restringidas y bajos tamaños poblacionales y, por ello, tienen menos probabilidades de ser incorporadas a la dieta⁷. Así, en el futuro se requiere que los estudios sobre la dieta de los gatos asilvestrados se realicen fundamentados en un mayor número de muestras, en localidades de distribución de especies amenazadas y en técnicas más modernas, basadas en el ADN²². Con estas últimas técnicas moleculares se posibilitará identificar individualmente tanto a las presas como a los gatos,

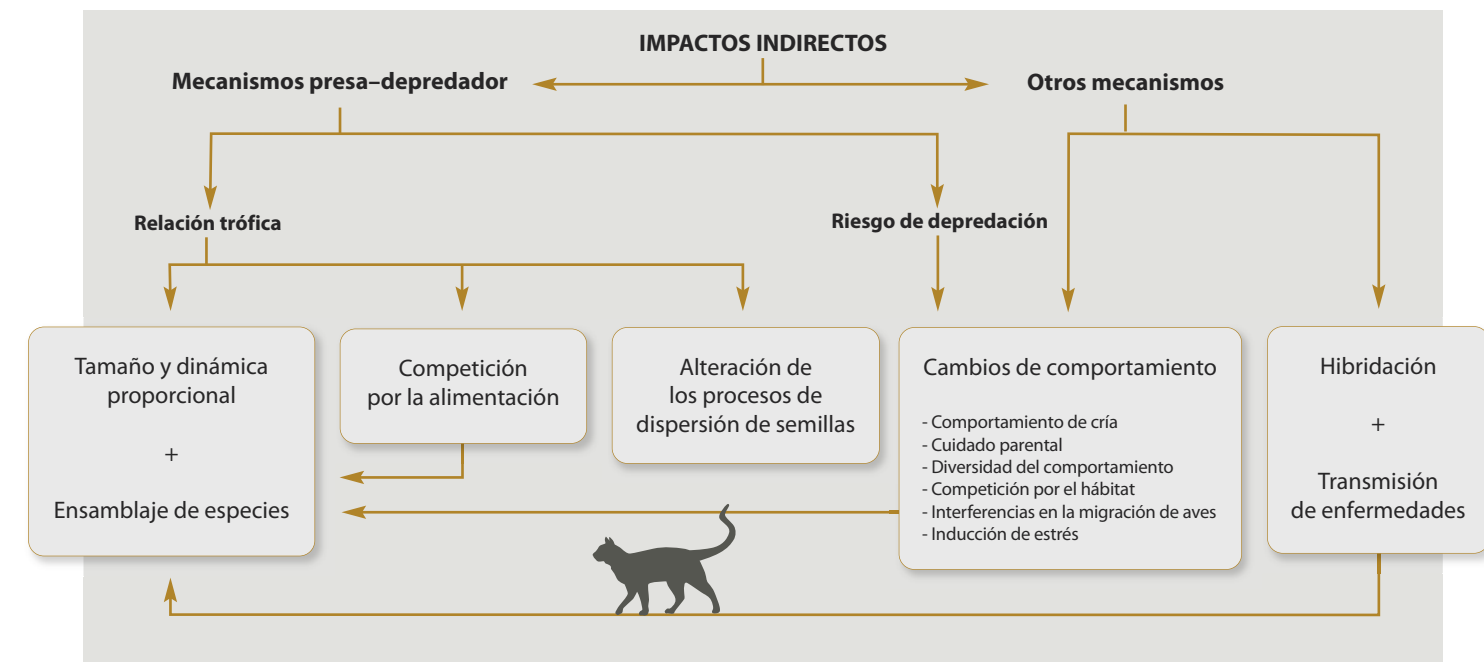
lo que permitirá conocer las preferencias tróficas de ciertos individuos con respecto a la población en general.

Impacto global de los gatos asilvestrados sobre especies insulares amenazadas

Para conocer el impacto real de los gatos asilvestrados en los ecosistemas insulares, se realizó una revisión en la que se analizaron unos quinientos trabajos de investigación (publicados o no). En ellos se establecía claramente que los gatos habían sido los causantes de cualquier tipo de efecto sobre las poblaciones insulares

de especies nativas de vertebrados amenazados. Siguiendo criterios internacionales de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN)²³, se constató que al menos 175 taxones de vertebrados (25 reptiles, 123 aves y 27 mamíferos) se encuentran amenazados o han sido extinguidos por o con la participación de los gatos en 120 islas de todo el mundo⁸. Si se comparan estos datos con los obtenidos en la revisión de la dieta²¹, se observa que, de las 179 especies de vertebrados detectadas, solo 29 (el 16%) estarían amenazadas según la UICN. Los reptiles sufrieron una mayor afección en islas del Caribe y del Atlántico, mientras que las aves y los mamíferos fueron los grupos más afectados en el Pacífico (figura 2). En general, los gatos asilvestrados han contribuido a la extinción de, al menos, el 14% ($n=33$, 2 reptiles, 22 aves y 9 mamíferos) de todas ($n=238$) las extinciones de vertebrados detectadas en el mundo desde el siglo XVI²³. Además, contribuyen a la amenaza del 8% ($n=38$) de las 464 especies consideradas en peligro crítico por la UICN⁸. No obstante, estos resultados podrían estar subestimados debido a que existen muchas lagunas

[FIGURA 2] Mapa de las islas donde se han detectado impactos de gatos asilvestrados a nivel global⁸.



en el conocimiento de su dieta y de sus impactos en regiones insulares con una elevada importancia para la biodiversidad mundial²¹. Además, existen otros tipos de impacto, diferentes a la depredación, relacionados con las cascadas tróficas, la competencia interespecífica, las enfermedades, los parásitos o la hibridación, que podrían estar causando problemas escasamente considerados hasta ahora^{12,24} (figura 3).

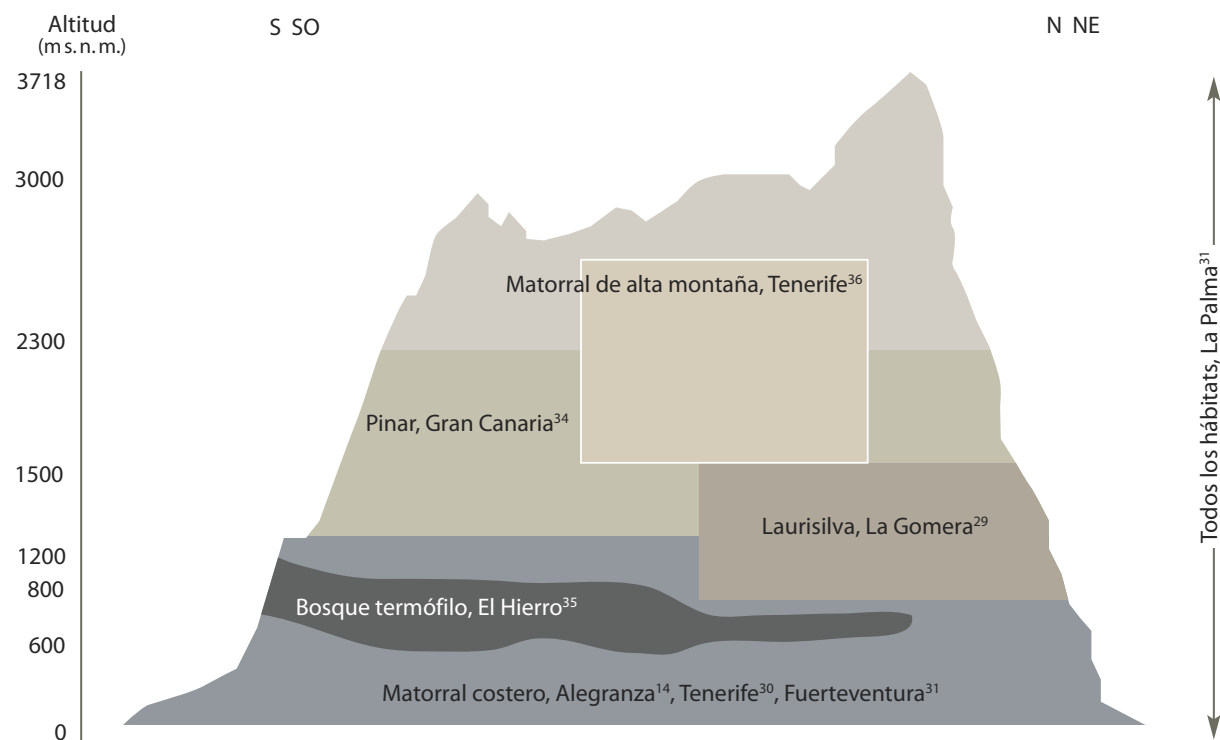
¿De qué se alimentan los gatos asilvestrados en Canarias?

Existen pocos datos sobre cuándo fueron introducidos los gatos en Canarias. Estudios zoológicos confirmaron la presencia de restos óseos en las cuevas de habitación aborigen de El Tendal y El Rincón en la isla de La Palma²⁵, lo que indicaría que fueron los aborígenes quienes trajeron los gatos. Sin embargo, dadas la escasez de estos indicios (12 en La Palma y 2 en Tenerife) y la ausencia total en otras islas, la presencia de este de-

predador en la época prehistórica debería confirmarse mediante la datación con radiocarbono^{26,27}. Independientemente de cuándo fueron introducidos, a partir de ese momento se asilvestraron en el medio natural de las islas, igual que en otros lugares del mundo²⁸. En la actualidad, se encuentran distribuidos en todas las islas del archipiélago incluida La Graciosa, aunque también ocuparon islotes de menor tamaño como Alegranza o Lobos, de donde han sido erradicados¹¹.

No fue hasta la década de 1980 que biólogos del Departamento de Biología Animal de la Universidad de La Laguna comenzaron a interesarse por los efectos que la depredación de los gatos asilvestrados podría estar ejerciendo en la precaria situación de conservación de algunas poblaciones de aves nidificantes en Canarias. Desde ese momento, se comenzaron a realizar los primeros estudios sobre su dieta en diferentes ambientes de las islas (figura 4). De ellos se ha determinado que en Canarias, como en otros ecosistemas insulares, su espectro trófico incluye, principalmente, a otros mamíferos introducidos (los cuales aportan la mayor parte de la biomasa consumida), además de a otras especies nativas de aves, reptiles e invertebrados²⁹⁻³⁶. A pesar de que existe un patrón general muy similar en todos los ecosistemas estudiados en

[FIGURA 3] Impactos causados por los gatos asilvestrados *Felis catus* sobre las poblaciones de las especies.



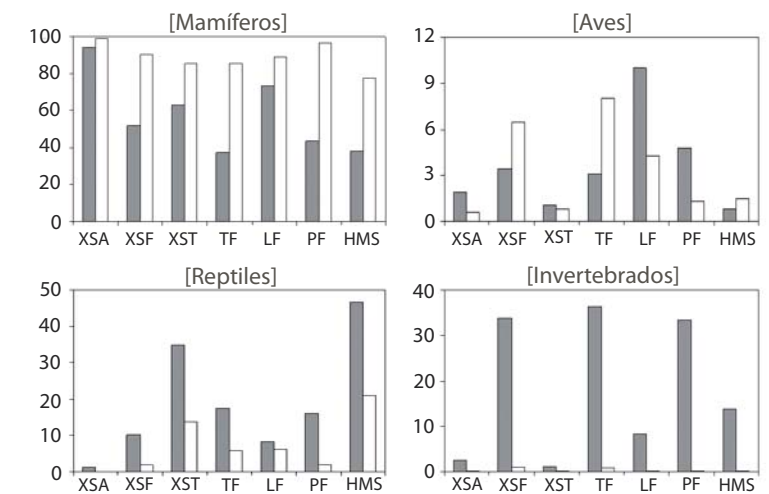
[FIGURA 4] Distribución altitudinal de los principales ecosistemas de Canarias donde se han desarrollado los estudios de la dieta del gato cimarrón.

Canarias, aparecen diferencias en cuanto a la frecuencia con que consume algunos tipos de presa en cada uno de ellos (figura 5). Los ratones son una presa muy común en el matorral costero^{18,30} y en la alta montaña³³. Sin embargo, en la laurisilva, donde los reptiles y los conejos presentan densidades de población bajas debido a la elevada humedad del

ambiente, las ratas *Rattus rattus*, que son muy abundantes, constituyen su presa principal^{29,33}. En el pinar fue relativamente abundante la presencia de grandes artrópodos porque en algunas islas existe de una gran abundancia de quilópodos del género *Scolopendra*, los cuales probablemente constituyen una presa apreciable en cuanto a la biomasa³⁴.

Algo similar se pudo comprobar en el estudio realizado en el bosque termófilo, donde la abundancia del escarabajo *Pimelia laevigata* (Tenebrionidae) se vio reflejada por su frecuencia de aparición en los grupos de excrementos analizados³⁵. Otro resultado llamativo fue la elevada frecuencia de aparición de reptiles en la alta montaña, una de las composiciones cuantitativas más importantes obtenidas en cualquiera de los estudios que se han realizado sobre la dieta del gato en todo el mundo³⁶.

En general, los patrones de la dieta del gato cimarrón en el archipiélago canario se pueden dividir en tres grupos diferenciados: uno correspondiente a la de la laurisilva, otro a la del bosque termófilo y un tercer grupo extenso que incluiría la del resto de hábitats. Las máximas diferencias halladas en la dieta del gato asilvestrado en Canarias se dieron entre los hábitats forestales (el pinar y el bosque termófilo frente a la laurisilva), lo que indica una heterogeneidad importante de la dieta en estos ambientes. Por otro lado, en los matorrales mostraron una dieta más especializada que en los hábitats forestales, en los que es más amplia. Cabe destacar que al comparar la dieta de los gatos en los distintos ecosistemas presentes en Canarias pero en una única isla³³, se encuentra un mayor solapamiento de la dieta en todos los ecosistemas. Esto es debido al efecto *fauna insular*, es decir, al efecto derivado de la diferente composición faunística presente en cada una de las islas estudiadas³².



[FIGURA 5] Dieta del gato cimarrón *Felis catus* en los principales ecosistemas de Canarias. XSA: matorral costero en el islote de Alegranza; XSF: matorral costero en Fuerteventura; XST: matorral costero en Tenerife; TF: bosque termófilo, El Hierro; LF: laurisilva, La Gomera; PF: Pinar, Gran Canaria; HMS: matorral de alta montaña, Tenerife.

Impactos de los gatos asilvestrados sobre especies amenazadas en Canarias

Como se ha comentado, los gatos asilvestrados han sido responsables directos de la extinción de numerosas especies en islas a lo largo de todo el mundo, incluidas especies endémicas de mamíferos, aves y reptiles⁸. El impacto de los gatos asilvestrados sobre las especies amenazadas de Canarias se estudió evaluando la abundancia relativa de cada especie en su dieta y considerando su estado actual de conservación³⁷. En todos los estudios de la dieta del gato en Canarias se ha identificado un total de 68 especies distintas (5 mamíferos, 16 aves, 15 reptiles y 32 invertebrados)³⁷, de las cuales solamente cuatro se consideran amenazadas en el mundo y están incluidas en la lista roja de la UICN²³: la tarabilla canaria *Saxicola dacotiae*, el lagarto gigante de El Hierro *Gallotia simonyi*, el lagarto canario moteado *Gallotia intermedia* y el lagarto gigante de La Gomera *Gallotia bravoana* (figura 7). En un contexto más local, además de estas especies, otras depredadas por el gato, como la pardela chica *Puffinus assimilis* y el pinzón azul de Gran Canaria *Fringilla polatzeki*, están recogidas como amenazadas tanto en el *Catálogo Canario de Especies Protegidas* como en el *Catálogo Español de Especies Amenazadas* (figura 8).

[FIGURA 6] Algunas especies amenazadas por los gatos asilvestrados en islas a nivel mundial según la UICN²³. [A] Iguana de Turcas y Caicos *Cyclura carinata*. [B] Petrel de Galápagos *Pterodroma phaeopygia*. [C] Rata canguro de San José *Dipodomys insularis*.



[FOTOS: Joseph Burgess, Alan Greensmith (www.ardea.com) y Troy L. Best (American Society of Mammalogy)]



[FIGURA 7]
Especies de reptiles endémicos amenazadas por los gatos asilvestrados en Canarias. [A] Lagarto gigante de El Hierro *Gallotia simonyi*. [B] Lagarto canario moteado *Gallotia intermedia*. [C] Lagarto gigante de La Gomera *Gallotia bravoana*.

[FOTOS: Nicolás Martín, Juan Carlos Rando y José Juan Hernández]

[FIGURA 8]
Algunas especies de aves nativas amenazadas por la depredación de gatos asilvestrados en Canarias. [A] Pinzón azul de Gran Canaria *Fringilla polatzeki*. [B] Tarabilla canaria *Saxicola dacotiae*. [C] Pardela chica *Puffinus assimilis*.

[FOTOS: Domingo Trujillo y Nicolás Martín]



Los gatos domésticos causan estragos en las poblaciones de especies nativas en islas.

[FOTO: Fabrice Brecias]
[ÚLTIMA FOTO: Beneharo Rodríguez]

Conclusiones

A pesar de que los gatos asilvestrados se alimentan principalmente de otras especies de mamíferos introducidos, suponen una grave amenaza para la conservación de la fauna nativa de Canarias. No obstante, hay que considerar que este impacto sobre las especies amenazadas puede mitigarse, mediante su control, o resolverse, si la erradicación es viable en el medio natural (islas de limitada extensión)^{11,37}. Así ha ocurrido en el caso de algunos islotes importantes para algunas especies de aves marinas^{38,39}.

Durante los últimos años, en Canarias se han llevado a cabo algunos esfuerzos para manejar y controlar a los gatos cimarrones³⁷. Sin embargo, se considera necesario reforzar estas medidas de conservación sobre todo en aquellas áreas de las islas de Tenerife, La Gomera y El Hierro en las que los lagartos gigantes están todavía presentes. Además, algunas zonas donde los gatos están afectando a especies de

aves amenazadas deberían gestionarse también en este sentido. No obstante, en el caso de que se pretendan erradicar o controlar los gatos en las islas es importante tener en cuenta la presencia de otras especies introducidas como ratas, ratones y conejos con el fin de evitar los problemas derivados del efecto conocido como liberación del mesodepredador⁴⁰; es decir, que la eliminación de los gatos podría provocar un aumento de las poblaciones de las presas introducidas, las cuales podrían causar efectos tanto o más perniciosos en el medio natural que los causados por la presencia del propio gato⁴¹.

En todo caso, cualquier actuación que se pretenda realizar en este sentido debería llevar aparejada una importante campaña divulgativa y de concienciación de la población acerca de los efectos de los gatos asilvestrados sobre las especies amenazadas, y que permita priorizar el manejo de las poblaciones de especies exóticas invasoras en las islas en las que exista un mayor riesgo para la conservación de la biodiversidad en los ecosistemas insulares⁴². []

A pesar de que los gatos asilvestrados se alimentan principalmente de otras especies de mamíferos introducidos, suponen una grave amenaza para la conservación de la fauna nativa de Canarias.

AGRADECIMIENTOS

Ninguno de los estudios de campo realizados sobre la dieta y otros aspectos de la biología de los gatos asilvestrados en Canarias ha recibido ayuda o fondos específicos de la Administración pública. Sin embargo, se ha contado con la inestimable ayuda de numerosos investigadores, coautores de muchos de los trabajos publicados, a quienes se agradece especialmente su participación y su preocupación por la conservación de nuestra biodiversidad. Los trabajos correspondientes a las revisiones globales han sido apoyados por varios proyectos de la Unión Europea: CGL-2004-0161 BOS cofinanciado por el Ministerio de Ciencia y Educación y la institución francesa DIREN PACA a través de un proyecto LIFE Naturaleza (ref. LIFE03NAT/F000105), la Agencia Nacional de Investigación (*ALIENS project*) y el MEDAD (*ECOTROPIC programme*). Además, Elsa Bonnaud disfrutó de una beca posdoctoral CR PACA. Félix González y Juan Carlos Rando revisaron una primera versión del manuscrito, y aportaron interesantes comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 MYERS, N; RA MITTERMEIER; CG MITTERMEIER y otros: «Biodiversity hotspots for conservation priorities». *Nature*, 2000, vol. 403, n.º 6772, pp. 853-858.
- 2 COURCHAMP, F; JL CHAPUIS y M PASCAL: «Mammal invaders on islands: impact, control and control impact». *Biological Reviews*, 2003, vol. 78, n.º 3, pp. 347-383.
- 3 HUME, JP y M WALTERS: *Extinct Birds*. Bloomsbury Academic, 2012.
- 4 CUTHBERT, R y LS DAVIS: «Adult survival and productivity of Hutton's Shearwaters». *Ibis*, 2002, vol. 144, n.º 3, pp. 423-432.
- 5 HAYS, WT y S CONANT: «Biology and Impacts of Pacific Islands Invasive Species. 1. A Worldwide Review of Effects of the Small Indian Mongoose, *Herpestes javanicus* (Carnivora: Herpestidae)». *Pacific Science*, 2007, vol. 61, n.º 1, pp. 3-16.
- 6 JONES, HP; BR TERSHY; ES ZAVALA y otros: «Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review». *Conservation Biology*, 2008, vol. 22, n.º 1, pp. 16-26.
- 7 TOWNS, DR; IAE ATKINSON y CH DAUGHERTY: «Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated?» *Biological Invasions*, 2006, vol. 8, n.º 4, pp. 863-891.

- 8 MEDINA, FM; E BONNAUD; E VIDAL y otros: «A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates». *Global Change Biology*, 2011, vol. 17, n.º 11, pp. 3503-3510.
- 9 DRISCOLL, CA; M MENOTTI-RAYMOND; AL ROCA y otros: «The Near Eastern origin of cat domestication». *Science*, 2007, vol. 317, n.º 5837, pp. 519-523.
- 10 HILTON, GM y RJ CUTHBERT: «The catastrophic impact of invasive mammalian predators on birds of the UK Overseas Territories: a review and synthesis». *Ibis*, 2010, vol. 152, n.º 3, pp. 443-458.
- 11 NOGALES, M; A MARTÍN; BR TERSHY y otros: «A review of feral cat eradication on islands». *Conservation Biology*, 2004, vol. 18, n.º 2, pp. 310-319.
- 12 LOWE, S; M BROWNE; S BOUDJELAS y M DE PORTER: *100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database*. ISSG SSC IUCN, 2000.
- 13 FITZGERALD, BM y DC TURNER: «Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations», en TURNER, DC y P BATESON (eds.): *The domestic cat: The biology of its behaviour*, 2nd edition. Cambridge University Press, 2000, pp. 151-175.
- 14 KONECNY, MJ: «Food habits and energetics of feral house cats in the Galapagos Islands». *Oikos*, 1987, vol. 50, n.º 1, pp. 24-32.
- 15 VAN AARDE, RJ: «The diet and feeding behaviour of feral cats, *Felis catus* at Marion Island». *South African Journal of Wildlife Research*, 1980, vol. 10, n.º 3-4, pp. 123-128.
- 16 NOGALES, M; JL RODRÍGUEZ; G DELGADO y otros: «The diet of feral cats (*Felis catus*) on Alegranza Island (North of Lanzarote, Canary Islands)». *Folia Zoologica*, 1992, vol. 41, pp. 209-212.
- 17 MELLINK, E: «The status of *Neotoma anthonyi* (Rodentia, Muridae, Cricetinae) of Todos Santos Islans, Baja California, Mexico». *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 1992, vol. 91, n.º 3, pp. 137-140.
- 18 JONES, E: «Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.), (Carnivora: Felidae) on Macquarie Island». *Australian Wildlife Research*, 1977, vol. 4, n.º 3, pp. 249-262.
- 19 PONTIER, D; L SAY; F DEBIAS y otros: «The diet of feral cats (*Felis catus* L.) at five sites on the Terra Grande, Kerguelen archipe-

- lago». *Polar Biology*, 2002, vol. 25, pp. 833-837.
- 20 IVERSON, JB: «The impact of feral cats and dogs on populations of the West Indian rock iguana, *Cyclura carinata*». *Biological Conservation*, 1978, vol. 14, n.º 1, pp. 63-73.
- 21 BONNAUD, E; FM MEDINA; E VIDAL y otros: «The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies». *Biological Invasions*, 2011, vol. 13, n.º 3, pp. 581-603.
- 22 BONNAUD, E; D ZARZOSO-LACOSTE; K BOURGEOIS y otros: «Top-predator control on islands boosts endemic prey but not mesopredator». *Animal Conservation*, 2010, vol. 13, n.º 6, pp. 556-567.
- 23 UICN: 2008 IUCN Red List of Threatened Species.
- 24 MEDINA, FM; E BONNAUD; E VIDAL y M NOGALES: «Underlying impacts of invasive cats on islands: not only a question of predation». *Biodiversity and Conservation*, 2014, vol. 23, n.º 2, pp. 327-342.
- 25 PAIS-PAIS, FJ: *La economía de producción en la prehistoria de la isla de La Palma: la ganadería. Estudios Prehispánicos 3*. Dirección General de Patrimonio Histórico. Gobierno de Canarias, 1996.
- 26 RANDO, JC: «Protagonistas de una catástrofe silenciosa: los vertebrados extintos de Canarias». *El Indiferente*, 2003, n.º 14, pp. 4-15.
- 27 RANDO, JC; JA ALCOVER; JF NAVARRO y otros: «Chronology and causes of the extinction of the Lava Mouse, *Malpaisomys insularis* (Rodentia: Muridae) from the Canary Islands». *Quaternary Research*, 2008, vol. 70, n.º 2, pp. 141-148.
- 28 TOOD, NB: «Cats and commerce». *Scientific American*, 1977, vol. 237, n.º 5, pp. 100-107.
- 29 NOGALES, M y FM MEDINA: «A review of the diet of feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) on the Canary Islands, with new data from the laurel forest of La Gomera». *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 1996, vol. 61, n.º, pp. 1-6.
- 30 MEDINA, FM y M NOGALES: «Dieta del gato cimarrón (*Felis catus* L.) en el piso basal del Macizo de Teno (Noroeste de Tenerife)». *Doñana Acta Vertebrata*, 1993, n.º 20, pp. 291-297.
- 31 MEDINA, FM; M LÓPEZ-DARIAS; M NOGALES y R GARCÍA: «Food habits of feral cats (*Felis silvestris catus* L., 1758) in insular semiarid environments (Fuerteventura, Canary Is-



- lands)». *Wildlife Research*, 2008, vol. 35, pp. 162-169.
- 32 NOGALES, M y FM MEDINA: «Trophic ecology of feral cats (*Felis silvestris f. catus*) in the main environments of an oceanic archipelago (Canary Islands): an updated approach». *Mammalian Biology*, 2009, vol. 74, n.º 3, pp. 169-181.
- 33 MEDINA, FM; R GARCÍA y M NOGALES: «Feeding ecology of feral cats on a subtropical heterogeneous oceanic island (La Palma, Canarian Archipelago)». *Acta Theriologica*, 2006, vol. 51, n.º 1, pp. 75-83.
- 34 SANTANA, F; A MARTÍN y M NOGALES: «Datos sobre la alimentación del gato cimarrón (*Felis catus* Linnaeus, 1758) en los montes de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria)». *Vieraea*, 1986, n.º 16, pp. 113-117.
- 35 NOGALES, M; A MARTÍN; G DELGADO y K EMMERSON: «Food spectrum of the feral cat (*Felis catus* L., 1758) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Islands)». *Bonner zoologische Beiträge*, 1988, vol. 39, n.º 1, pp. 1-6.
- 36 NOGALES, M; M ABDOLA; C ALONSO y V QUIJIS: «Premières données sur l'alimentation du chat haret (*Felis catus* L., 1758) du Parc National du Teide. Ténérife (Iles Canaries)». *Mammalia*, 1990, vol. 54, pp. 189-196.

- 37 MEDINA, FM y M NOGALES: «A review on the impacts of feral cats (*Felis silvestris catus*) in the Canary Islands: implications for the conservation of its endangered fauna». *Biodiversity and Conservation*, 2009, vol. 18, n.º 4, pp. 829-846.
- 38 CAMPBELL, KJ; G HARPER; D ALGAR y otros: «A review of feral cat eradication on islands», en VEITCH, CR; MN CLOUT y DR TOWNS (eds.): *Island Invasives: Eradication and management. Proceedings of the International Conference on Islands Invasives*. IUCN, 2011, pp. 37-46
- 39 KEITT, BS y BR TERSHY: «Cat eradication significantly decreases shearwater mortality». *Animal Conservation*, 2003, vol. 6, pp. 307-308.
- 40 COURCHAMP, F; M LANGLAIS y G SUGIHARA: «Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect». *Journal of Animal Ecology*, 1999, vol. 68, n.º 2, pp. 282-292.
- 41 BERGSTROM, DM; A LUCIEER; K KIEFER y otros: «Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island». *Journal of Applied Ecology*, 2009, vol. 46, n.º 1, pp. 73-81.
- 42 NOGALES, M; E VIDAL; FM MEDINA y otros: «Feral cats and biodiversity conservation: the urgent prioritization of island management». *Bioscience*, 2013, vol. 63, n.º 10, pp. 804-810.

LOS AUTORES

Félix Manuel Medina es doctor en Ciencias Biológicas y desarrolla su labor científica en torno a los efectos de los gatos cimarrones y otras especies exóticas invasoras en ecosistemas insulares.

Elsa Bonnaud es doctora en Ciencias Biológicas y profesora en la Universidad de París-Sub 11, dentro del equipo de Ecología de Poblaciones y Comunidades de la Unidad de Ecología, Sistemática y Evolución.

Eric Vidal es doctor en Ciencias Biológicas y profesor en la Universidad de Marsella.

Manuel Nogales es investigador científico del IPNA-CSIC.

CITA RECOMENDADA

MEDINA, FM; E BONNAUD; E VIDAL y M NOGALES: «Gatos en islas: un problema global de conservación». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 142-153.



[EXPANSIÓN POBLACIONAL, MIGRACIÓN Y GUERRA DE SEXOS]

LA ECOLOGÍA DE LAS AGUJAS COLINEGRAS DE ISLANDIA

**The ecology of Icelandic black-tailed godwits:
population expansion, migration and the war of the sexes.**

The Icelandic black-tailed godwit, *Limosa limosa islandica* is one of the few migratory wader species currently experiencing a population increase. This demographic expansion has resulted in the colonization of new areas across the range, and in its native Iceland, this pattern was recorded with great detail allowing the study of demographic process operating during range expansion. Using a range wide tracking programme of individual godwits supported by the contributions of volunteer observers throughout Europe, the expansion of this population could also be studied during the non-breeding season. This research covered several issues such as migration, winter site choice and sex specific differences in winter habitat use. In this article we review a decade of research on this population and highlight the most important contributions to the fields of population and migration ecology, applied conservation and public engagement that stem from the wealth of knowledge gathered during these studies.

JOSÉ A. ALVES, TÓMAS G. GUNNARSSON Y JENNIFER A. GILL

Fotografía:
BJÖRN GUDMUNDSSON y TÓMAS G. GUNNARSSON



[FIGURA 1]
Mapa de Islandia indicando las décadas aproximadas en que diferentes partes de la isla fueron colonizadas durante el siglo xx. Las áreas delimitadas con línea azul representan glaciares. Adaptado de Gunnarsson y otros².

Bandada de *Limosa limosa* en abril, recién llegada a Islandia en la bahía de Álftafjörður, uno de los puntos más importantes de llegada de la especie a la costa este.

A comienzos del pasado siglo xx, Islandia todavía formaba parte del reino de Dinamarca, pero ya por aquellas fechas sus recursos terrestres, antaño muy abundantes y diversos, habían sido reducidos drásticamente. Esto ocurrió debido a diez siglos de deforestación continuada y de un pastoreo intensivo, que se iniciaron con la llegada de las tribus vikingas en el siglo ix. Aun así, su localización geográfica en el Atlántico Norte le confiere cada año una espectacular explosión de vida durante el verano, pues atrae un gran número de mamíferos marinos y miles de aves marinas y limícolas. De esta manera, Islandia es conocida mundialmente por albergar la colonia de

aves marinas más grande de Europa (Látrabjarg), que se extiende a lo largo de 14 km de acantilado y acoge cada año a más de 800 000 parejas reproductoras¹. Hoy en día se cree que el incremento y expansión de algunas especies de limícolas ha sido favorecido por la creación de grandes áreas abiertas, debido a la extirpación de las florestas originales, así como al establecimiento de un clima más benigno durante el siglo xx. Una de las especies beneficiadas por este cambio es la protagonista de este artículo, la aguja colinegra islandesa *Limosa limosa islandica*.

A principios del siglo xx la población total se encontraba reducida a unos 5000 indivi-

A principios del siglo xx la población total se encontraba reducida a unos 5000 individuos, y su área de reproducción estaba limitada a una pequeña zona en la costa sudeste de la isla.

duos, y su área de reproducción estaba limitada a una pequeña zona en la costa sudeste de la isla. Siendo una especie desconocida para la gran mayoría de los habitantes, su llamativo diseño morfológico, definido por un pico naranja largo y recto, y un plumaje nupcial de color naranja intenso, permitió documentar con sorprendente precisión su expansión poblacional en la isla gracias a la desinteresada contribución de los ciudadanos islandeses, particularmente de los agricultores, quienes tenían por costumbre registrar la presencia de esta *rara avis* en sus tierras². Pasados cien años, la población ya se reproduce por casi todas las zonas costeras del país, con una población estimada de 47 000 individuos³. Una vez documentada la expansión poblacional, esta especie ha servido como modelo de estudio a los investigadores para comprender los procesos que determinan la dinámica de poblaciones en las aves migratorias.

Expansión poblacional a lo largo de todo el rango de distribución

En primer lugar, una vez obtenidos los datos colectados durante un siglo, se trató de averiguar los factores que más estaban influyendo en la colonización de nuevas áreas geográficas en la isla. Los resultados de este análisis demostraron que el tamaño de la cuenca hidrográfica es más importante para el proceso de colonización de la isla que la proximidad a zonas previamente colonizadas. En otras palabras, las grandes cuencas hidrográficas son colonizadas en primer lugar, y solo más tarde lo

son las cuencas de menor tamaño². Paralelamente, se descubrió que las agujas islandesas suelen elegir dos tipos de hábitats de reproducción: las marismas costeras (donde la vegetación dominante son las gramíneas y *sedges Carex spp.*) y los *dwarf birch bogs* (hábitats de zonas húmedas en el interior, donde la vegetación arbustiva es la más abundante)⁴. No obstante, estos dos tipos de hábitat presentan entre sí diferencias significativas con relación a la disponibilidad de alimento, factor que se asocia a diferencias en el éxito reproductor. Así, los hábitats de marismas, con un éxito reproductor más elevado, se consideran de mejor calidad que los *bogs*². Como los hábitats de marismas son proporcionalmente más abundantes en las grandes cuencas hidrográficas, el patrón de colonización se interpreta como la consecuencia de una localización más fácil de nuevas áreas reproductoras de mejor calidad. Este proceso de colonización de las áreas de más calidad con consecuencias en el éxito reproductor se denomina *efecto de amortiguamiento*, es decir, un patrón que regula la demografía de las poblaciones, y que en este sistema encuentra no uno, sino dos ejemplos.

Siendo esta una especie migratoria, parecería lógico deducir que el incremento del ta-

maño poblacional en Islandia tendría que tener un reflejo en el aumento del número de individuos invernantes a lo largo de su rango de distribución. Y así fue. La progresión fue rápidamente registrada en el Reino Unido, donde se vienen desarrollando desde los años setenta del pasado siglo xx conteos sistemáticos y mensuales en los humedales. Con estos datos fue posible determinar que la tasa de incremento no era idéntica en todos los estuarios donde las agujas islandesas invernán. Así, y de forma similar a la expansión en Islandia, los estuarios con más disponibilidad de alimento y, por tanto, de mejor calidad, presentaban una tasa de aumento menor que los estuarios con menos disponibilidad de alimento y, por ende, de peor calidad⁵. Además, los individuos que invernán en estuarios de mejor calidad presentan una tasa de supervivencia más alta que sus conespecíficos que invernán en estuarios de peor calidad, soportando así un patrón de efecto de amortiguamiento también durante el periodo de invernada⁵.

Este interesante resultado obtenido en el Reino Unido habría sido más difícil de determinar en otras áreas de invernada, ya que, al contrario de lo que sucede en las islas británicas,

Hembra en un área de reproducción. El plumaje nupcial de las hembras es considerablemente menos colorido que el de los machos. La proximidad a pequeñas charcas de agua dulce es una característica del hábitat de nidificación de la especie.



[Una población migratoria nativa de islas]

La aguja islandesa *Limosa limosa islandica* es una de las tres subespecies descritas de aguja colinegra, un ave limícola migratoria de medio porte que se distribuye por toda la zona paleártica. Como indica su nombre, estas aves poseen una barra negra en las plumas caudales muy conspicua que, junto con su recto y largo pico, permiten identificarla fácilmente. La población islandesa se caracteriza por ser más pequeña que la subespecie nominal *Limosa limosa limosa*, así como por su plumaje reproductor con

tonos más intensos: el color naranja discurre desde la cabeza hasta la zona abdominal, y las barras negras en el pecho y el abdomen están bien marcadas. Esta población se reproduce casi exclusivamente en Islandia, aunque existen pequeños núcleos en las islas Lofoten (Noruega), Feroe (Dinamarca) y Shetlands (Reino Unido). Durante la época no reproductora estas aves se distribuyen por las zonas húmedas costeras de Europa occidental, desde el norte de las islas británicas hasta el sur de la península

ibérica. Utilizando su largo pico, las agujas colinegras se alimentan mayoritariamente de invertebrados bentónicos (particularmente de bivalvos, poliquetos y gasterópodos), muy comunes en los estuarios. En algunas áreas, particularmente en el norte del rango de invernada (Reino Unido), las agujas islandesas también se alimentan en pastos inundados, buscando en el suelo lombrices *Lumbricus spp.* y larvas de varias especies de insectos.

las otras áreas de invernada también son utilizadas por la otra subespecie de aguja colinegra *Limosa limosa limosa* la cual no se reproduce en Islandia. Estas presentan un plumaje invernal idéntico al de la limosa islandesa, lo que imposibilita su identificación en el campo, si bien esta misma circunstancia permitirá realizar otros análisis de dinámicas poblacionales en las zonas de solapamiento.

La invernada en los límites más meridionales

Las limosas islandesas que viajan más lejos suelen pasar el invierno en zonas húmedas costeras de la península ibérica, particularmente en los estuarios. Al contrario que la población que se reproduce en Islandia, la que se reproduce en la Europa continental (particularmente en los Países Bajos y Alemania) presenta una tendencia poblacional negativa, con un descenso estimado del 25% desde los años noventa. Como comentamos anteriormente, durante esta época las dos poblaciones de agujas poseen un patrón de coloración idéntico de las plumas grises y blancas, lo dificulta enormemente la identificación de ambas subespecies y, por tanto, de los factores que afectan a cada una de estas poblaciones en su área de solapamiento invernal en la península ibérica. A pesar de esta dificultad, la preocupante disminución

Macho adulto de aguja islandesa en plumaje nupcial.

[Programa de marcaje y seguimiento individual: la ciencia accesible a la sociedad]

Desde tiempos inmemoriales la migración de las aves ha fascinado a la mente humana. El método científico habitual que se usa para estudiar los movimientos estacionales de las especies migratorias es la captura y el marcado de individuos con anillas metálicas (anillamiento). Cada anilla posee un código único y en posterior recapturas permite determinar su edad (en algunas ocasiones), origen y destino. Las patas largas de las limícolas, adaptadas para caminar en varios tipos de fango (del más fino al más espeso), hacen además posible la colocación de más de una ani-

lla sin perjudicar al individuo. Así, en combinación con la preceptiva anilla metálica, los investigadores pueden usar anillas de varios colores, lo que permite también crear combinaciones de colores únicas para cada individuo. Estas anillas de color facilitan identificar visualmente cada ave sin necesidad de capturarla de nuevo. Puesto que el equipamiento óptico está al alcance de cualquier persona interesada, y, aprovechando la enorme popularidad que el avistamiento de aves siempre ha tenido entre los miembros de la comunidad ornitológica, los investigadores

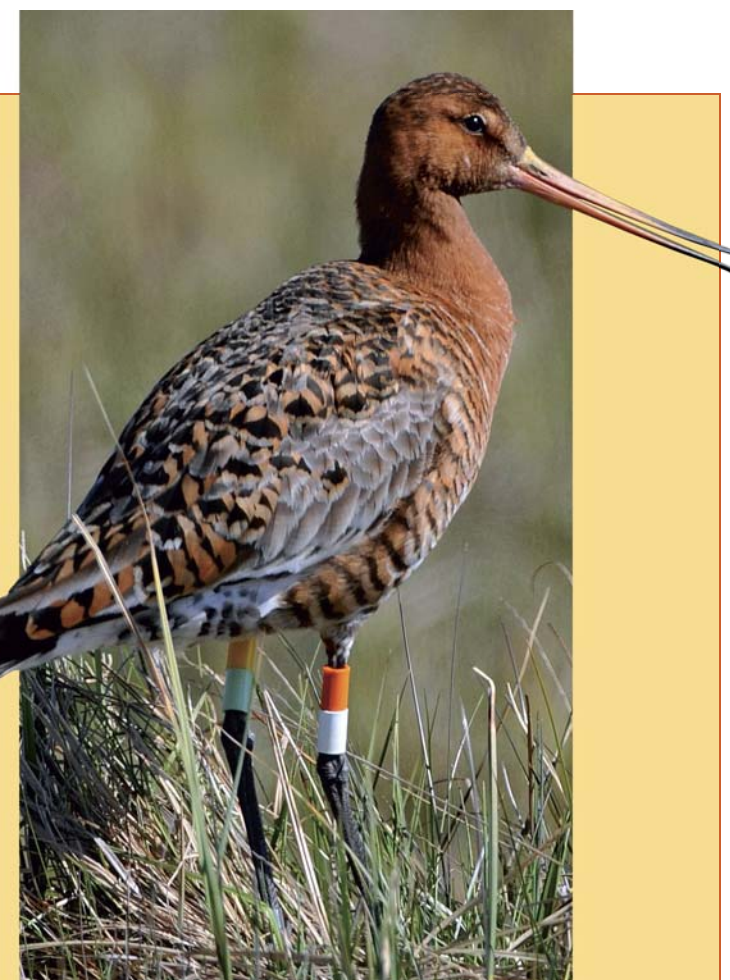
de las agujas islandesas rápidamente percibieron las ventajas de involucrar al público general en sus investigaciones. Con este objetivo crearon un vasto programa de participación voluntaria para el seguimiento de estas aves a lo largo de todo el rango de distribución. Actualmente hay más de 2000 observadores que regularmente registran aves anilladas e informan por correo electrónico a los investigadores de la combinación de colores observada en las agujas islandesas. Cada registro recibido se verifica y, una vez confirmada la lectura correcta, se introduce

en una base de datos. Además, el observador recibe directamente del investigador un historial completo de todas las agujas que haya registrado (tabla 1). Esta información permite a los investigadores no solo estudiar la migración de estas aves, sino analizar otras cuestiones, como, por ejemplo, estimar las tasas de supervivencia o determinar qué zonas son más o menos utilizadas durante la época de invernada.

La participación de voluntarios en este proyecto incluye también actividades de captura y anillamiento de agujas

islandesas. Todos los años se capturan y anillan tanto en las zonas de reproducción como en las de paso e invernada, lo que permite que se mantenga cerca del 2 % de la población total anillada y, por tanto, se garantice un seguimiento de esta población continuado en el tiempo. Pero este proyecto no solo implica investigación. Además de la parte científica, en paralelo se desarrolla un proyecto de educación ambiental en las escuelas próximas a las zonas ocupadas por las agujas islandesas en el que alumnos de distintos países se ponen en contacto por medio de las aves. Una conexión particularmente activa se ha esta-

blecido entre los alumnos de una escuela irlandesa (en Cork) y los de una islandesa (en Siglufjörður). Además, con la supervisión de los investigadores, los alumnos islandeses participan cada verano en acciones de captura y anillamiento de agujas en Islandia. Muchas de ellas viajan hasta la costa del sur de Irlanda para pasar el invierno, por lo que los alumnos irlandeses visitan regularmente varios estuarios y, con el apoyo de observadores locales, buscan las agujas marcadas en Islandia. No en pocas ocasiones han encontrado los mismos individuos anillados por sus compañeros de Islandia.



Aguja islandesa con una combinación individual de anillas de color.

de la población continental hizo que la comunidad científica buscara formas de investigar la ecología de estas aves. Para ello, se empezaron a marcar con anillas de colores también a las agujas continentales y así fue posible determinar que las dos poblaciones también se segregan durante el invierno en hábitats distintos de Iberia⁶. De esta manera, las agujas islandesas prefieren hábitats de agua salina (zona intermareal, salinas y marismas), mientras que las agujas continentales seleccionan hábitats de agua dulce (particularmente arrozales). Así, de todas las agujas que se observan en estuarios, el 76 % pertenece a la población islandesa mientras que de las agujas que utilizan los arrozales, el 90 % pertenece a la población continental⁶. Estos resultados pusieron de manifiesto una insuficiencia en los esfuerzos de conservación de la población continental,

ya que, al contrario que las áreas de estuario, los hábitats de arrozal no tienen ninguna protección legal e incluso son áreas activas de caza, aportando, consecuentemente, un nivel de perturbación adicional.

Aunque los hábitats utilizados por la mayoría de las agujas islandesas que invernán en Iberia están legalmente protegidos, estas aves tienen que lidiar con otro tipo de dificultades. Concretamente, tienen que realizar el vuelo de regreso a Islandia, que es considerablemente más largo que el vuelo de sus compañeras que invernán en áreas más cercanas, como sucede con las poblaciones de Francia y Reino Unido. Curiosamente, y contradiciendo el paradigma establecido que predice que los individuos que invernán más cerca de sus territorios reproductores adquieren una ventaja en la época reproductora puesto que serían los primeros

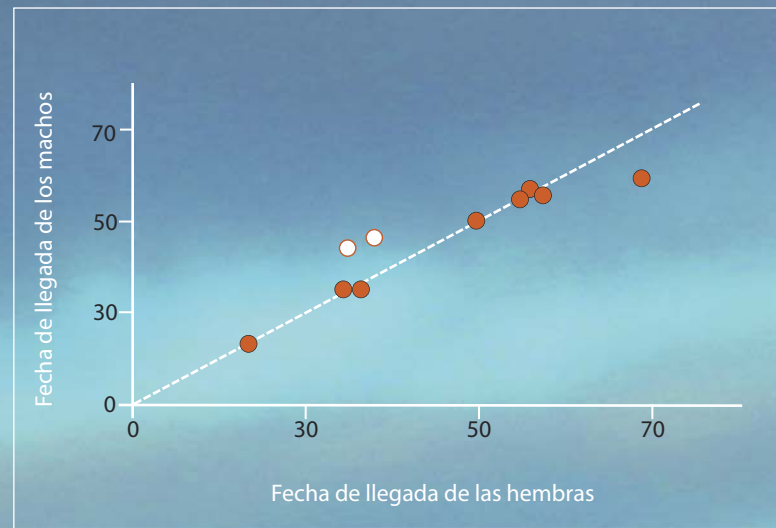
en ocupar esas áreas, las agujas islandesas que invernán en Portugal suelen llegar a Islandia al mismo tiempo o incluso antes que las agujas islandesas que invernán en áreas más cercanas⁷. Pero, ¿cuál será el motivo de este comportamiento tan alejado de lo documentado con otras especies?

La migración de retorno a su isla en medio del Atlántico Norte: ¡Islandia!

En la segunda mitad de abril, las aves limícolas migratorias empiezan a llegar a Islandia. Como en esa época las temperaturas son todavía próximas a 0 °C y muchas áreas de reproducción están todavía congeladas, las aves limícolas tienden a congregarse en estuarios abrigados del viento y próximos a zonas con actividad geotérmica (con temperaturas un poco más agradables) donde pueden encontrar alimento. Con el propósito de determinar la fecha de llegada de las agujas islandesas se inició en 1999 un programa de monitorización de los estuarios islandeses que cubriera las costas oeste, sur y este de la isla. Gracias a la combinación única de anillas de color de cada individuo se pudo averiguar que las agujas provenientes de las zonas más alejadas de Islandia solían alcanzar la isla antes que aquellas agujas que venían de localidades más próximas. El

[FIGURA 2]

Fecha de llegada de diez parejas de agujas islandesas (días desde el 31 de marzo). La línea indica fechas de llegada idénticas ($x=y$). En los dos casos en que los machos llegaron después que sus hembras (círculos blancos), estas ya habían formado pareja con otro macho. Adaptado de Gunnarsson y otros².



Pareja de aguja colinegra islandesa que se reencuentra en Islandia después de pasar el invierno en distintos lugares de Europa.

[Juntos para toda la vida... en Islandia]

Las agujas colinegras suelen establecer parejas para toda la vida y en las que es la hembra quien elige. Cambiar de pareja implicaría para las hembras cambiar de territorio y para los machos, arriesgarse a que la nueva hembra tenga menos éxito reproductor

que la anterior pareja. Por tanto, el divorcio normalmente comportaría muchos más costes reproductores que beneficios, y se evitaba. Como esta especie se reproduce muy cerca del Ártico, su época de reproducción es relativamente corta y las parejas que empiezan

la cría tarde pueden acabar teniendo menos probabilidades de conseguir criar sus pollos con éxito (hasta que puedan volar) y que puedan marcharse de Islandia a tiempo de evitar el clima frío. Consecuentemente, las agujas islandesas tienen una presión

temporal que no les permite mucho margen para juegos de emparejamiento y así predomina, al igual que en otras especies, que, una vez se establece la pareja, esta se mantiene unida durante estaciones reproductoras sucesivas. Además, esto permitiría conjeturar que, como otras especies, la pareja podría pasar el periodo invernal también junta o en localidades muy próximas. Sin embargo,

cuando se estudió esta hipótesis obtuvimos un resultado distinto: de las 14 parejas analizadas, ¡ninguno de los miembros de la pareja inverna en el mismo país! La distancia media entre localidades de invernada para miembros de la misma pareja fue de 955 km, con un rango de 49 km hasta 1946 km¹⁰. Independientemente de este resultado, lo que sí comprobamos es que las parejas son capaces de sin-

cronizar su llegada a los territorios de reproducción, de tal forma que el tiempo de llegada de uno y otro solo dista una media de tres días¹⁰. De hecho, en tres casos en los que la pareja tardó más de ocho días en llegar, dos cambiaron de pareja, lo que sugiere la importancia de llegar sincronizados para iniciar la época reproductora.

análisis de estos datos claramente indicaba que nuestras sospechas eran correctas y particularmente evidentes para los machos, que deben sufrir una mayor presión selectiva para ocupar los territorios reproductores antes que otros machos competidores. Entonces, propusimos la hipótesis de que las agujas que invernan en Iberia volarían a Islandia por la ruta más cercana, lo que implicaría un vuelo directo sobre el Atlántico, que es relativamente corto (aprox. 3000 km) si lo comparamos con otra especie del mismo género, *Limosa lapponica*, que

vuela directamente de Alaska a Nueva Zelanda (aprox. 11000 km)⁸. Sin embargo, y para nuestra sorpresa, los modelos de predicción de distancias de vuelo aplicados a las agujas islandesas indicaban que la gran mayoría de los individuos que invernan en Europa no poseen los recursos necesarios para completar el vuelo directo hasta Islandia⁷. De hecho, solamente el 6% de las hembras y el 13% de los machos que invernan en Portugal serían capaces de volar directamente a Islandia. Estas predicciones se confirmaron posteriormente con los datos de

seguimiento de las agujas marcadas obtenidos durante la migración prenupcial. Así, los resultados indicaban que las aves que invernan en el continente efectúan una parada bien en los Países Bajos, bien en el este del Reino Unido. Por esta razón, las agujas que invernan en Portugal empiezan su migración 2 o 3 semanas antes que las agujas que invernan en las islas británicas. Estos resultados indican, por tanto, que las áreas de parada son muy importantes, ya que permiten explicar el nuevo patrón aquí descrito, según el cual los individuos que inver-

nan más lejos de las localidades de reproducción pueden llegar antes o al mismo tiempo que los individuos que invernan más cerca. Sin embargo, tener que hacer la ruta migratoria en dos fases también implica tener que hacer un vuelo sobre una ruta más larga de unos 4000 km en total, es decir, el doble de la distancia que deben cubrir las agujas que invernan en el Reino Unido. Este resultado plantea una cuestión interesante, ya que tener que emplear más tiempo y recorrer más distancia en el viaje a Islandia podría implicar unos costes

mayores (en términos de tasa de mortalidad más elevada durante el viaje) que los beneficios que obtendrían por llegar primero a los cuarteles de reproducción.

Para investigar los costes y los beneficios de las distintas estrategias migratorias se recopilaron durante dos inviernos los datos de tres regiones de invernada en los extremos de su rango de distribución: la costa este del Reino Unido, la costa sur de Irlanda y la costa oeste de Portugal. La información sobre la disponibilidad de alimento, las tasas de alimentación, los parámetros climatológicos locales (temperatura, radiación y fuerza del viento) y el ritmo de las mareas, se incorporó en modelos energéticos que permitieran estimar el balance energético de estas aves, es decir, cuánta energía suelen obtener las agujas en una determinada zona y cuánta energía necesitan para sobrevivir en ese mismo lugar. Paralelamente, mediante los datos obtenidos tras el programa de marcaje individual de las agujas, se estimó la tasa de supervivencia para los individuos que invernaban en estos mismos lugares en esos inviernos. Contrariamente a lo que podríamos su-

poner, se demostró que las agujas que invernaban en Portugal obtienen de 1 a 1,5 veces más energía en esta área que aquellas que lo hacen en Irlanda, y de 1,2 a 2 veces más energía que las que invernaban en el Reino Unido⁹. En realidad, las agujas que invernaban en el Reino Unido tienen un equilibrio energético muy precario e incluso, en algunos meses, suelen no conseguir energía suficiente para cubrir sus necesidades, y esto se refleja en las tasas de supervivencia, que son significativamente más bajas para estos individuos⁹.

¿Separados fuera de Islandia? Segregación sexual en diferentes escalas y sus consecuencias

Como sucede en la gran mayoría de las especies de aves limícolas, las agujas islandesas presentan un dimorfismo sexual muy acusado, siendo las hembras aproximadamente un 16% más grandes que los machos. El tamaño de las hembras estaría relacionado con el tamaño de los huevos, así, cuanto más grande es el huevo, más recursos se invierten y más posibilidades de sobrevivir tienen los pollos. Salvo algunas excepciones, las aves limícolas tienen una puesta fija de cuatro huevos, por lo que, toda vez que el número de huevos es limitado, la estrategia para alcanzar un mayor éxito reproductor pasa por incrementar su tamaño. Por otro lado, la variación de tamaños entre los machos puede influir su éxito reproductor: aquellos que son más pequeños pero con las alas proporcionalmente más grandes adquieren ventajas en el vuelo de cortejo. Estos son los posibles mecanismos de selección sexual que se plantean para explicar el dimorfismo sexual encontrado en esta y en otras poblaciones. Efectivamente, se descubrió que, a lo largo del proceso de colonización de Islandia, los machos más pequeños son más abundan-

tes en los hábitats de mejor calidad y se emparejan con hembras más grandes. Al mismo tiempo, se observó que los hábitats de peor calidad son colonizados por una proporción mayor de machos más grandes (y, por tanto, con alas proporcionalmente más pequeñas que los otros machos), que, en muchas ocasiones, no consiguen encontrar pareja¹¹.

Sin embargo, hay que tener presente que estas aves no viven solamente para reproducirse y que esos mismos caracteres morfológicos tienen que servir también para sobrevivir durante la época de no reproducción. Pero si la selección sexual que ocurre en la reproducción es acentuada, las diferencias morfológicas entre los sexos pueden establecer diferentes patrones y comportamientos entre machos y hembras, creando así lo que se denomina *segregación sexual*. Sabiendo que los individuos de una misma pareja no invernaban juntos, nos planteamos investigar si podría existir segregación sexual en las áreas de invernada y que esta estuviera causada por distintos costes migratorios o por un uso diferenciado de los recursos disponibles. Para investigar estas cuestiones, en primer lugar se analizó la distribución de machos y hembras a lo largo del rango de distribución invernal, y para ello se eligió el estuario del Tajo, en Portugal. Esta es una de las localidades más alejadas de Islandia y en la que los costes migratorios son de los más elevados. Allí se estudió la utilización del hábitat y el uso de las presas por ambos sexos. Analizando la ratio sexual de siete regiones de invernada de las agujas islandesas, nuestros resultados no mostraron un patrón distinto de distribución entre los sexos¹². De cualquier manera, sí que existe una segregación alimentaria entre machos y hembras. Así, los machos consumen un mayor proporción de bivalvos y las hembras una mayor proporción de poliquetos, especialmente de poliquetos de tamaños más grandes (>50 mm). Pero, además, unos y otros están más asociados a aquellas áreas en las que sus tipos de presas preferidos eran los más abundantes; es decir, los machos son más comunes allí donde los bivalvos son más abundantes y las hembras se localizan en las zonas donde los poliquetos grandes son más abundantes. Como las hembras poseen un pico más largo, tienen ventaja para conseguir poliquetos de gran tamaño que se encuentran a una mayor profundidad que en el fango. Además, los poliquetos grandes son las presas más renta-

Agujas colinegras en plumaje nupcial llegando a sus áreas de reproducción: las marismas costeras.



[TABLA 1]

Página siguiente

Ejemplo de seguimiento de un macho adulto de aguja colinegra. Fue anillado en el estuario del Tajo, en Portugal, durante la época no reproductora (primera fila) y avistado en los Países Bajos (migración prenupcial), Islandia (época reproductora) y el Reino Unido (migración postnupcial).

Fecha	Localización	Región
18.11.06	Seixal, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
19.11.06	Seixal, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
21.12.06	Alhos Vedros, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
18.2.07	Espinhosa, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
5.3.07	Montijo, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
28.7.07	Alhos Vedros, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
5.10.07	Palhais, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
16.11.07	Coina, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
15.12.07	Coina, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
12.1.08	Seixal, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
26.2.08	Montijo, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
23.3.08	Skrins, Frisia	N PP.BB.
26.3.08	Easterlittens, Skrins, Frisia	N PP.BB.
30.3.08	Skrok, Wommels, Frisia	N PP.BB.
17.10.08	Barreiro, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
20.1.09	Samora Correia, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
22.2.09	Montijo, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
18.3.09	Skrok, Wommels, Frisia	N PP.BB.
23.3.09	Skrins, Frisia	N PP.BB.
20.4.09	Vogalækur, Mýrar, Faxafloi	O Isl
23.4.09	Vogalækur, Mýrar, Faxafloi	O Isl
7.8.09	Cley, Norfolk	E R. U.
15.1.10	Moita, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
10.2.10	Moita Boavista, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
23.2.10	Lançada, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
4.3.10	Montijo, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
13.3.10	Montijo, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
26.4.10	Melasveit, Faxafloi	O Isl
9.10.10	Moita, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
25.11.10	Montijo, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
22.12.10	Moita, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
4.1.11	Moita, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
12.2.11	Ze do Pinho, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
26.2.11	Moita, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
19.3.11	Caspar de Roblezdijk, Harlingen, Frisia	N PP.BB.
21.3.11	Caspar de Roblezdijk, Harlingen, Frisia	N PP.BB.
14.11.11	Alhos Vedros, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
17.2.12	Coina, estuario del Tajo, Setúbal	O Por
24.3.12	Hippolytushoef, Wieringen	N PP.BB.

bles dada su gran biomasa, lo que permite a las hembras más grandes cubrir sus necesidades energéticas mucho antes que si tuvieran que alimentarse de presas más pequeñas. En el caso de los machos, que poseen un pico más corto, las presas más rentables son los bivalvos de entre 1 cm y 2 cm de ancho (dada la anchura del pico de estas aves). Nuestros resultados apoyan estas predicciones y, efectivamente, los machos eligen este tipo de bivalvos, pues son más abundantes en su dieta que en la de las hembras¹².

Lamentablemente, ¡esta historia no termina aquí! La abundancia de los poliquetos de mayor tamaño en este estuario está relacionada con la presencia de puntos de vertidos de aguas residuales no tratadas¹³. Investigando esta cuestión, descubrimos que la alta carga orgánica de estos sitios permite la existencia de una abundancia artificial de los poliquetos, que aquí encuentran unas condiciones favorables para su crecimiento. Con el actual plan europeo para el tratamiento de las aguas residuales, estos puntos negros van a desaparecer y, previsiblemente, dejarán de influir en la dieta e incluso en la distribución de las hembras en el estuario. Sin embargo, la abundancia de alimento en el estuario del Tajo parece ser suficiente como para mantener a las poblaciones invernantes de agujas islandesas y otras especies de aves limícolas en esta zona. Sin embargo, en otros estuarios del norte de Europa, donde el alimento llega a agotarse a lo largo del invierno¹⁴, estas alteraciones pueden tener un impacto negativo en las diferentes especies que allí se alimentan y, finalmente, influir en mayor medida a que uno de los sexos sea más dependiente de un determinado tipo de presa que el otro.

Sea como fuere, las agujas islandesas seguirán cruzando una y otra vez el Atlántico desde Islandia a Europa y desde Europa a Islandia, y nosotros seguiremos con ilusión y pasión estos viajes fascinantes, con la mente abierta y dispuesta a comprender mejor los motivos de sus decisiones últimas, tanto durante sus viajes como a lo largo de sus periodos de reproducción e invernada. Muchas preguntas quedan todavía por responder sobre la biología de las agujas colinegras islandesas y, sin duda, quedarán muchas más, pero esperamos poder volver a resumir en esta revista algunas o muchas de esas nuevas respuestas dentro de poco. Ese será nuestro reto. []



AGRADECIMIENTOS

La invitación del Dr. David Padilla fue esencial para la consecución de este artículo. Un agradecimiento muy especial a todos los observadores de agujas que han contribuido desinteresadamente en este programa, tanto con sus registros como con su participación en las actividades de captura y anillamiento. La ayuda para redactar del artículo en castellano y las sugerencias de la Dra. Verónica Méndez y del Dr. Juan Carlos Illera, así como su apoyo en la edición del texto, fueron esenciales para obtener el resultado que se presenta aquí.

BIBLIOGRAFÍA

- BirdLife International: Important Bird and Biodiversity Areas: Látrabjarg. 2012.
- GUNNARSSON, TG; JA GILL; A PETERSEN y otros: «A double buffer effect in a migratory shorebird population». *Journal of Animal Ecology*, 2005, vol. 74, n.º 5, pp. 965-971.
- GUNNARSSON, TG; JA GILL; PM POTTS y otros: «Estimating population size in Black-tailed Godwits *Limosa limosa islandica* by colour-marking». *Bird Study*, 2005, vol. 52, n.º 2, pp. 153-158.
- GUNNARSSON, TG; JA GILL; GF APPLETON y otros: «Large-scale habitat associations of birds in lowland Iceland: Implications for conservation». *Biological Conservation*, 2006, vol. 128, n.º 2, pp. 265-275.
- GILL, JA; K NORRIS; PM POTTS y otros: «The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds». *Nature*, 2001, vol. 412, n.º 6845, pp. 436-438.
- ALVES, JA; PM LOURENÇO; T PIERSMA y otros: «Population overlap and habitat segregation in wintering Black-tailed Godwits *Limosa limosa*». *Bird Study*, 2010, vol. 57, n.º 3, pp. 381-391.
- ALVES, JA; TG GUNNARSSON; PM POTTS y otros: «Overtaking on migration: does longer distance migration always incur a pe-

nalty?» *Oikos*, 2012, vol. 121, n.º 3, pp. 464-470.

- BATTLE, PF; N WARNOCK; TL TIBBITTS y otros: «Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*». *Journal of Avian Biology*, 2012, vol. 43, n.º 1, pp. 21-32.
- ALVES, JA; TG GUNNARSSON; DB HAYHOW y otros: «Costs, benefits and fitness consequences of different migratory strategies». *Ecology*, 2013, vol. 94, n.º 1, pp. 11-17.
- GUNNARSSON, TG; JA GILL; T SIGURBJÖRNSSON y WJ SUTHERLAND: «Pair bonds: Arrival synchrony in migratory birds». *Nature*, 2004, vol. 431, n.º 7009, p. 646.
- GUNNARSSON, TG; WJ SUTHERLAND; JA ALVES y otros: «Rapid changes in phenotype distribution during range expansion in a migratory bird». *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2012, vol. 279, n.º 1727, pp. 411-416.
- ALVES, JA; TG GUNNARSSON; PM POTTS y otros: «Sex differences in distribution and resource use at different spatial scales in a sexually dimorphic migratory shorebird». *Ecology and Evolution*, 2013, vol. 3, n.º 4, pp. 1079-1090.
- ALVES, JA; WJ SUTHERLAND y JA GILL: «Will improving wastewater treatment impact shorebirds? Effects of sewage discharges on estuarine invertebrates and birds». *Animal Conservation*, 2012, vol. 15, n.º 1, pp. 44-52.
- GILL, JA; WJ SUTHERLAND y K NORRIS: «Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales». *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2001, vol. 268, n.º 1465, pp. 369-376.

LOS AUTORES

José A. Alves es doctor en Biología por la Universidad de East Anglia (Reino Unido), en la cual desarrolló varios proyectos posdoctorales después de la tesis. Desde el año

2013 es investigador de las universidades de Aveiro (Portugal) e Islandia. Es un ecólogo con varias líneas de investigación, pero principalmente centrado en aves migratorias: patrones de segregación, interacciones temporales, costes y beneficios distintas estrategias individuales y sus consecuencias para la demografía, distribución y conservación de estas aves.

Tomas Grétar Gunnarsson es profesor de Investigación de la Universidad de Islandia donde realizó sus estudios de licenciatura y máster. Después de finalizar su doctorado en el 2005, trabajó como investigador posdoctoral en las universidades de East Anglia y Cambridge (Reino Unido). Desde el 2009 es director del *South Iceland Research Centre*, donde desarrolla estudios relacionados con la ecología de las poblaciones de aves migratorias y la conservación de sus hábitats nativos.

Jennifer Gill es profesora catedrática en la Universidad de East Anglia. Obtuvo su doctorado en esa universidad en 1994 investigando los efectos en la perturbación de gansos. Después de varios contratos posdoctorales obtiene su plaza de profesora en el 2006. Se dedica a investigar los mecanismos de regulación a larga escala de sistemas migratorios y a desarrollar herramientas para la gestión de hábitats costeros.

CITA RECOMENDADA

ALVES, JA; TG GUNNARSSON y JA GILL: «La ecología de las agujas colinegras de Islandia. Expansión poblacional, migración y guerra de sexos». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 154-167.



[EFECTOS DE UNA ESPECIE INVASORA EN CANARIAS]

EL CONEJO EUROPEO

**The European rabbit:
Effects of an invasive species in the Canary Islands**

Rabbits are invasive to the Canary Islands, where they were introduced 500 years ago, during the conquest, from mainland Spain. Nowadays, they occupy all islands, almost all islets, and all the habitats of the archipelago. Rabbit negative impacts are manifested at different ecological levels, from affecting species population, to disrupt native networks of interactions, or to even cause the complete alteration of the structure of the ecosystem. Current ongoing researches in various ecosystems are very concluding: we are far from knowing how would be the natural looking of the ecosystems of the islands, and today we only see what is left after 500 years of herbivorous pressure. It is urgent to raise awareness of this serious problem to subsequently implement appropriate conservation measures to control and minimize the effects that rabbits are provoking to the incomparable and unique ecosystems of the Canary Islands.

MARTA LÓPEZ DARIAS, ÁNGEL PALOMARES, JUAN LUIS RODRÍGUEZ-LUENGO, AURELIO MARTÍN, FÉLIX M. MEDINA, VÍCTOR GARZÓN-MACHADO, MARCELINO J. DEL ARCO AGUILAR, JONAY CUBAS, MANUEL NOGALES, ÁNGEL B. FERNÁNDEZ, JULIO LEAL, NATALIA DÍAZ-LUIS, VÍCTOR BELLO-RODRÍGUEZ, ÁNGEL GARCÍA, RAMÓN CHINEA, MANUEL DURBÁN VILLALONGA, JOSÉ LUIS MARTÍN, MANUEL MARRERO GÓMEZ, PEDRO L. PÉREZ DE PAZ Y JUANA M. GONZÁLEZ MANCEBO

El grave problema que las especies invasoras ocasionan en la conservación de la biodiversidad del planeta es un hecho indiscutible y reconocido internacionalmente. Cuando estas especies se introducen en islas, además, se sabe que sus impactos negativos se incrementan exponencialmente, y provocan desde la extinción de especies¹ hasta una crisis generalizada de los ecosistemas². En ambientes insulares, la combinación de la degradación de los hábitats por causas humanas y por la introducción de especies invasoras da lugar a grandes problemas^{3,5} que, con el tiempo, lejos de desaparecer, se incrementan a medida que los ecosistemas aumentan su estado de degradación.

En las islas Canarias, ha sido introducido el 11% de todas las especies presentes, lo que representa un grave problema para la biodiversidad nativa, que incluye cerca de 4000 especies exclusivas del archipiélago^{6,7}. Dado que, una vez que se introduce en una isla, una especie foránea puede transformarse en invasora, es decir, es capaz de colonizar los hábitats naturales, expandirse por ellos y causarles daños importantes, las medidas de respuesta temprana que eviten su posible expansión son verdaderamente necesarias y urgentes⁸. A pesar de eso, estas medidas de control y prevención son prácticamente inexistentes en Canarias en comparación con otras regiones insulares del mundo también ricas en biodiversidad, como Galápagos, Hawái o Nueva Zelanda.

El conejo *Oryctolagus cuniculus* es una especie exótica en Canarias, donde fue introducida durante la conquista en el siglo xv⁹. En la actualidad se distribuye abundantemente en todos los hábitats del archipiélago¹⁰, incluso en los principales islotes de Lobos, Alegranza y La Graciosa (fue erradicado de Montaña Clara¹¹, v. pág. 189). La especie es originaria del sur de Europa y del norte de África, pero ha sido introducida y se ha establecido con éxito en todos los continentes del planeta (a excepción de la Antártida)^{12,14} y en más de 800 islas o grupos de islas del mundo¹⁵. Los impactos achacables a esta especie son tan conocidos y de tal calibre, que la UICN la ha incluido en la lista de las cien especies invasoras más perniciosas del planeta¹⁶. Al igual que ocurre con otras especies invasoras, el conejo es particularmente dañino cuando se introduce en ecosistemas insulares, donde afecta directamente a un número relevante de especies vegetales nativas



Conejo europeo
Oryctolagus cuniculus.
Mamífero de aproximadamente 35 cm de largo y con un peso en estado silvestre que puede variar entre los 0,9 kg y los 2,5 kg. Es originario de la península ibérica y el norte de África, aunque tras numerosas introducciones en diversos lugares del mundo, en la actualidad se extiende por una amplia porción de Europa, Oceanía, múltiples regiones de Suramérica, Norteamérica y África y más de 800 islas del planeta.

[FOTO y FOTO PORTADA:
José Juan Hernández]

y endémicas e, indirectamente, a su fauna asociada^{17,18}. De hecho, es uno de los principales causantes de la extinción o el declive de numerosos vertebrados insulares, debido principalmente al impacto significativo que ocasiona en sus hábitats^{19,21}.

El impacto negativo de los conejos en los hábitats de Canarias

La alta montaña canaria: un claro ejemplo de un hábitat alterado por el efecto de la herbivoría

El ecosistema de la alta montaña de Canarias, presente en las islas de Tenerife y La Palma, tiene su más extensa representación en el Parque Nacional del Teide. Un hábitat con un alto valor florístico, cuyos enormes valores geológico y paisajístico sirvieron para que en el 2007 la Unesco lo declarara patrimonio mundial. El matorral de cumbre de Tenerife, dominado por diversas especies de leguminosas, entre las que destaca la retama del Teide *Spartocytisus supranubius*, cuenta con una alta tasa de diversidad de endemismos adaptados a las condiciones ecológicas particulares de la alta

montaña. En el año 2006 se sugirió por primera vez que el retamar de cumbre estaba sufriendo un importante retroceso, y se apuntaba a que podía deberse al efecto de la herbivoría de los conejos²². Igualmente, se indicaba que determinados cambios en las condiciones ambientales o la incidencia de algunas enfermedades podrían ser los factores principales que, añadidos a la herbivoría, estarían perjudicando la supervivencia de la retama del Teide²³. Sin embargo, no fue hasta el año 2014 cuando se demostró por primera vez que el decrecimiento de la población de retama del Teide se debe claramente a que los conejos están consumiendo, de un modo alarmante, tanto las plántulas como los individuos juveniles de la especie^{24,25}. Al comparar 13 localidades, bien distribuidas por todo el parque y compuestas cada una de ellas por tres parcelas de 20 m × 20 m (una par-



Aspecto de una zona de retamar de cumbre en el Parque Nacional del Teide (Tenerife) en la que el acceso de los conejos y los muflones está impedido mediante el uso de vallas. Se observan abundantes plántulas de retama del Teide *Spartocytisus supranubius*, indicativas de una correcta regeneración de la especie. En zonas del parque nacional en las que los herbívoros campan libremente, las plántulas de retama son escasas o incluso inexistentes.

[FOTO: Nicolás Martín]

cela de control, sin ningún vallado y accesible a todos los herbívoros; otra, con una valla que permitiera el paso a los conejos, pero no a los herbívoros mayores; y una última, vallada por completo y en la que no se permitiera el paso de ningún herbívoro), se obtuvo un resultado revelador: las plántulas de retama del Teide, imprescindibles para una regeneración saludable de la población, estaban presentes casi exclusivamente en las parcelas en las que los conejos no podían entrar²⁵. En este sentido, cabría esperar que el reclutamiento de plántulas de retama del Teide fuera hasta diez veces superior al actual si no sufriera esta presión de herbivoría²².

Pero el efecto del conejo en la alta montaña tinerfeña no se reduce solo a la desestructuración de la población de retama del Teide y a la afección directa a los individuos adultos, sino que este mismo estudio apunta a que puede estar contribuyendo a la expansión de otras especies como el rosalillo de cumbre *Pterocephalus lasiospermus*. Esta otra especie fue considerada muy rara por E. R.

Sventenius en la década de los cuarenta del siglo pasado²⁶, cuando solo estaba presente en cuatro localidades del parque nacional. En la actualidad, sin embargo, es la segunda especie en abundancia en el parque, y se cree que su expansión podría obedecer, entre otros factores, a la nitrificación del suelo que provocan tanto los conejos como la cantidad de retamas muertas^{27,28} (v. pág. der., abajo). No obstante, se requieren análisis más profundos para poder desentrañar qué causas subyacen a la expansión del rosalillo. Además de los cambios que produce el conejo en la abundancia y distribución de estas dos especies estructurantes de la alta montaña, este herbívoro depreda sobre al menos otras 25 especies citadas para el parque²⁹. Con todo ello, una de las repercusiones más importantes que se extrae de estas investigaciones es la necesidad de reducir la densidad de conejos en la alta montaña tinerfeña a unos valores que permitan no solo recuperar las poblaciones de retama del Teide, sino minimizar los efectos de este herbívoro sobre otras especies exclusivas del par-



Arriba: Aspecto típico de un individuo más joven (izquierda) y uno adulto (derecha) de retama del Teide dañados por la herbivoría de los conejos en las partes más cercanas al suelo. Abajo: aspecto de los abundantes lugares del parque nacional en los que se pueden observar zonas antes ocupadas por retamas (muertas en las fotografías) sustituidas por el rosalillo de cumbre.

[FOTOS: Jonay Cubas]

que. Pero han de establecerse métodos efectivos para controlar las poblaciones de conejos no solo en este espacio protegido, y, por ende, en otros, sino que deben extenderse a toda la isla para que revierta positivamente en las áreas protegidas.

El pinar canario: ¿desconocemos realmente su transformación por la herbivoría de los conejos?

El pinar canario se define clásicamente como un ecosistema caracterizado por un sotobosque pobre, en el que la mayor biodiversidad de

especies vegetales se restringe a las áreas rupícolas^{30,33}. En los últimos años, sin embargo, nuevos estudios basados en parcelas de exclusión de herbívoros apuntan a que esta pobreza estaría más relacionada con los efectos del conejo sobre este ecosistema que con las características propias del hábitat³⁴. El Parque Nacional de la Caldera de Taburiente es un espacio natural singular que alberga unos 415 taxones de plantas vasculares, con 24 endemismos macaronésicos, 89 canarios y 29 exclusivos de La Palma³⁵, una isla catalogada reserva de la biosfera por la Unesco. A esto hay que añadirle los recientes hallazgos de nuevos taxones en anedones totalmente vírgenes dentro del parque, completamente aislados de los herbívoros. Un estudio reciente en el pinar de esta isla exa-



Imagen de un pinar canario, bosque que ocupa una mayor extensión en las islas. Los pinares, considerados tradicionalmente comunidades formadas por pocas especies, probablemente fueron más ricos florísticamente antes de la llegada de herbívoros introducidos tales como el conejo, la cabra, la oveja, el arruí y el muflón.

[FOTO: José Juan Hernández]

minó el efecto real de todos los herbívoros introducidos (conejo, cabra y arruí) en cuatro especies de leguminosas endémicas: el tagasaste *Chamaecytisus proliferus* ssp. *proliferus*, la garbancera *Cicer canariense*, el escobón *Spartocytisus filipes* y la gacia blanca *Teline steno-*

petala ssp. *sericea*^{34,36}. Con la instalación de parcelas valladas en las que impedía la entrada de herbívoros, se hizo un análisis comparativo de la zona control (accesible a los herbívoros) con la de exclusión de herbívoros (no dejaba pasar conejos) que arrojó resulta-



dos concluyentes: la diferencia en el número de individuos contabilizados fue superior al 99 % en muchas de las parcelas control con relación a las de exclusión. Así, se confirmó que estos herbívoros introducidos producen un impacto claramente pernicioso en la abundancia y distribución de las especies estudiadas, probablemente más negativo de lo que nunca antes se había imaginado. Para estudiar el efecto de los herbívoros en otras especies (algunas con graves problemas de conservación), en el 2010 se incorporaron, en diez localidades del área de pinar de la Caldera de Taburiente^{34,36}, semillas de bencomia de monte *Bencomia caudata*, de cabezón negro *Cheirolophus arboreus*, de corregüela *Convolvulus fruticulosus*, de la col de risco garafiana *Crambe microcarpa*, del arrebol azul *Echium webbii* y de *Helianthemum cirae*. En cada localidad se establecieron cuatro parcelas diferenciadas: una control (de libre acceso a cualquier animal), una de exclusión de conejos, otra de exclusión de conejos, cabras y arrúes, y una última zona de exclusión total de herbívoros. Los resultados obtenidos a partir de los seguimientos periódicos realizados a lo

largo de varios años, marcando cada plántula que aparecía y anotando su altura y diámetro, permitieron concluir que los herbívoros son la principal causa de regresión de estas especies y que, de entre ellos, el conejo juega el papel más pernicioso. Las diferencias entre la zona control y la zona de exclusión de conejos fueron notables, especialmente en lo relativo al establecimiento de las plantas. Estos estudios han reafirmado la idea de que el efecto de los herbívoros introducidos, agudizado por su combinación con otros factores de cambio como los incendios forestales, ha modificado durante siglos el pinar canario, que hoy solo nos muestra su imagen más empobrecida. La escasez de especies en cualquier área del pinar de la Caldera de Taburiente contrasta con la notable riqueza que albergan los andenes y zonas rocosas de las partes más escarpadas e inaccesibles de su interior, con una altísima diversidad, sobre todo de endemismos y especies amenazadas. Estos resultados nos permiten inferir que, al igual que está ocurriendo en la Caldera de Taburiente, el resto de los pinares de Canarias podrían estar altamente empobrecidos por el efecto prolongado de los herbívoros,

Ejemplar de *Helianthemum cirae* en los andenes explorados recientemente, con ausencia total de herbívoros introducidos, en el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente y que presentan vegetación diversa y abundante.

[FOTO: V. Garzón-Machado]

En la pagina anterior, abajo, imagen de una de las diez parcelas ubicadas en la zona del Parque Nacional de la Caldera de Taburiente conocida como Risco Liso. De izquierda a derecha se aprecian las zonas delimitadas en cada parcela: control; de exclusión de conejos; de exclusión de conejos, arrúes y cabras; y de exclusión total.

[FOTO: V. Garzón-Machado]

con una dominancia de solo aquellas pocas especies que se muestran tolerantes a este factor de degradación.

Y la laurisilva: ¿ha quedado exenta?

Seguramente, el hábitat donde los efectos del conejo han pasado más desapercibidos es la laurisilva. La razón estribaría en que en apariencia es donde hay menor densidad de conejos y, por ello, el hábitat en el que el número de impactos sería menor. Aunque el conejo es escaso dentro del monteverde³⁷, sí puede abundar en las márgenes, los claros y en las zonas o fases del bosque con la bóveda poco densa, donde provocaría los daños más significativos. A pesar de que no se tienen datos cuantitativos para este hábitat, se dispone de observaciones del efecto de los conejos en una de las áreas que mejor lo representa, el Parque Nacional de Garajonay. Aunque los daños observados en el interior del bosque no son abundantes en general, sí se han encontrado algunos en especies forestales amenazadas como la esparaguera de monteverde *Asparagus fallax* y el alamillo gomero *Pericallis hansenii*, especialmente en sus fases juveniles de regeneración. En el caso de esta última, por ejemplo, algunas repoblaciones fallaron completamente debido a la incidencia del conejo, por lo que se llegó incluso a barajar la hipótesis de que para esta especie la fase más limitante sería la de la instalación de plántulas. Por otro lado, en amplias zonas de fayal-brezal relativamente maduro, afectadas por el gran incendio del 2012, que presentan una regeneración y un desarrollo de la cobertura vegetal escasos, durante el primer año tras el fuego se comprobaron daños importantes en los regenerados procedentes de los sembrados de algunas especies como la capitana *Phyllis nobla*. En cualquier caso, los daños observados en años posteriores se minimizan a medida que la cobertura vegetal se recupera. En el caso de los hábitats abiertos, con presencia de claros, se han anotado daños, a veces importantes, en algunas especies amenazadas como el balillo de Agando *Sonchus wildpretii*, la siempreviva de Benchijigua *Limonium redivivum* o el tajinaste gomero *Echium acanthocarpum*, principalmente sobre los brotes tiernos y las plántulas jóvenes, tanto de regeneración natural como de plantaciones.

Asimismo, en las inmediaciones de las vías de comunicación (apenas a unos metros del borde) los daños en las plantaciones de especies arbóreas realizadas sobre matorrales de degradación pueden llegar a ser significativos, pero disminuyen rápidamente a medida que nos alejamos de la pista y es mayor la cobertura vegetal. La experiencia en las repoblaciones de elementos del monteverde en Gran Canaria, efectuadas en general en lugares con menor cobertura vegetal que en La Gomera, aportan resultados en la misma línea, aunque más notables: los daños en las repoblaciones son de tal magnitud que el empleo generalizado de protectores individuales en las plantas sembradas resulta imprescindible para que estas puedan establecerse (C. Velázquez, com. pers.). ¿Será entonces que, a pesar de haberse pensado que los conejos no afectan significativamente a los hábitats de laurisilva, sí lo harían sobre determinadas especies de flora en las localizaciones más abiertas y a lo largo de sus ecotonos, con lo que podría contribuir, junto con el efecto de otros herbívoros, a mantener a determinadas especies aisladas y restringidas en los riscos y zonas inaccesibles? En cualquier caso, parece claro que la laurisilva es el hábitat menos favorable para el conejo en Canarias, y también el menos afectado por esta especie.

El cardonal-tabaibal: otra afección invisible

El cardonal-tabaibal es una de las formaciones vegetales más reconocidas de las zonas bajas y áridas de Canarias y esconde una gran riqueza florística y una tasa de endemismo que puede ser superior al 65%³⁸. Bajo este término más común se engloban diversas asociaciones que varían en función de cada isla, pero que tienen en común la abundancia de especies del género *Euphorbia* (tabaibas, cardones, etc.). Desde la década de 1960 este ecosistema se ha visto afectado por el desmesurado proceso urbanizador y por la implantación de invernaderos, que han provocado su progresiva fragmentación y degradación³⁹. En general, la imagen de un tabaibal más o menos bien conservado, fuera de estas zonas alteradas, podría ser la de un hábitat con una gran abundancia de tabaibas, en ocasiones hasta difícil de franquear, como los tabaibales del norte de Tenerife, por ejemplo. Sin



[El tabaibal dulce]

El tabaibal dulce es un matorral caracterizado por *Euphorbia balsamifera*, típico sobre todo de las zonas bajas áridas de las islas. En su composición florística intervienen frecuentemente otros arbustos bajos como *Lycium intricatum*, *Neochamaelea*

pulverulenta y más ocasionalmente *Euphorbia canariensis*. Representa un tipo de vegetación ligada a la antigua Rand Flora africana de distribución marginal actual en ese continente. Igual que el resto de los hábitats canarios, algunas de las especies

amenazadas típicas de estos hábitats, así como la regeneración de otras especies estructurantes del tabaibal, están siendo muy afectadas por los herbívoros introducidos.

[FOTO: José Juan Hernández]

embargo, un estudio reciente realizado en veintiuna localidades de tabaibales-cardonales ubicadas en espacios naturales protegidos del norte y del sur de la isla de Tenerife, ha demostrado que las pirámides poblacionales de tres especies vegetales estructurantes en la comunidad —la tabaiba dulce *E. balsamifera*, la tabaiba amarga *E. lamarckii* y el salado blanco o cenizo *Schizogyne sericea*— aparecen desestructuradas, es decir, con una escasez alarmante de plántulas e individuos juveniles

respecto al número de individuos adultos⁴⁰. Además del consumo de plántulas de las especies estructurantes, que limita su capacidad de reclutamiento, los conejos causaron daños visibles hasta en un 52% de las especies endémicas que han sido citadas para los tabaibales del sur de la isla¹¹. De entre las especies más dañadas, en las que la herbivoría ha afectado de una manera notable al porte de los individuos, cabe destacar el salado *Salsola divaricata*, la magarza *Argyranthemum frutescens* y el turmero *Helianthemum*

canariense. Este resultado concuerda con estudios previos sobre la dieta del conejo en el cardonal-tabaibal de Alegranza, donde se demostró que, aunque consume una amplia gama de especies vegetales, el género *Salsola* es parte fundamental de su dieta⁴¹. Además, llama poderosamente la atención la baja riqueza de especies vegetales encontradas en los

gida en este hábitat y, si bien en algunos casos puede deberse a los requerimientos específicos de algunas de ellas, varios autores atribuyen a la herbivoría este empobrecimiento y la mayor homogeneización de la flora^{9,10}.

El cardonal-tabaibal, por tanto, parece estar afrontando problemas de conservación más graves de los que *a priori* se esperaban, con un in-



De entre las especies más dañadas, en las que la herbivoría ha afectado de una manera notable al porte de los individuos, cabe destacar el salado *Salsola divaricata*, la magarza *Argyranthemum frutescens* y el turmero *Helianthemum canariense*.

[FOTO: José Juan Hernández]

tabaibales del sur de Tenerife, considerablemente inferior de lo que cabría esperar, con la aparición de tan solo un 22,7% de las especies citadas para estos espacios en el total de las parcelas estudiadas⁴⁰. Igualmente, la mayor parte de los endemismos citados en estos espacios protegidos del sur, o bien aparecieron con una cobertura muy baja, o bien están ausentes en las parcelas⁴². Esto demuestra que la distribución de especies endémicas está muy restrin-

esperado empobrecimiento en su diversidad vegetal, fundamentalmente por la localización restringida de las especies endémicas, con altos porcentajes de ellas afectadas por los conejos y con una clara escasez de plántulas de las especies estructurantes. Esto hace pensar que el efecto de los conejos en este hábitat podría ir más allá de lo apreciable hasta ahora, convirtiéndolo probablemente en una representación desequilibrada de su potencial.

El impacto negativo de los conejos en las especies vegetales canarias

Por lo general, los ecosistemas insulares presentan una elevada proporción de especies endémicas, especialmente en las islas oceánicas que, separadas del continente desde su origen, se han visto sometidas a numerosos procesos de colonización y especiación³⁶. Una de las consecuencias más devastadoras de la introducción de especies invasoras en islas es precisamente la afección a las especies endémicas⁴³. En las islas Canarias, la drástica reducción de muchas poblaciones de endemismos vegetales ha sido causada en gran parte por la introducción histórica del conejo^{41,44,47}.

Una revisión del *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*⁴⁸, así como de todas sus adendas^{48,50}, arroja resultados preocupantes. Teniendo en cuenta su superficie, la Comunidad Autónoma de Canarias es la comunidad que relativamente presenta más taxones incluidos en las categorías de máximo riesgo (extintas, en peligro crítico o en peligro) del territorio nacional, y con una diferencia abismal con respecto a las demás: una densidad superior a 25 especies amenazadas por 1000 km² de superficie, muy alejada de la siguiente comunidad, Baleares, con solo 7. En total, 203 especies canarias están incluidas en algunas de las categorías de amenaza en estos atlas, lo que supone que más de un 10% de las especies vegetales del archipiélago están amenazadas (y un 92,6% de ellas es endémico). Cuando se exploran con detalle las causas de la situación de amenaza, el pastoreo, el ramoneo o la depredación por herbívoros introducidos fue una de las causas para más de la mitad de las especies totales (50,7%), de las cuales el 67,6% es endémico. Un ejemplo concreto del efecto negativo de los conejos sobre algunas de las especies amenazadas lo constituye el cardo de plata *Stemmacanta cynaroides*, un endemismo del Parque Nacional del Teide en peligro de extinción que debido a la herbivoría^{46,51} muestra una reducción de la producción



[A] Aspecto típico de un ejemplar de violeta del Teide *Viola cheiranthifolia* sujeto a la presión de los conejos.

[B] Ejemplar de violeta del Teide protegido de los herbívoros.

[C] Un retamón de cumbre *Genista beneohavensis* en el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente comido por los conejos.

[D] Aspecto de la misma especie cuando está protegida del efecto de estos herbívoros.

[FOTOS: Marta López Darias y Ángel Palomares]

Detalle de las abundantes flores que una violeta del Teide puede llegar a producir cuando se encuentra protegida de los conejos y otros herbívoros invasores. La violeta del Teide, endémica de la isla de Tenerife y una de las pocas especies capaces de colonizar las zonas más elevadas del parque, es una planta emblemática y sería más abundante y los individuos presentarían mayor tamaño y número de flores si no existiera la presión constante de herbívoros invasores.

[FOTO: Samuel García]



seminal (en ocasiones hasta el 100%), un nulo reclutamiento y una mortalidad próxima al 50%. Asimismo, estudios recientes han demostrado que las poblaciones de violeta del Teide *Viola cheiranthifolia*, también en el Parque Nacional del Teide, están muy lejos de lo que cabría esperar si la presión de la herbivoría se minimizara, ya que los conejos no solo afectan al porte de la planta, sino también a su éxito reproductor⁵².

La historia del retamón de cumbre *Genista benehoavensis*: décadas de lucha contra los efectos de los conejos

Desde la aparición del primer Plan rector de uso y gestión (PRUG) de La Caldera de Taburiente en 1986, el parque nacional ha llevado a cabo una gestión activa para la recuperación de una serie de especies autóctonas de flora de las cumbres del norte de la isla, muchas de ellas endémicas y con poblaciones muy escasas. Los datos cualitativos en aquel entonces, motivaron que algunos botánicos ya alertaran acerca del peligro de extinción en que se encontraban estas especies (A. Santos, E. Barreno y V. Voggenreiter, com. pers.⁵³). El PRUG recogía la necesidad de diseñar programas de rescate genético con diversas especies y ponía dos de ellas como ejemplo: el pensamiento de las cumbres *Viola palmensis* y el retamón de cumbre *Genista benehoavensis*, aunque, siguiendo la recomendación de los expertos, y antes de la aparición de las listas oficiales de especies catalogadas, se sumaron a estas dos especies alrededor de otras quince.

De entre todos los trabajos realizados con esta larga lista de especies, merece una mención particular el esfuerzo puesto hasta ahora en la recuperación del retamón de cumbre. A finales de los años ochenta del siglo pasado se observó que las escasas plantas existentes de

1986	Escaso número de plantas de <i>Genista benehoavensis</i> (6 individuos) y todos afectados por herbívoros.
1988	Todos los individuos de <i>Genista benehoavensis</i> son vallados y etiquetados para su seguimiento.
1989	Los vallados tienen que ser reforzados, ya que no evitan la entrada de conejos y las plantas siguen muriendo.
1992	Primera repoblación piloto: se siembran 200 plantas de <i>Viola palmensis</i> , <i>Erysimum scoparium</i> y <i>Echium wildpretii</i> ssp. <i>trichosiphon</i> , pero no se incluyen dentro de vallados.
1993	Todas las plantas de la repoblación han muerto consumidas por los herbívoros. Se crea el primer vallado de exclusión de 6 ha en el Morro de la Cebolla y se procede a hacer una repoblación con estas especies, incluyendo además <i>Genista benehoavensis</i> .
1996	Los individuos de todas las especies han crecido sin problemas durante tres años hasta que una rotura accidental del vallado permite la entrada de conejos y desaparecen casi por completo todos los ejemplares de <i>V. palmensis</i> , <i>E. scoparium</i> y <i>Descurainia gilva</i> . Los individuos de <i>G. benehoavensis</i> empiezan a ser comidos por la parte inferior y las plantas jóvenes (hasta 70 cm) empiezan a desaparecer.
1997	La genista empieza a tener grandes problemas de regeneración a pesar del gran aporte de muchos individuos adultos dispersando semillas y de hacer controles periódicos en los que se capturaban 5 o 6 conejos dentro de los vallados, llegando a tener una media de un conejo por hectárea. Queda claro que incluso en bajas densidades, los conejos pueden acabar con la población del retamón de cumbre.
1998	Se hacen vallados similares en otros lugares de la cumbre, pero ninguno resulta impermeable a los conejos más de 3 años. El pastoreo está desapareciendo de las cumbres de La Palma y el conejo, afectado de mixomatosis y la enfermedad hemorrágica vírica, está viendo mermadas sus poblaciones. Parece que puede haber oportunidades para recuperar los paisajes de las cumbres de la isla.
2004	A pesar de que las poblaciones de conejo se han mermado, no hay recuperación de la flora, porque el banco de semillas es prácticamente inexistente. Con la mayoría de las plántulas comidas y sin adultos que aporten, el banco de semillas está altamente empobrecido.
2005	Las poblaciones de conejos se han restablecido antes de que diera tiempo a que se recuperara la flora y se intenta recuperar el banco de semillas del suelo, el cual sigue altamente empobrecido debido a la presión de los herbívoros.
2009	Los grandes vallados son muy difíciles de mantener y se empiezan a proteger las plantas con pequeños vallados para aumentar su eficacia contra el conejo.
2014	Todas las parcelas protegidas tienen ahora conejos en mayor o menor densidad. Los vallados no resultan eficaces para la protección permanente de las plantas frente a los conejos. Otras especies repobladas dentro de los vallados (<i>Bencomia exstipulata</i> , <i>Chamaecytisus proliferus</i> , <i>Echium wildpretii</i> , <i>Spartocytisus supranubius</i> , <i>Echium gentianooides</i> y <i>Teline stenopetala</i>) también están afectadas por el conejo.
2015	Más de 25 años de lucha para salvar estas especies por parte del Parque Nacional de la Caldera de Taburiente no han sido suficientes para sacarlas del peligro, aunque sus poblaciones han mejorado. Solo hay una solución: reducir las poblaciones de conejos para que no hagan falta vallados y que podamos todos disfrutar de los paisajes auténticos de las cumbres de La Palma.

esta especie mostraban daños graves ocasionados por herbívoros. Sin embargo, las plantas del matorral dominante de la zona, principalmente el codeso *Adenocarpus viscosus*, se mostraban prácticamente intactas. Por aquel entonces, casi todos los individuos de retamón estaban en el borde exterior del parque, en un espacio que se subastaba todos los veranos para el pastoreo de cabras. Se decidió entonces actuar, en colaboración con la administración gestora del territorio, para proteger

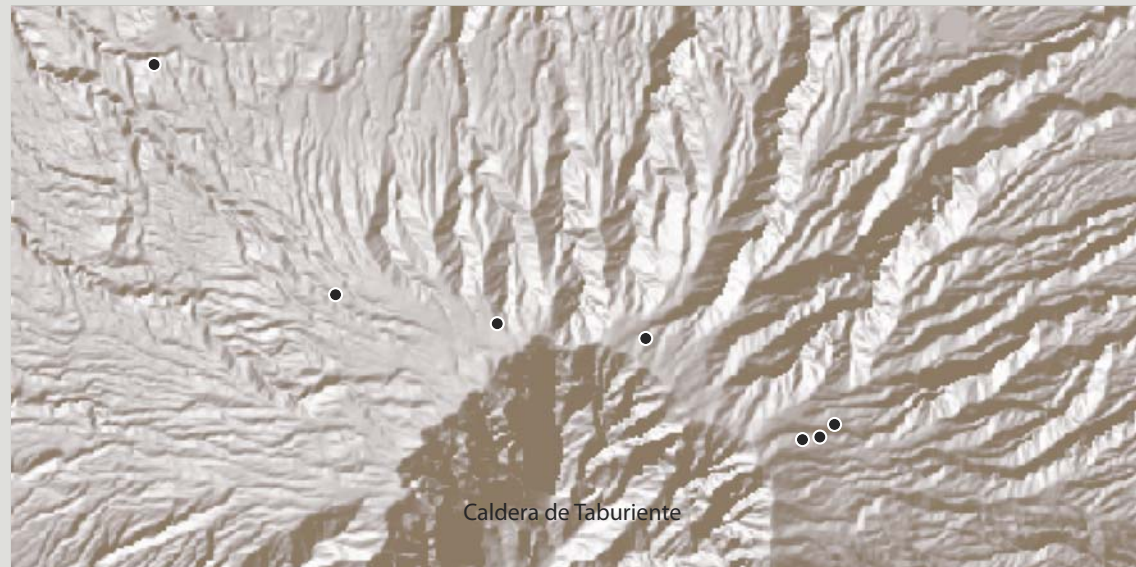
ria con una luz de 2 cm y enterrarla para impedir la entrada de conejos a las parcelas. A partir de esa nueva protección, todas las plántulas en el interior de los vallados crecieron y se desarrollaron sin problemas hasta convertirse en adultos. En 1992, en una repoblación piloto sin protección con unas 200 plantas de tres especies, el resultado fue muy negativo: todas fueron desapareciendo poco a poco, comidas por herbívoros durante los dos años siguientes hasta no quedar ninguna, con lo que quedaba

porte con daños ocasionados en las partes inferiores y las plántulas con daños en las partes más altas. Desde 1997 se iniciaron en el parque ciertos controles periódicos para disminuir las poblaciones de conejos, tal como también contempla el PRUG; pero, a pesar de reducirse por zonas hasta un conejo por hectárea, las plantas que iban naciendo dejaron de progresar, incluso cuando en 1997 ya había plantas adultas que aportaban abundante cantidad de semillas. Esto indica que, a pesar de que exista

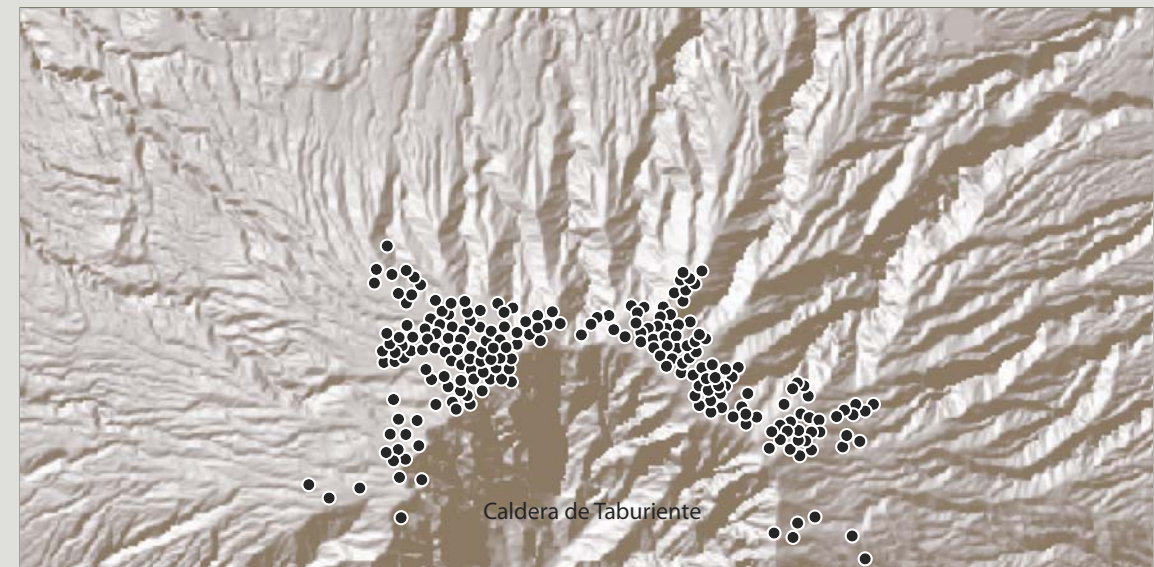
debidas a la incidencia de enfermedades como la mixomatosis y la fiebre hemorrágica vírica, al igual que en otros archipiélagos macaronésicos como Madeira y Azores. Esas dos circunstancias redujeron mucho la presión de los herbívoros durante esos años, aunque fue una situación que no se mantuvo en el tiempo, ya que poco a poco las poblaciones de conejos se han recuperado. Desde el 2005 hasta la actualidad se siguen ejecutando las actuaciones previstas en el Plan de conservación de la flora del



Área ampliada



Genista benehoavensis, adultos en primavera de 1987: 6 ejemplares, 1 en jardín.



Genista benehoavensis, adultos en el 2010: 5584 ejemplares.

con vallados a las plantas dañadas y hacer simultáneamente un seguimiento exhaustivo de la población de la especie. El seguimiento comenzó en 1988 y finalizó en el año 2000, cuando el exitoso crecimiento de la población y el conocimiento adquirido para su correcto manejo hicieron innecesario este esfuerzo. Inicialmente se relacionó a las cabras con el deterioro del retamón de cumbre, con lo que se colocaron vallados para excluirlas (una malla cinegética con una luz de 15 cm a 20 cm o de 4 cm a 5 cm). Pero pronto se comprobó que los daños persistían tras la colocación de los vallados, ya que los conejos, capaces de traspasar la malla, seguían comiéndose las plantas del interior de las parcelas. Se pasó entonces a reforzar los vallados con una malla suplementa-

claro que la recuperación de la especie pasaba ineludiblemente por la protección de las plantas frente a los herbívoros introducidos. Sin embargo, los esfuerzos para recuperar la población de retamón se han visto mermados en varias ocasiones. En 1993 se protegió una zona de 6 ha en el Morro de la Cebolla y durante tres años se repobló. Los individuos regenerados crecieron sin apenas daños durante cuatro años, pero un accidente de tráfico rompió la valla, lo que permitió la entrada de conejos al interior de la parcela y provocó la desaparición casi completa de todos los individuos de pensamiento de las cumbres, de alhelí de cumbre *Erysimum scoparium* y de pajonera palmera *Descurainia gilva*. La mayoría de las plantas de retamón desapareció igualmente, las de mayor

abundancia de adultos, una baja densidad de conejos es suficiente para acabar con una población de retamón de cumbre. Aunque durante todo este periodo se han instalado vallados similares en varios lugares de la cumbre, ninguno ha sido impermeable a los conejos más de tres años. Roturas por lluvias torrenciales, nevadas copiosas que los hacían inservibles, descuidos, actos vandálicos, etc., los han deteriorado. En los años noventa del siglo pasado, el pastoreo extensivo tradicional de cabras desapareció, principalmente por el escaso interés económico que la actividad presentaba para las nuevas generaciones, agravado por las estrictas regulaciones sanitarias en la producción de queso. Además, las poblaciones de conejos también sufrieron mer-

hábitat de las cumbres del norte de La Palma, que incluye, entre otras, las siembras en las zonas cubiertas de matorral de codeso o de pinar con codesar de sotobosque de algunas de las especies citadas con semillas pesadas y en cantidades apreciables. El objeto es restaurar en lo posible el banco de semillas del suelo, simplificado por la depredación selectiva secular ocasionada por los herbívoros, y dar a esas especies una posibilidad de competir con el codeso y el pino en condiciones menos desfavorables cuando exista un evento que permita la aparición de una nueva generación (sequía prolongada, caída de árboles, etc.). En el 2009, quince años después de su construcción, se desmantelaron los primeros vallados perimetrales, dado que los conejos ya habían pene-

trado en el interior. En los huecos entre las zonas repobladas con retamón de cumbre, para conseguir que el regenerado progresara, se han levantado pequeños vallados con una malla de 80 cm de altura y 2 cm de luz, exclusivamente para evitar la presencia de conejos, con lo que se está consiguiendo una masa con cobertura de copas de casi el 100% del suelo. Después de todos los esfuerzos invertidos en su recuperación, en el año 2010 se contabilizaron más de 5000 ejemplares de la especie.

Del aprendizaje adquirido tras el prolongado trabajo de recuperación de las diferentes especies amenazadas que lleva a cabo el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente desde hace décadas, se extrae una conclusión clara y contundente: el control de los daños del conejo tiene una importancia vital para el mantenimiento y la recuperación de las especies. Si bien para los otros herbívoros introducidos se lleva una gestión de control sistemático de las poblaciones, para el conejo no existen controles efectivos y se ha optado por los vallados colectivos o individuales para la protección de las especies, que se complementan con batidas periódicas de control de conejos solo en el interior de las parcelas valladas. Aunque calcular exactamente el coste de todas estas actuaciones a lo largo de casi tres décadas para recuperar una especie amenazada es una tarea complicada, es evidente que el gasto ha sido considerable. Solo los trabajos realizados en las primeras diecisiete parcelas costaron más de 2,5 millones de pesetas y, hoy por hoy, podemos afirmar que el coste total de la recuperación de esta especie supera los 2 millones de euros. Con este ejemplo, desde luego, es evidente e indiscutible que salvar las plantas amenazadas de nuestras islas del efecto del conejo tiene un coste muy elevado y requiere de un esfuerzo prolongado. Solo con el ejemplo del retamón de cumbre, que viene a sumarse a otros ejemplos similares de lo que ocurre con los planes de recuperación de especies amenazadas de Canarias, deberían extraerse argumentos suficientes para promover la mayor reducción posible de las poblaciones de conejos, particularmente en todos los espacios que alberguen una diversidad florística elevada. Solo de ese modo se podrán recuperar las poblaciones de especies exclusivas y amenazadas de este archipiélago y podremos descubrir, a medio y largo plazo, paisajes hasta ahora desconocidos en las islas. Con todo, las preguntas que deberíamos plan-

tearnos son obvias: ¿Hasta cuándo y a qué coste tendremos que seguir vallando las especies amenazadas para que no se extingan? ¿Cuándo llegará el momento de gestionar las poblaciones de conejos, reduciendo sus densidades al máximo posible, y así minimizar sus efectos sobre las especies exclusivas de estas islas, que son las que otorgan singularidad a nuestro archipiélago y permiten que esté reconocido a escala internacional como una región de altísima biodiversidad?

Los impactos invisibles del conejo: alteración de las interacciones planta-animal y depredador-presa

Otro de los efectos que provocan los conejos, menos visible pero igualmente relevante para el mantenimiento de la biodiversidad, es el de la perturbación de los procesos ecológicos de dispersión de semillas⁵⁴. Como se ha comentado previamente, los conejos incluyen una gran variedad de especies vegetales en su dieta, incluyendo frecuentemente frutos y semillas de muchas de ellas. Aunque se ha constatado⁵⁵ el papel del conejo en el continente como dispersor de algunas especies, en Canarias existen abundantes datos para afirmar su papel antagónico sobre muchas de las especies vegetales con las que interacciona. Estos mamíferos introducidos afectan a los procesos mutualistas de dispersión de semillas en tres aspectos relevantes del proceso. En primer lugar, y como efecto más importante, disminuyen considerablemente la velocidad y el porcentaje de germinación de semillas de las especies endémicas, como ocurre con el balo *Plocama pendula*⁵⁶. En segundo lugar, rompen y dañan un alto número de las semillas que consumen, cuya viabilidad disminuye, tal y como se ha constatado en especies como el tasaigo *Rubia fruticosa*⁵⁴ o el cedro *Juniperus cedrus*⁵⁷. Y por último, los conejos no realizan una dispersión espacial a larga

distancia de las semillas, puesto que sus movimientos diarios son muy cortos y depositan sus excrementos en letrinas muy próximas a las plantas de las que se han alimentado⁵⁶. Este efecto es el contrario al que producen sus dispersores legítimos como, por ejemplo, los cuervos *Corvus corax*, las gaviotas patiamarillas *Larus michahellis*, los mirlos *Turdus merula* o las currucas *Sylvia* spp., que poseen un rango de acción más amplio, aspecto que se torna fundamental en los procesos de dispersión de se-

siana^{59,60}. Esto incrementa más aún la red de interacciones ecológicas negativas que produce esta especie en el entramado de las interacciones naturales que deberían ocurrir en su ausencia.

Sin embargo, el papel ecológico de los conejos en las interacciones tróficas del archipiélago es paradójico. Dado que forman parte de la dieta de algunas aves nativas del archipiélago, contribuyen consecuentemente al mantenimiento de sus poblaciones; de hecho,



millas a larga distancia, tanto dentro de una isla como entre islas⁵⁴. Además, al depositar sus excrementos en letrinas, provocan una gran acumulación de semillas, y estas pueden verse afectadas por patógenos, depredadores de semillas e incluso parásitos que abundan en este tipo de sustrato⁵⁶. Pero no solo existen indicios suficientes para definir al conejo como un dispersor poco eficiente de semillas de plantas nativas y endémicas, sino que otras evidencias apuntan a que facilitan la dispersión de especies de plantas exóticas invasoras, como las tuneras *Opuntia* spp.⁵⁸ o las acacias *Acacia farne-*

constituyen la presa principal del buzardo ratonero *Buteo buteo*^{61,62}, del alimoche *Neophron percnopterus*⁶³ o del cuervo, si bien su importancia en la dieta de este último varía según las islas (muy alta en los islotes al norte de Lanzarote pero menor en islas como La Gomera⁶⁴). Otras aves de Canarias como la gaviota patiamarilla⁶⁵, el búho chico *Asio otus*^{66,67}, la lechuza común *Tyto alba*⁶⁸ y el cernícalo vulgar *Falco tinnunculus*⁶⁹ pueden incorporar conejos en su dieta, aunque de un modo testimonial. Ante esta situación, la disminución de las poblaciones de conejos podría suponer un peligro

Cedro canario en el Parque Nacional del Teide. Una de las especies cuya dispersión se ve perjudicada por el consumo de sus frutos que realizan los conejos.

[FOTO: Samuel García]



El papel ecológico de los conejos en las interacciones tróficas del archipiélago es paradójico. Dado que forman parte habitual de la dieta de numerosas aves nativas del archipiélago, contribuyen consecuentemente al mantenimiento de sus poblaciones.

[FOTO: José Juan Hernández]

para el mantenimiento de las poblaciones de algunas especies, incluso con categoría de amenaza, como ha sido sugerido para el caso del alimoche⁷⁰. No obstante, es pertinente tener en cuenta que estas aves estaban presentes en el archipiélago mucho antes de la introducción de los conejos, e incluirían en su dieta otro tipo de presas, como pone de manifiesto la amplitud de su espectro trófico⁶¹. Sin embargo, los conejos facilitan de nuevo la presencia de otras especies invasoras, en este caso, de un mamífero invasor depredador como es el gato *Felis silvestris catus*, para los que los conejos suponen el principal sustento^{56,57}. El gato, que también es considerado como una de las especies exóticas invasoras más perniciosas del mundo, mantiene poblaciones abundantes en Canarias gracias probablemente a la elevada disponibilidad de conejos como presas.

Una paradoja legal: la gestión del conejo en Canarias

La Constitución española (art. 148.1.11) y el Estatuto de Autonomía de Canarias (art. 29.4) establecen que la Comunidad Autónoma de Canarias ostenta las competencias en materia de caza. En virtud de la Ley 8/1986 y por los decretos 63/1988, de 12 de abril, y 153/1994, de 21 de julio, se transfieren, a su vez, estas competencias desde la comunidad autónoma a los cabildos insulares.

La caza en Canarias está regulada por la Ley 7/1998, de 6 de julio, de caza de Canarias que, en su artículo 1, dice:

Es objeto de la presente Ley regular el ejercicio de la caza dentro de sus distintas modalidades en el ámbito territorial de la Comunidad Autónoma de Canarias, y su finalidad, la de fomentar, proteger, conservar y aprovechar ordenadamente los recursos cinegéticos, armonizándolos con los diversos intereses afectados y con la preservación y mejora de los hábitats de las diferentes especies objeto de la caza.

Esta norma, por un lado, promueve el fomento de una especie que figura como «introducida segura invasora» en el Banco de Datos de la Biodiversidad de Canarias, pero también dice que hay que armonizar este fomento con los diferentes intereses afectados, sin que quepa duda de que uno de ellos es la conservación de la biodiversidad nativa. A este respecto, la Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad, en su artículo 52, determina:

Las Comunidades autónomas adoptarán las medidas necesarias para garantizar la conservación de la biodiversidad que vive en estado silvestre, atendiendo preferentemente a la preservación de sus hábitats y estableciendo regímenes específicos de protección para aquellas especies silvestres cuya situación así lo requiera.

En este sentido, y dados los claros efectos negativos que el conejo ejerce en los ecosistemas canarios, el fomento, la protección y la conservación de los conejos podrían estar contraindicados en esta comunidad autónoma, ya que resultan incompatibles con la conservación de sus recursos naturales.

El Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras, no incluye al conejo, principalmente dado que es una especie cinegética, además de que es originaria del sur de la península ibérica. Sin embargo, la Disposición adicional tercera dispone:

Se considerarán especies exóticas invasoras todas las especies alóctonas introducidas que se reproduzcan en las islas deshabitadas del litoral. La administración ambiental competente dará prioridad a los programas de restauración biológica en estas islas, incluyendo la erradicación de estas especies, para lo cual podrán contar con el apoyo financiero.

Según esto, las poblaciones de conejos que habitan los islotes deshabitados de Canarias tendrían la consideración legal de exóticas invasoras. En lo que se refiere a las sueltas de especies cinegéticas alóctonas no catalogadas, como es el caso del conejo, la Disposición transitoria tercera establece que se permitirá, previa autorización administrativa, exclusivamente en los cotos en los que se hayan autorizado antes de la entrada en vigor de la Ley 42/2007, de 13 de diciembre.

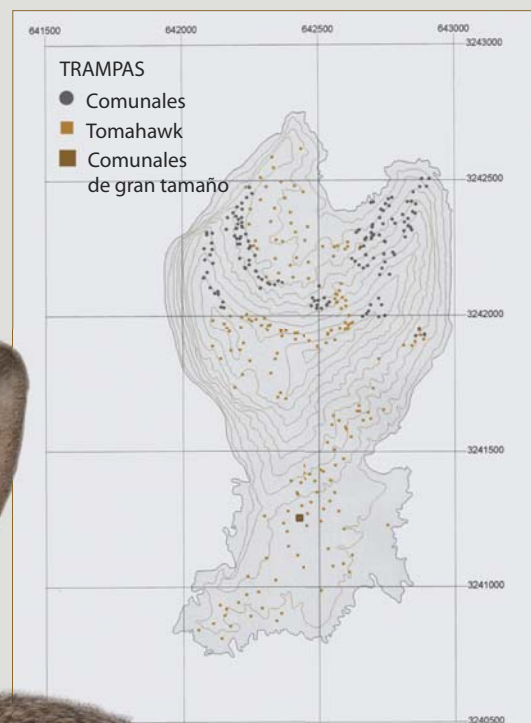
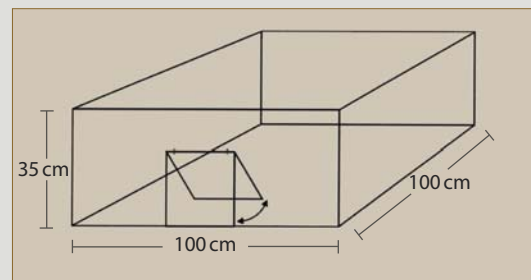
La gestión del conejo en Canarias viene condicionada directamente por tres ámbitos de planificación: el de las especies amenazadas, el de la caza y el de los espacios naturales protegidos.

En relación con los planes de recuperación o conservación de especies amenazadas, son veintinueve los planes que se han aprobado hasta la fecha, y en la mayoría de ellos se identifica a los conejos y a otros herbívoros exóticos entre los factores de amenaza. Además, se han propuesto medidas para reducir sus efectos negativos tales como el vallado de individuos y poblaciones, aunque ya hemos visto que estas

medidas resultan muy costosas y que no representan una solución permanente.

La orden canaria de caza, los planes insulares de caza y los planes técnicos de caza de los cotos y de las zonas de caza controlada, establecen anualmente los días y periodos hábiles, las modalidades, las cuantías y las limitaciones generales en beneficio de la caza y de la vida silvestre en general, así como las medidas preventivas para su control en los terrenos cinegéticos y en las zonas de régimen cinegético especial. Los planes elaborados en este ámbito se centran en el fomento de las especies cinegéticas y de sus hábitats, así como en el control de sus depredadores. Ocasionalmente, tienen en consideración la presencia de especies amenazadas en su ámbito de aplicación. En lo que se refiere a los conejos, en Fuerteventura es costumbre capturarlos en las zonas en las que está prohibida su caza y vacunarlos y trasladarlos a otras zonas en las que sí es posible. En Gran Canaria asistimos a la proliferación de granjas para su reproducción y liberación bajo la tutela del cabildo insular, y en Tenerife el sector cinegético plantea también el inicio de este tipo de actividad.

Por último, en los cotos de caza y en las zonas de caza controlada, el aprovechamiento del conejo se realiza en el marco de lo establecido en sus respectivos planes técnicos. En las zonas de seguridad se prohíbe la caza con armas, pero, salvo excepciones, se puede cazar con perro y hurón, y se establecen diferentes distancias a las que no se puede disparar en su dirección. En los terrenos cercados y en los refugios de caza está permanentemente prohibida la caza.



Distribución de las trampas tomahawk y trampas comunales en Montaña Clara.

[Erradicación de conejos en islas: el caso de Montaña Clara]

Cuando se pusieron de manifiesto los efectos tan perniciosos que causan los mamíferos introducidos en islas, tanto los que producen de forma directa como indirecta (erosión, competencia con especies nativas, extinción de especies vegetales y animales...)⁷¹, la preocupación de muchos conservacionistas y gobiernos del mundo ha dado como resultado un notorio incremento de los programas de erradicación. Tanto es así, que actualmente ya se han realizado más de cien erradicaciones exitosas de conejos en islas del mundo, y el número sigue en constante aumento⁷². El avance tecnológico en las erradicaciones ha sido considerable desde el paradigmático caso de Phillip Island (Australia) en la década de 1980, hasta el reciente caso de Macquarie Island (Australia). Este último es el mayor proyecto de erradicación llevado a cabo hasta la fecha y ha significado la eliminación simultánea de conejos, ratas y ratones en una isla de 130 km².

Los métodos que se han utilizado para la erradicación y control de los conejos son muy variados⁷³ y van desde la caza con escopetas, rifles y trampas, al uso de venenos —en particular, los anticoagulantes de segunda generación como el brodifacoum— y de enfermedades como la mixomatosis y la fiebre hemo-

rrágica vírica (RHD). Hay que tener en cuenta que el uso de estos métodos está condicionado por las legislaciones de los distintos países; así, por ejemplo, cepos y lazos están prohibidos en la Unión Europea y lo mismo sucede con el veneno 1080 (sin antídoto conocido).

En general, dependiendo de las distintas circunstancias, los mejores resultados se obtienen mediante una combinación de distintas técnicas. En caso de usarse veneno, este puede colocarse a mano, pero en las islas de mayor tamaño es habitual el uso de dispensadores de veneno desde helicópteros con sistemas GPS para asegurarse de que el cebo se distribuya uniformemente.

Los efectos no deseados sobre otras especies por envenenamientos secundarios pueden minimizarse recogiendo rápidamente los cadáveres. Asimismo, durante el tratamiento podría ser necesario capturar y mantener en cautividad o trasladar a gran parte de la población de algunas especies nativas. Por ejemplo, en la erradicación de conejos en Salvaje Grande (Portugal), parte de la población de bisbita caminero *Anthus berthelotii* fue trasladada al islote de Salvaje Pequeña y además se mantuvo en cautividad⁷⁴ a 110 perenquenes *Tarentola bischoffi*.

Uno de los principales problemas en las erradicaciones es cerciorarse de que realmente han finalizado. De hecho, resulta complicado capturar a los últimos conejos y cabe la posibilidad de que algunos sobrevivan al tratamiento con veneno. Por ello, es fundamental establecer un sistema de seguimiento, que normalmente se prolonga durante los dos años posteriores a la fecha en que se supone que la población ha sido erradicada. Los perros entrenados son fundamentales en esta última fase del proceso.

La erradicación de conejos del islote canario de Montaña Clara ha sido un ejemplo muy exitoso de erradicación mediante la captura de los animales vivos, una técnica apenas dañina para la biota nativa. El mismo sistema se considera factible para la erradicación de conejos en los islotes de Lobos (4,6 km²) y Alegranza (10,3 km²). De hecho, en Alegranza se realizó un control de conejos desde julio del 2000 hasta agosto del 2001 con el que prácticamente se acabó con la población (se capturaron 1672 ejemplares, una densidad cercana a 1,8 conejos por hectárea). Sin embargo, no pudo finalizarse con éxito principalmente por la falta de recursos económicos para continuar con dicha acción.

Isla	País	Área (ha)	Método	Año
Round Island	Islas Mauricio	151	Veneno y armas	1986
Phillip Island	Australia	190	Mixomatosis, veneno, trampeo, armas, incendio y gas	1981-86 y 1988
Deserta Grande	Portugal	1000	Veneno	1996
San Benito Oeste	México	350	Trampeo, armas y perros	1998
Cabbage Tree Island	Australia	30	Mixomatosis, RHD y veneno	1997
Macquarie Island	Australia	13000	Mixomatosis, RHD, veneno, armas, y perros	1978 y 2007-14



El canutillo del Teide *Silene nocteolens* es un endemismo del Parque Nacional del Teide que puede ver limitada su supervivencia por la incidencia de herbívoros introducidos como el conejo.

[FOTO y ÚLTIMA FOTO: Samuel García]

El papel del colectivo de cazadores en el control de conejos en Canarias

Si atendemos a las medidas de control de conejos que serían necesarias para la correcta conservación de los recursos naturales de las islas, quizá convenga reflexionar acerca de la evolución de las actividades cinegéticas en primer lugar. En la actualidad, las islas con más cazadores por cada 100 habitantes son La Palma (2,79), La Gomera (2,33) y El Hierro (2,54). Las que tienen más cazadores por kilómetro cuadrado son La Palma (3,35), Tenerife (3,19) y Gran Canaria (3,03). Pero el número de licencias en los últimos diez años ha caído estrepitosamente, pasando de 29 614 en el 2004 a 14 233 en el 2014, es decir, una reducción de un 48 %. Además, también se ha reducido el número de personas que han superado las pruebas de aptitud: de 502 en el 2006 a 195 en el 2014 (un -39%). Se carece de datos sobre la edad media de los cazadores, pero se puede presumir que va en aumento, lo que se traduce, seguramente, en una reducción en el número de horas de actividad efectiva y en un menor acceso a las zonas más abruptas y con mayor pendiente. Todo ello hace pensar que, en un futuro próximo, el papel de los cazadores en el control de la población de conejos será cada vez menos eficaz, con lo que se hace especialmente importante la necesidad de profesionalizar el control

del conejo en todas las islas Canarias, al menos para cubrir aquellas zonas o espacios que engloben una alta biodiversidad como los que conforman en la Red de Espacios Naturales Protegidos de Canarias.

Conclusiones y recomendaciones de gestión

Todos los estudios realizados recientemente acerca del impacto del conejo en varios hábitats representativos de Canarias muestran resultados coincidentes y rotundos: el conejo ha modificado los paisajes vegetales de las islas de un modo tal que en la actualidad solo disfrutamos de una representación mermada de su verdadero potencial. Del mismo modo, un preocupante número de especies amenazadas —la mayor parte de ellas endémicas— deben su estado de amenaza a estos herbívoros introducidos. Asimismo, los conejos producen importantes transformaciones en las interacciones nativas planta-animal. Teniendo en cuenta la magnitud de los impactos negativos que causan los conejos allí donde han sido estudiados y porque su erradicación, hoy por hoy, es técnicamente viable solo en los islotes de este archipiélago, es urgente y prioritario regular y gestionar esta especie invasora, de modo que se persiga claramente una reducción considerable de sus densidades y disminuir así su pernicioso efecto sobre la altísima riqueza natural y los singulares ecosistemas de este archipiélago. []

BIBLIOGRAFÍA

- BLACKBURN, TM; P CASSEY; RP DUNCAN y otros: «Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands». *Science*, 2004, vol. 305, n.º 5692, pp. 1955-1958.
- O'DOWD, DJ; PT GREEN y PS LAKE: «Invasional "meltdown" on an oceanic island». *Ecological Letters*, 2003 vol. 6, n.º 9, pp. 812-817.
- VITOUSEK, PM; HA MOONEY; L LUBHENCO y JM MELILLO: «Human domination of Earth's ecosystems». *Science*, 1997, vol. 277, n.º 5325, pp. 494-499.
- CAMPBELL, K y CJ DONLAN: «Feral goat eradications on islands». *Conservation Biology*, 2005, vol. 19, n.º 5, pp. 1362-1374.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J; A TYE; DJ CRAWFORD y otros: «Conservation of oceanic island floras: present and future global challenges». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2010, vol. 12, n.º 2, pp. 107-129.
- MARTÍN ESQUIVEL, JL; MC MARRERO GÓMEZ; N ZURITA PÉREZ y otros: *Biodiversidad en gráficas. Especies silvestres de las Islas Canarias*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, 2005.
- MARTÍN, JL: *Atlas de biodiversidad de Canarias*. Gobierno de Canarias, 2010.
- SHINE, C; M KETTUNEN; P TEN BRINK y otros: «Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) - Recommendations on policy options to control the negative impacts of IAS on biodiversity in Europe and the EU». Final report for the European Commission, 2009.
- DE ABREU GALINDO, FJ: *Historia de la conquista de las siete islas de Canaria*. Goya, 1977.
- NOGALES, M; JL RODRÍGUEZ-LUENGO y P MARRERO: «Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands». *Mammal Review*, 2006, vol. 36, n.º 1, pp. 49-65.
- MARTÍN, A; M NOGALES; J ALONSO y otros: «Restauración de los Islotes y del Risco de Famara (Lanzarote)» [informe inédito]. 2002.
- THOMPSON, HV y CM KING: *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*. Oxford University Press, 1994.
- MONNEROT, M; JD VIGNE; C BIJU-DUVAL y otros: «Rabbit and man: genetic and historic approach». *Genetics Selection Evolution*, 1994, vol. 26, supl. 1, pp. 167-182.
- LONG, JL: *Introduced mammals of the world: their history, distribution & influence*. CSIRO PUBLISHING, 2003.
- FLUX, JEC y PJ FULLAGAR: «World distribution of the rabbit *Oryctolagus cuniculus* on islands». *Mammal Review*, 1992, vol. 22, n.º 3-4, pp. 151-205.
- LOWE, S; M BROWNE; S BOUDJELAS y M DE PORTER: *100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database*, 2000.
- CHEYLAN, G: «Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non-équilibré?» *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 1984, vol. 39, n.º 1, pp. 37-54.
- CHAPUIS, J-L; G BARNAUD; F BIORET y otros: «L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises». *Natures-Sciences-Sociétés*, 1995, vol. 3, n.º 10, pp. 53-67.
- ATKINSON, IAE: «Introduced animals and extinctions», en PEARL MC y D WESTERN (eds.): *Conservation for the Twenty First Century*. Oxford University Press, 1989, pp. 54-75.
- BULLOCK, D: «Round Island – a tale of destruction». *Oryx*, 1977, vol. 14, n.º 1, pp. 51-58.
- NORTH, SG; DJ BULLOCK y ME DULLOO: «Changes in the vegetation and reptile population on Round Island, Mauritius, following eradication of rabbits». *Biological Conservation*, 1994, vol. 67, n.º 1, pp. 21-28.
- KYNCL, T; J SUDA; J WILD y otros: «Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands». *Plant Ecology*, 2006, vol. 186, n.º 1, pp. 97-108.
- LORENZO, CD; C PRENDES; FM HODGSON y R CABRERA: «Estudio fitopatológico de las poblaciones de *Spartocytisus supranubius* (Retama)», en *Estudios de Fitopatología*. Sociedad Española de Fitopatología, 1991, pp. 187-189.
- CUBAS, J: «Efectos del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en los ecosistemas canarios» [trabajo de fin de grado], Universidad de La Laguna, 2014.
- CUBAS, J; M NOGALES; JL MARTÍN ESQUIVEL y otros: «The devastating effects of invasive rabbits: insights from a subtropical high mountain insular ecosystem» [en preparación].
- SVENTENIUS, ER: «Notas sobre la flora de las Cañadas de Tenerife». *Cuaderno/INIA* 1946, vol. 78, pp. 149-171.
- DELIBES-MATEOS, M; M DELIBES; P FERRERAS y R VILLAFUERTE: «Key role of European rabbits in the conservation of the western Mediterranean basin hotspot». *Conservation Biology*, 2008, vol. 22, n.º 5, pp. 1106-1117.
- GÁLVEZ-BRAVO, L; J BELLUIRE y S REBOLLO: «European rabbits as ecosystem engineers: warrens increase lizard density and diversity». *Biodiversity and Conservation*, 2009, vol. 18, n.º 4, pp. 869-885.
- HEMDORFF, J: «An ecological networks analysis of Las Cañadas» [tesina de máster]. Aarhus University, 2013.
- CEBALLOS FERNÁNDEZ DE CÓRDOBA, L y F ORTUÑO MEDINA: *Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de las Canarias Occidentales*. Cabildo Insular de Tenerife, 1976.
- SANTOS, A: *Vegetación y flora de La Palma*. Editorial Interinsular Canaria, 1983.
- PÉREZ, PL; MJ DEL ARCO; O RODRÍGUEZ y otros: *Atlas cartográfico de los pinares canarios: III. La Palma*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Gobierno de Canarias, 1994.
- BRAMWELL, D y Z BRAMWELL: *Flores silvestres de las Islas Canarias*. Editorial Rueda, SL, 2001.
- GARZÓN-MACHADO, V; JM GONZÁLEZ-MANCEBO; A PALOMARES-MARTÍNEZ y otros: «Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest». *Biological Conservation*, 2010, vol. 143, n.º 11, pp. 2685-2694.
- PALOMARES, A; A REBOLÉ; A MATAMALA y otros: *Guía de visita del Parque Nacional de la Caldera de Taburiente*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente y Rural y Marino, 2009.
- GARZÓN-MACHADO, V: «Gran impacto de los herbívoros introducidos en Canarias: el

- caso del Parque Nacional de la Caldera de Taburiente». *El Indiferente*, 2011, n.º 21, pp. 76-85.
- 37 CABRERA RODRÍGUEZ, F: «Seasonal abundance and management implications for wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on La Palma, Canary Islands, Spain». *Wildlife Biology in Practise*, 2008, vol. 4, n.º 2, pp. 39-47.
- 38 OTTO, R; JM FERNÁNDEZ-PALACIOS y B KRÜSI: «Variation in species composition and vegetation structure of succulent scrub on Tenerife in relation to environmental variation». *Journal of Vegetation Science*, 2001, vol. 12, n.º 2, pp. 237-248.
- 39 OTTO, R; BO KRÜSI y F KIENAST: «Degradation of an arid coastal landscape in relation to land use changes in Southern Tenerife». *Journal of Arid Environments*, 2007, vol. 70, n.º 3, pp. 527-539.
- 40 LÓPEZ-DARIAS, M; V BELLO-RODRÍGUEZ; N DÍAZ-LUIS y otros: «Effects of the invasive rabbits on the structural vegetation on one of the main habitats in an insular ecosystem» [en preparación].
- 41 MARTÍN, MC; P MARRERO y M NOGALES: «Seasonal variation in the diet of wild rabbits *Oryctolagus cuniculus* on a semiarid Atlantic island (Alegranza, Canarian Archipelago)». *Acta Theriologica*, 2003, vol. 48, n.º 3, pp. 399-410.
- 42 LÓPEZ-DARIAS, M; MJ DEL ARCO, y J GONZÁLEZ GONZÁLEZ: «Informe sobre la interacción animal-planta en tres espacios de la Red Natura 2000 en el sur de Tenerife» [informe inédito], 2014.
- 43 BROOKS, TM; RA MITTERMEIER; CG MITTERMEIER y otros: «Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity». *Conservation Biology*, 2002, vol. 16, n.º 4, pp. 909-923.
- 44 EMMERSON, KM: «Estudio de la biología y ecología del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el Parque Nacional del Teide con especial referencia a su impacto sobre la vegetación y su control mediante la actividad cinagética» [informe inédito], 1989.
- 45 BAÑARES, A; G BLANCA; J GÜEMES-HERAS y otros (eds.): *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascul ar Amenazada de España. Taxones prioritarios*. Dirección General de Conservación la Naturaleza, 2004.
- 46 CARQUÉ-ÁLAMO, E; M DURBÁN VILLALONGA; M MARRERO-GÓMEZ y A BAÑARES-BAUDET: «Influencia de los herbívoros introducidos en la supervivencia de *Stemmacantha cynaroides* (Asteraceae). Una especie amenazada de las Islas Canarias», en RODRÍGUEZ-LUENGO, JL (ed.): *Control de Vertebrados Invasores en Islas de España y Portugal*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, 2003, pp. 126-134.
- 47 CARQUÉ-ÁLAMO, E; M DURBÁN VILLALONGA; M MARRERO-GÓMEZ y A BAÑARES BAUDET: «Influencia de los herbívoros introducidos en la supervivencia de *Stemmacantha cynaroides* (Asteraceae). Una especie amenazada de las Islas Canarias». *Vieraea*, 2004, vol. 32, pp. 97-105.
- 48 BAÑARES, A; G BLANCA; J GÜEMES y otros (eds.): *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascul ar Amenazada de España. Adenda 2010*. 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, 2010.
- 49 BAÑARES BAUDET, A; G BLANCA; J GÜEMES-HERAS y otros (eds): *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascul ar Amenazada de España. Adenda 2006*. Dirección General para la Biodiversidad-Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, 2006.
- 50 BAÑARES, A; G BLANCA; J GÜEMES y otros (eds.): *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascul ar Amenazada de España. Adenda 2008*. 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, 2009.
- 51 DURBÁN VILLALONGA, M: «La gestión de los herbívoros alóctonos en el Parque Nacional del Teide (Islas Canarias)», en Rodríguez- Luengo, JL (ed.): *Control de Vertebrados Invasores en Islas de España y Portugal*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, 2003, pp. 60-72.
- 52 SEGÚI, J; M LÓPEZ-DARIAS; AJ PÉREZ y otros: «Combined effects of altitude and invasive species on a vulnerable, endemic violet species in an insular high mountain ecosystem» [en preparación].
- 53 DEL ARCO, M: «Sobre la presencia de Genista L. en la Isla de La Palma (I. Canarias): *Genista benehoavensis* (Bolle ex Svent.) M. del Arco, comb. nov. (Fabaceae - Genisteae)». *Vieraea*, 1982, vol. 11, n.º 1-2, pp. 267-282.
- 54 NOGALES, M; C NIEVES; JC ILLERA y otros: «Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands». *Functional Ecology*, 2005, vol. 19, n.º 3, pp. 429-436.
- 55 DELLAFIORE, CM; S MUÑOZ VALLES y JB GALLEGO FERNÁNDEZ: «Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) as dispersers of *Retama monosperma* seeds in a coastal dune system». *Ecoscience*, 2006, vol. 13, n.º 1, pp. 5-10.
- 56 NOGALES, M; A VALIDO y FM MEDINA: «Frugivory of *Plocama pendula* (Rubiaceae) by the Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in xerophytic zones of Tenerife (Canary Islands)». *Acta Oecologica*, 1995, vol. 16, n.º 5, pp. 585-591.
- 57 RUMEU, B; RB ELIAS; DP PADILLA y otros: «Differential seed dispersal systems of endemic junipers in two oceanic Macaronesian archipelagos: the influence of biogeographic and biological characteristics». *Plant Ecology*, 2011, vol. 212, n.º 5, pp. 911-921.
- 58 PADRÓN, B; M NOGALES; A TRAVESET y otros: «Integration on invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands». *Biological Invasions*, 2011, vol. 13, n.º 4, pp. 831-844.
- 59 SALAS, M; S FERNÁNDEZ-LUGO y A NARANJO: «Interaction between two exotic invading species: endozoochory of *Acacia farnesiana* seeds by the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*)». *The Open Forest Science Journal*, 2009, vol. 2, pp. 86-90.
- 60 ARÉVALO, JR; L AFONSO; A NARANJO y M SALAS: «Invasion of the Gran Canaria ravines ecosystems (Canary Islands) by the exotic species *Acacia farnesiana*». *Plant Ecology*, 2010, vol. 206, pp. 185-193.
- 61 MARTÍN, A y JA LORENZO: *Las aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus Editor, 2001.
- 62 PALACIOS PALOMAR, CJ: «El ratonero común (*Buteo buteo insularum*) en Fuerteventura, Islas Canarias (Aves, Accipitridae)». *Vieraea*, 2005, vol. 33, pp. 1-10.
- 63 Medina, FM: «Alimentación del alimoche, *Neophron percnopterus* (L.), en Fuerteventura, islas Canarias (Aves, Accipitridae)». *Vieraea*, 1999, vol. 27, pp. 77-86.
- 64 NOGALES, M y EC HERNÁNDEZ: «Interinsular variation in the spring and summer diet of the raven *Corvus corax* in the Canary Islands». *Ibis*, 1994, vol. 136, pp. 441-447.
- 65 JORGE CAMACHO, MA; C SCHUSTER y C ACOSTA DÍAZ: «Dieta primaveral de la gaviota patiamarilla, *Larus cachinnans*, en Alegranza, Islas Canarias (Aves, Laridae)». *Vieraea*, 2000, vol. 28, pp. 31-37.
- 66 CARRILLO, J; M NOGALES; G DELGADO y M MARRERO: «Preliminary data for a comparative study of the feeding habits of *Asio otus canariensis* on El Hierro and Gran Canaria, Canary Islands», en MEYBURG, BU y RD CHANCELLOR (eds.): *Raptors in the Modern World*. WWGBP, 1989, pp. 451-458.
- 67 DELGADO, G; V QUILIS; A MARTÍN y K EMMERSON: «Alimentación del búho chico (*Asio otus*) en la isla de Tenerife y análisis comparativo con la dieta de *Tyto alba*». *Doñana. Acta Vertebrata*, 1986, vol. 13, pp. 87-93.
- 68 DELGADO, G: «Variación estacional de la dieta de *Tyto alba gracilirostris* (Hartert, 1905) en la isla de Alegranza (Lanzarote, islas Canarias) (Aves: Tytonidae)». *Vieraea*, 1993, vol. 22, pp. 133-137.
- 69 CARRILLO, J; EC HERNÁNDEZ; M NOGALES y otros: «Geographic variation in the spring diet of *Falco tinnunculus* L. on the islands of Fuerteventura and El Hierro (Canary Islands)». *Bonner Zoologische Beitrage*, 1994, vol. 45, pp. 39-48.
- 70 GANGOSO, L; JA DONÁZAR; S SCHOLZ y otros: «Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands». *Biodiversity and Conservation*, 2006, vol. 15, pp. 2231-2248.
- 71 COOKE, B: «Rabbits: manageable environmental pests or participants in new Australian ecosystems?» *Wildlife Research*, 2012, vol. 39, n.º 4, pp. 279-289.
- 72 DIISE. *The Database of Island Invasive Species Eradications*, developed by Island Conservation Coastal Conservation Action Laboratory UCSC, IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Universidad de Auckland y Landcare Research, Nueva Zelanda, 2015.

73 WILLIAMS, CK; I PARER; BJ COMAN y otros: «Managing vertebrate pests: rabbits» [informe inédito], 1995.

74 OLIVERA, P; D MENEZES; R TROUT y otros: «Successful eradication of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and house mouse (*Mus musculus*) from the island of Selvagem Grande (Macaronesian archipelago), in the Eastern Atlantic». *Integrative Zoology*, 2010, vol. 5, n.º 1, pp. 70-83.

75 TORRIANI, L: *Descripción de las islas Canarias*. Goya Ediciones, 1978.

LOS AUTORES

Marta López-Darias es doctora en Biología del Grupo de Ecología y Evolución en Islas (IPNA-CSIC) y del grupo de investigación Conservación y Biogeografía de Plantas de la Universidad de La Laguna (ULL).

Ángel Palomares es director-conservador del Parque Nacional de la Caldera de Taburiente.

Juan Luis Rodríguez-Luengo es doctor en Biología del Servicio de Biodiversidad del Gobierno de Canarias.

Aurelio Martín es profesor titular del Departamento de Biología Animal y Edafología y Geología. Facultad de Biología de la ULL.

Félix M. Medina es doctor en Biología en el Cabildo Insular de La Palma.

Marcelino J. del Arco Aguilar es catedrático del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la ULL y miembro del grupo de investigación Conservación y Biogeografía de Plantas. Facultad de Biología de la ULL.

Manuel Nogales es investigador científico del Grupo de Ecología y Evolución en Islas (IPNA-CSIC) del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Ángel B. Fernández es director-conservador del Parque Nacional de Garajonay.

Víctor Garzón-Machado es doctor en Biología del grupo de investigación Conservación y Biogeografía de Plantas de la ULL.

Julio Leal es agente de Medio Ambiente (jubilado) del Cabildo Insular de La Palma.

Jonay Cubas y **Natalia Díaz-Luis** son biólogos del grupo de investigación Conservación y Biogeografía de Plantas de la ULL.

Víctor Bello-Rodríguez es geógrafo del grupo Conservación y Biogeografía de Plantas de la ULL.

Ángel García y **Ramón Chinaea** son operarios de TRAGSA en los programas de seguimiento y recuperación de especies amenazadas del Parque Nacional de Garajonay.

Manuel Durbán-Villalonga es director-conservador del Parque Nacional del Teide.

José Luis Martín es doctor en Biología. Parque Nacional del Teide.

Manuel M. Marrero es biólogo. Parque Nacional del Teide.

Pedro L. Pérez de Paz es catedrático de Botánica en la Facultad de Biología de la ULL.

Juana M. González-Mancebo es profesora titular del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la ULL y coordinadora del grupo de investigación Conservación y Biogeografía de Plantas. Facultad de Biología de la ULL.

CITA RECOMENDADA

LÓPEZ DARIAS, M; A PALOMARES; JL RODRÍGUEZ-LUENGO y otros: «El conejo europeo. Efectos de una especie invasora en Canarias». *InDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 168-193.





[ENTRE ÉXITO EVOLUTIVO Y AMENAZA ECOLÓGICA EN LA MACARONESIA]

ESCARABAJOS ARMADURA

**Ironclad beetles. Between evolutionary success
and ecological threat in Macaronesia**

The islands of Macaronesia, like their famous counterparts in the Galapagos and Hawaiian archipelagos, are home to an array of species that are unique to the region, and often unique to a single island. One only needs to walk within the Macaronesian islands to easily observe the more obvious endemic plants, birds and reptiles of the region. However, to see the majority of the even richer invertebrate diversity of these islands requires a more physical interaction with the environment, to see species which are less frequently observed in exposed or open areas. But for those who do not mind to get a bit of soil under their fingernails, hidden treasures such as the endemic and charismatic beetles from the genus *Tarphius* can be found. Recent investigations of this typically forest dwelling group are helping us to understand how species diversity establishes over time, and the threats to this diversity due to past and ongoing many human induced pressures. *Tarphius* are but one of many evolutionary and ecological success stories among the invertebrates of Macaronesia, and serve to demonstrate what we should be both proud and concerned for the region's special biota.

ISABEL R. AMORIM, PEDRO OROMÍ, ARTUR R. M. SERRANO,
BRENT C. EMERSON Y PAULO A. V. BORGES

Los archipiélagos volcánicos de Cabo Verde, Canarias, Salvajes, Madeira y Azores están constituidos por islas oceánicas que nunca estuvieron unidas a ningún continente, y que conjuntamente se designan como Macaronesia (en griego, «islas afortunadas»). Estas islas atlánticas albergan un conjunto de seres vivos diversos y únicos, por lo que son reconocidas como un *punto caliente* de biodiversidad¹. Si uno se pasea por las islas de la Macaronesia, es fácil verse atraído por la exuberancia de su flora y la singularidad de algunas de sus aves. Sin embargo, gran parte de la diversidad biológica de estos archipiélagos pasa desapercibida, ya

quenes y hongos. Estos insectos están presentes en Azores, Madeira y Canarias, generalmente en zonas de vegetación natural, y contribuyen con un gran número de especies al patrimonio natural de estos archipiélagos.

Los *Tarphius* poseen una cubierta externa (exoesqueleto) muy dura, por lo que reciben el nombre común en inglés de *ironclad beetles*, es decir, escarabajos de armadura de hierro. Son pequeños coleópteros de 2 a 5 milímetros de longitud, que solo se encuentran en zonas húmedas y se alimentan de hongos. Se sabe poco de su biología, pero se piensa que se reproducen una vez al año. No se les conocen depreda-

yendo patas y antenas. Las distintas especies se diferencian entre sí por el tamaño del cuerpo; la forma del pronoto (placa dorsal visible del tórax); el número y la distribución de estructuras verrugosas de los élitros; la forma, la abundancia y la distribución de las sedas sensoriales; y la morfología del órgano copulador masculino. Muchas de las especies tienen la parte dorsal recubierta de una excreción mezclada con partículas terrosas o de corteza, que oculta los detalles de su cutícula y hace más críptica, si cabe, su apariencia.

Se conocen cerca de 70 especies de *Tarphius* que, además de en los archipiélagos antes men-

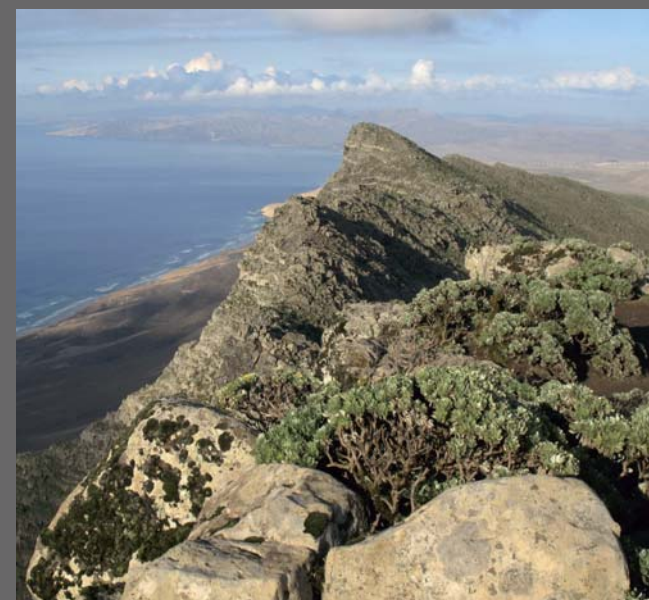
diversidad de especies de *Tarphius* en la Macaronesia y la distribución restringida de cada especie, han despertado el interés de distintos equipos de investigación de la Universidad de La Laguna, en Tenerife (España), la Universidad de East Anglia, en Norwich (Reino Unido), la Universidad de Lisboa y la Universidad de Azores (Portugal). Aparte de los artículos científicos donde se describieron las diversas especies de *Tarphius*, estos insectos han sido objeto de estudio sobre su origen, la cronología de su colonización de las islas, la diferenciación de sus poblaciones y la formación de nuevas especies^{10,11,12}, siendo todo ello esencial para la com-



Bosque de laurisilva, Chambre, Terceira, Azores



Bosque de laurisilva, Montado do Sabugal, Madeira



Área con jorja *Asteriscus sericeus*, Pico de la Zarza, Fuerteventura, Canarias



Bosque de laurisilva, Parque Nacional de Garajonay, La Gomera, Canarias

[FIGURA 1] Algunos de los ambientes en las islas de la Macaronesia donde se encuentran las distintas especies de *Tarphius*, generalmente en zonas de vegetación natural.

[FOTOS: Paulo Borges, Fernando Pereira, Antonio Machado y Nicolás Martín]

[FOTO PORTADA: Javier Torrent]

que la constituyen pequeños invertebrados que, en su mayoría, tienen formas de vida crípticas. Muchos de estos animales son especies de insectos que solo existen en estas islas (especies endémicas)^{2,3,4} y que solo se pueden observar si se buscan detenidamente en sus hábitats particulares, a veces muy ocultos. Tal es el caso de los escarabajos del género *Tarphius* (orden Coleoptera, familia Zopheridae), insectos poco conspicuos que se pueden encontrar entre la hojarasca del suelo, en los troncos podridos, bajo la corteza de árboles vivos e incluso en lí-

dores particulares, pero es probable que formen parte de la dieta de ciertas aves, y que sus larvas sirvan de alimento a otros insectos y arañas. Todos los individuos de las especies de *Tarphius* son de color castaño a pardo o casi negro, y con frecuencia presentan manchas y estructuras verrugosas sobre los élitros. Tienen una silueta convexa, un aspecto granuloso, una cabeza y unos ojos pequeños y unas antenas en forma de maza. No son insectos fáciles de descubrir por un observador no experimentado, dados sus hábitos ocultos y su actitud pasiva e inmóvil retra-

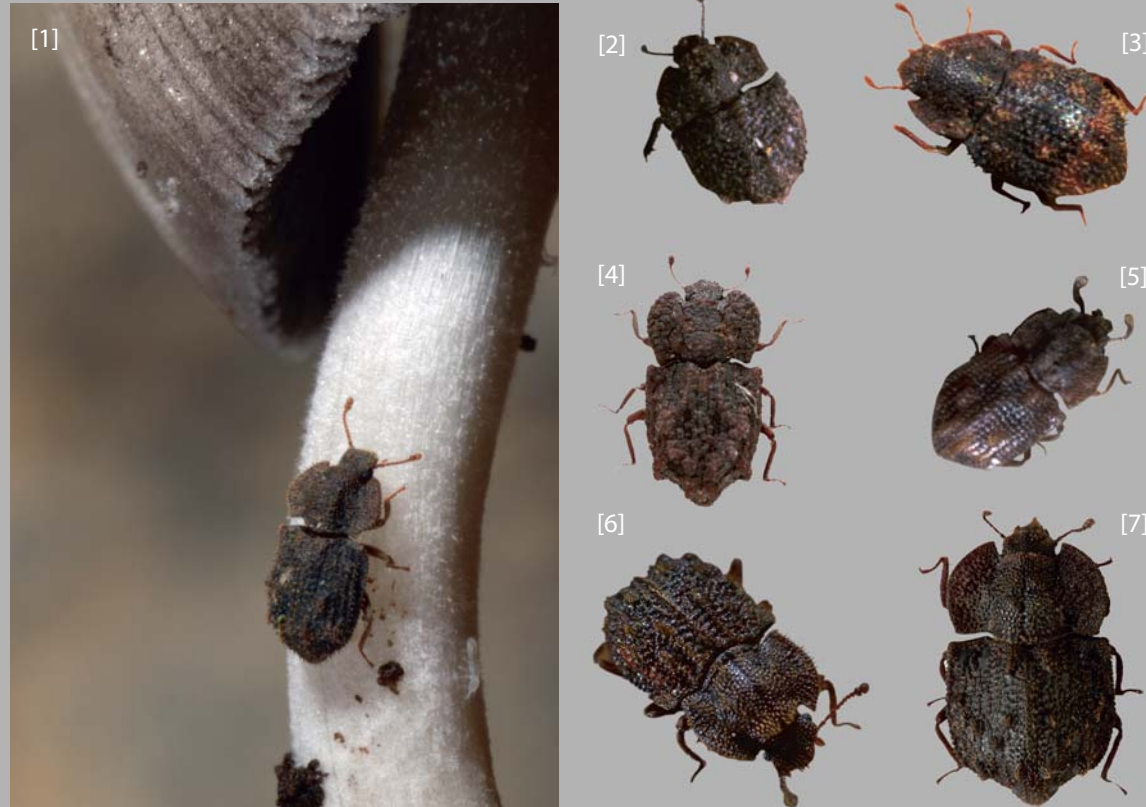
ccionados, también se pueden encontrar en el Himalaya, en la península ibérica, en Italia y en el norte de África⁵⁻⁹. Curiosamente, cerca del 90% de las especies se encuentra solamente en los archipiélagos de Canarias, Madeira y Azores, y un elevado porcentaje es endémico de una sola isla. En Canarias hay especies de *Tarphius* en todas las islas a excepción de Lanzarote, en el archipiélago de Madeira se pueden encontrar especies en Madeira, Porto Santo y Deserta Grande, y en Azores aparecen en todas las islas menos en Graciosa y Corvo. La elevada

prensión del origen y la distribución de la biodiversidad de estas islas.

Los *Tarphius* han colonizado las islas de la Macaronesia a partir de áreas continentales vecinas. Muy probablemente, han cruzado el océano provenientes de la península ibérica o del norte de África en balsas de vegetación arrastradas al océano por fuertes lluvias y avenidas, y luego empujadas por vientos y corrientes marinas. Sin embargo, para comprender mejor la colonización de estos archipiélagos y los procesos que dieron lugar a la formación de

La diversidad de *Tarphius*

Los *Tarphius* son pequeños coleópteros de 2 a 5 milímetros de longitud, con una silueta convexa y aspecto granuloso. Tienen cabeza y ojos pequeños, y antenas en forma de maza. La forma del pronoto y la forma, la abundancia y la distribución de las sedas sensoriales son algunas de las características utilizadas para la identificación de especies.



[1] *Tarphius canariensis* (Tenerife, La Palma y Gran Canaria, Canarias).

[2] *Tarphius abbreviatus* (La Gomera, Canarias).

[3] *Tarphius lauri* (Madeira, Madeira).

[4] *Tarphius deformis* (Tenerife, Canarias).

[5] *Tarphius simplex* (Tenerife, Canarias).

[6] *Tarphius azoricus* (Terceira, Azores).

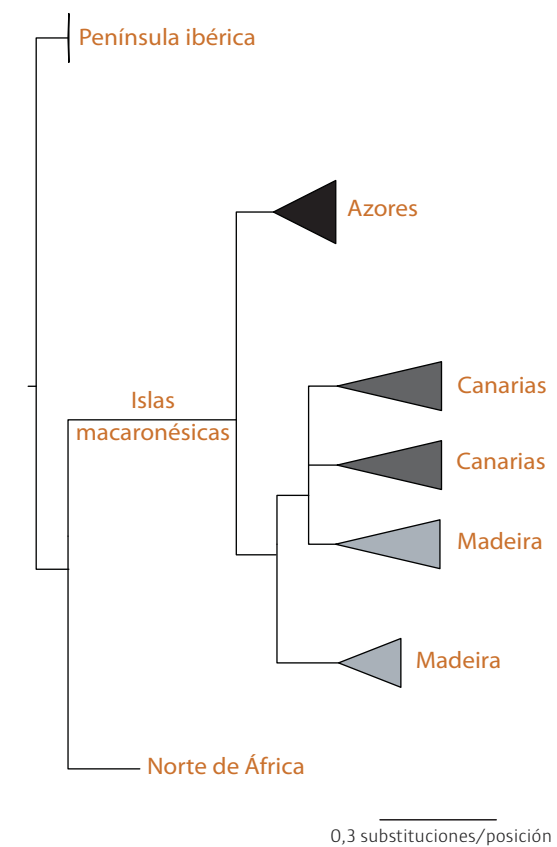
[7] *Tarphius monstrosus* (La Gomera, Canarias).

[8] *Tarphius wollastoni* (Flores, Azores).



[FOTOS: Pedro Oromí, Artur Serrano, Paulo Borges y Pedro Cardoso]

las distintas especies de *Tarphius*, es fundamental recurrir a una buena caracterización genética. Los marcadores moleculares más utilizados para inferir relaciones evolutivas entre especies, es decir, para averiguar cómo las especies están emparentadas entre sí, son los genes de ADN mitocondrial. Mediante la secuenciación de genes mitocondriales de varias especies de *Tarphius* de la península ibérica, el norte de África, Canarias, Madeira y Azores, se ha demostrado, por un lado, que las especies de las diversas islas de la Macaronesia son más parecidas entre sí que con cualquiera de las que aparecen en áreas continentales vecinas; y, por otro lado, que, dentro de las especies insulares, las de Madeira y Canarias son las más emparentadas entre sí^{10,11,12}. Gracias al buen conocimiento de la historia geológica de las islas y de la tasa de evolución aproximada de los marcadores moleculares, es posible estimar, a partir de relaciones de parentesco, cuándo tuvo lugar la divergencia de los linajes que originaron las nuevas especies. A continuación se presenta un ejemplo de cómo la utilización de marcadores genéticos permite investigar la relación entre el número de especies endémicas de la Macaronesia y la antigüedad de sus hábitats nativos. Los *Tarphius* están íntimamente asociados a la vegetación original de los archipiélagos, en especial a los bosques húmedos de laurisilva, aunque algunas especies han colonizado otros ecosistemas más elevados y secos (pinar y matorral subalpino) o se han adaptado a zonas de antiguo dominio de laurisilva actualmente deforestadas (Desertas en Madeira y Fuerteventura en Canarias). La laurisilva está considerada una reliquia del Terciario que cubría toda la cuenca mediterránea hace 40-15 Ma, pero que hoy en día ha quedado relegada a la Macaronesia^{13,14}. Se ha propuesto que el gran número de especies insulares asociadas a estos bosques, como ocurre con el género *Tarphius*, sería consecuencia de la antigüedad de aquellos en las islas, que habría proporcionado suficiente tiempo para la formación de un elevado número de especies dependientes de estos hábitats¹⁵. En efecto, los datos moleculares sugieren que la llegada de *Tarphius* a las islas macaronésicas no tuvo lugar recientemente y que, de hecho, estos escarabajos tienen una larga historia evolutiva en estos archipiélagos. Sin embargo, a pesar de la antigua presencia de *Tarphius* en dichas islas, estos mismos datos moleculares también indican que la mayoría de las especies actuales se



[FIGURA 3] Cerca del 90% de las especies conocidas de *Tarphius* se encuentra solamente en los archipiélagos de Canarias (31 especies), Madeira (23) y Azores (9). La edad geológica de los archipiélagos está indicada entre paréntesis.

[FIGURA 4] Árbol filogenético de especies de *Tarphius* endémicas de la Macaronesia y áreas continentales vecinas, basado en marcadores moleculares de ADN mitocondrial.



[Especies en islas]

La gran diversidad de especies en el planeta es el resultado de una miríada de procesos evolutivos que a lo largo del tiempo han conducido a la aparición de nuevas especies. Comprender los procesos que generan biodiversidad es, por lo tanto, uno de los grandes desafíos en el área de la biología.

Las islas funcionan como laboratorios naturales para el estudio de la especiación, y el interés de estos sistemas deriva sobre todo de su aislamiento y sus límites bien definidos. Por ejemplo, cuando se forman las islas volcánicas están

desprovistas de vida. Los primeros organismos llegan por el mar y por el viento o transportados por otros animales, y solo representan una parte de la diversidad genética de la población de origen. A lo largo del tiempo, debido al aislamiento, se acaban diferenciando de la población original y el hecho de que colonicen hábitats diferentes también conduce a menudo a la formación de nuevas especies. Se conocen muchos ejemplos de radiación de especies en los archipiélagos de Galápagos, de Hawái y de Indonesia, y el gran número de especies únicas que existen en estas islas sirvió de inspira-

ción para importantes trabajos científicos, como los de Charles Darwin, Alfred R. Wallace y Ernst Mayr. En las islas de la Macaronesia también han tenido lugar muchos eventos de especiación de los cuales ha surgido un elevado número de especies endémicas. Recientemente, los archipiélagos macaronésicos han sido escenario de varios estudios evolutivos sobre la formación de nuevas especies y, en concreto, sobre la contribución relativa de diferentes mecanismos de especiación en islas antiguas y recientes.

[FOTO: Javier Torrent]

ha diversificado bastante recientemente (a escala evolutiva)^{10,11,12}. Otros grupos de seres vivos también comparten este patrón de larga historia evolutiva pero con especiación reciente en la Macaronesia^{16,17}, lo que indica claramente que son necesarios otros factores, además de la antigüedad de los bosques nativos, para explicar la diversidad de especies endémicas en estos archipiélagos.

El número de especies de *Tarphius* existentes en la Macaronesia no está igualmente distribuido por los tres archipiélagos, pues hay mayor diversidad en Canarias (31 especies endémicas) y en Madeira (23), y menos especies en Azores (9)^{2,3,4}. El número de especies endémicas originadas en Azores podría ser superior a las nueve hasta ahora descritas: los datos moleculares y recientes datos morfométricos sugieren que lo que fue descrito como una sola especie en realidad corresponde a diferentes especies en las distintas islas. Aunque estas nuevas especies se contabilizaran dentro de una revisión taxonó-

mica de Azores y se incluyeran las especies potencialmente extintas por la gran destrucción de hábitats por la mano del hombre, probablemente el número total de especies de *Tarphius* que se originaron en Azores continuaría siendo inferior al de las que se formaron en los archipiélagos vecinos de Madeira y Canarias. Las causas de una existencia más reducida de especies en Azores parecen obvias: i) es el archipiélago más distante de las fuentes potenciales de colonización, y la materia prima indispensable para la formación de nuevas especies llega con más dificultad; ii) es el archipiélago más reciente, con menos oportunidades de colonización y con menos tiempo para que los seres vivos que lo lograron pudieran evolucionar y diversificarse; y iii) es un archipiélago con menor diversidad de ambientes, por lo que ofrece menos oportunidades para la formación de nuevas especies por radiación adaptativa.

Debido a la incapacidad para volar de los *Tarphius* y a que se encuentran en hábitats recién

ditos, se ha asumido que la capacidad de dispersión de estos insectos es reducida. De esta forma, la diversidad de especies que aparece en cada isla estaría principalmente explicada por fenómenos de especiación que tienen lugar en la propia isla después de la llegada de un número muy limitado de colonizadores. Sin embargo, las relaciones evolutivas entre especies de *Tarphius* de varias islas, inferidas a partir de estudios filogenéticos, sugieren que la dispersión de individuos entre islas ha sido más frecuente de lo que inicialmente se creía^{11,12}, y ha contribuido de un modo importante a la riqueza de especies que se observa hoy en día, particularmente en las islas más recientes de Azores y de Canarias. Por ejemplo, tres de las cuatro especies de *Tarphius* existentes en la isla de Pico (Azores) serían el resultado de múltiples colonizaciones de diferentes especies de islas vecinas, como también ocurre con tres de las cuatro especies que aparecen en la isla de La Palma (Canarias). El clásico modelo de colonización secuencial de las diversas islas de un archipiélago por *stepping stones*, observado en otros géneros poliespecíficos de coleópteros como *Pimelia*, *Hegeter*, *Brachyderes* y otros^{18,19,20}, no es válido para los *Tarphius* de Canarias y Azores, donde actualmente cada isla está ocupada por especies pertenecientes a varios subclados dis-

tintos, resultado de colonizaciones interinsulares múltiples tras la aparición de cada uno de estos linajes^{11,12}.

Las islas de la Macaronesia no siempre tuvieron la configuración actual, ya que en el pasado existieron otras islas que desaparecieron por erosión y subsidencia²¹. Así pues, es posible que la historia evolutiva de los *Tarphius* macaronésicos sea anterior a la formación de Fuerteventura (21Ma), la isla más antigua de las actualmente emergidas. En un estudio reciente¹² se ha inferido que los ancestros de las especies que aparecen hoy en día en la Macaronesia comenzaron a especiarse hace unos 20Ma, lo que se aproxima bastante a la edad geológica de Fuerteventura. Todavía hay que investigar, utilizando los marcadores moleculares, si los *Tarphius* recientemente descubiertos en Fuerteventura representan en sí mismos el linaje más antiguo de este grupo de escarabajos en el conjunto de la Macaronesia.

A pesar de que en algunas islas los *Tarphius* se pueden encontrar en plantas exóticas (cedro japonés, acacias, pino californiano), estos escarabajos, como ya ha sido referido, están estrechamente asociados a los bosques nativos de estos archipiélagos. Con la llegada de los colonizadores europeos en el siglo xv comenzó la destrucción de la vegetación original para obte-



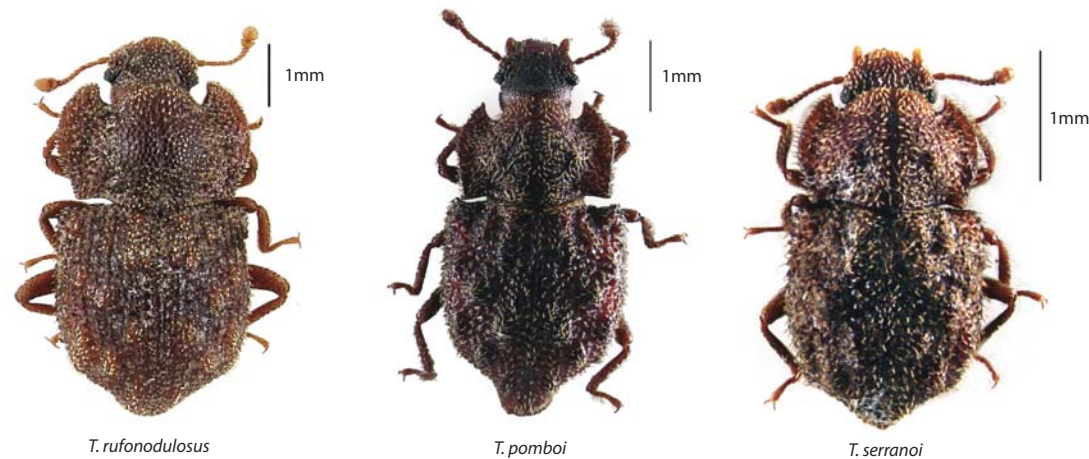
En algunas islas de Azores y Madeira los *Tarphius* se pueden encontrar en bosques de árboles exóticos, por ejemplo, en esta plantación de cedro japonés *Cryptomeria japonica* en la isla de Terceira, Azores. En Canarias, en cambio, están más limitados a vegetación nativa.

[FOTO y ÚLTIMA FOTO: Paulo Borges]



[FIGURA 5] La presencia de especies exclusivas de *Tarphius* en Pico Alto, en la isla de Santa María en Azores, fue utilizada como argumento para la reciente creación de un área de paisaje protegido (señalada en el mapa) integrada dentro del Parque Natural de la Isla de Santa María.

[FOTOS: E. Mendonça y Pedro Cardoso]



ner madera y, por otro lado, para instalar pastos para el ganado, campos de cultivo, plantaciones de árboles exóticos y, más recientemente, para construir estructuras turísticas y otros edificios. Con certeza, este fuerte impacto antrópico ha llevado a la extinción de algunas de las especies de *Tarphius*. Por ejemplo, en la isla de Madeira, donde existe la mayor mancha de laurisilva de la Macaronesia, los últimos inventarios de la fauna de artrópodos (2007-2012) solamente han confirmado la existencia de 4 de las 21 especies de *Tarphius* de la isla que fueron

descritas entre 1854 y 1997. En Azores, donde más del 95% de la vegetación original ha sido destruido²² en menos de 600 años, la inminente extinción de especies de *Tarphius* es incluso más preocupante. Se piensa que la ausencia de estos escarabajos en las islas de La Graciosa y Corvo es consecuencia de la destrucción total de la laurisilva. Otra de las amenazas para la conservación de las especies macaronésicas de *Tarphius*, principalmente en Madeira y en Azores, es la proliferación de plantas invasoras deliberadamente introducidas por el ser humano, con



[Puntos calientes de biodiversidad]

Se conocen aproximadamente 1,6 millones de especies en el mundo²³. Muchas de estas especies habitan en áreas que están directa o indirectamente afectadas por la actividad humana, por lo que su existencia se encuentra potencialmente amenazada. Dado que los recursos disponibles para la conservación de la naturaleza son limitados y que es

imposible proteger a todas las especies, es urgente dar prioridad a las áreas a proteger para conservar la máxima biodiversidad. Al final de los años ochenta surgió el concepto de puntos calientes (*hotspots*) de biodiversidad, que se definen como áreas más importantes para la conservación de la biodiversidad en las regiones que posean al menos 1500

especies endémicas de plantas vasculares, y que hayan perdido al menos el 70% del hábitat original. En el mundo están identificados 34 puntos calientes de biodiversidad²⁴, entre ellos el de la cuenca del Mediterráneo que incluye las islas de la Macaronesia.

la consecuente degradación de la vegetación nativa. Por tanto, la conservación de las especies de *Tarphius*, que constituyen un importante componente de la biodiversidad de las islas macaronésicas, implica la protección de los bosques nativos. La legislación comunitaria y regional en vigor en estos archipiélagos confiere protección a algunas de las áreas donde se encuentran los *Tarphius*. En Canarias más de un 40% del territorio está protegido, incluyendo cerca de 3000 hectáreas en el Parque Nacional de Garajonay en La Gomera, la mayor mancha de laurisilva en buen estado de Canarias y donde se pueden encontrar ocho especies endémicas de *Tarphius*. En la isla de Madeira cerca de 15000 hectáreas de laurisilva, donde se conocen varias especies endémicas de *Tarphius*, han sido recientemente consideradas por la UNESCO como patrimonio natural de la humanidad. Finalmente, en Azores, la presencia de especies exclusivas de *Tarphius* en Pico Alto,

en la isla de Santa María, ha sido utilizada como razonamiento para la reciente creación de un área de paisaje protegido para la gestión de los hábitats y las especies, integrada dentro del Parque Natural de la Isla de Santa María.

La extinción de especies es irreversible e implica una reducción inmediata de la biodiversidad. Además, a largo plazo la extinción compromete el potencial evolutivo de un grupo, es decir, destruye la materia prima (variabilidad genética) sobre la cual actúan los mecanismos que generan biodiversidad, eliminando así la posibilidad de que en un futuro se formen nuevas especies. Dada la extrema vulnerabilidad de los ecosistemas insulares y la velocidad con que la presencia humana provoca alteraciones en estos ecosistemas, es urgente que se apliquen medidas de conservación eficaces en las áreas habitadas por *Tarphius* para evitar la pérdida de una parte significativa de la biodiversidad de los archipiélagos macaronésicos. []

GLOSARIO

ADN mitocondrial: Material genético (ácido desoxirribonucleico, ADN) que se encuentra en los orgánulos celulares llamados mitocondrias. Estos orgánulos son los responsables de la respiración celular (centrales de conversión de energía de la célula).

Élitros: Par de alas anteriores de los escarabajos modificadas para dar protección.

Especie endémica: Especie que solo existe en una determinada región. Por ejemplo, la especie de escarabajo *Tarphius canariensis* es endémica de las islas Canarias.

Exoesqueleto: Estructura externa rígida (esqueleto) que proporciona soporte y protección.

Relaciones evolutivas: Relaciones de parentesco inferidas entre especies contemporáneas, y también sus ancestros, que son generalmente representadas por diagramas en árbol.

Laurisilva: Bosque perenne de zonas húmedas, nativo de las islas de la Macaronesia, cuyas plantas dominantes tienen las hojas con aspecto parecido a las del laurel.

Ma: Millones de años antes del presente, 1950.

Nativo: Que es originario de una determinada región, es decir, que su presencia en una determinada región no es debida a la intervención humana.

Secuenciación: Técnica de laboratorio para determinar la secuencia de nucleótidos (A, C, G, T) en cadenas de material genético.

Stepping stones: Patrón de colonización de las islas más antiguas a las más modernas. A medida que emergen nuevas islas, los organismos que habitaban las islas cercanas más antiguas las colonizan.

Tarphius: Género animal descrito en 1848 por Erichson, perteneciente al filo Arthropoda, clase Insecta, orden Coleoptera, y familia Zopheridae; la gran mayoría de especies de este género es exclusiva de las islas de la Macaronesia.

Terciario: Periodo geológico que abarca desde 65 Ma a 2,6 Ma.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a todos los que en los últimos años han hecho posible la realización de estos estudios en la Macaronesia. Además, queremos agradecer a M. Florencio y a S. Blanco-Ameijeiras su revisión del manuscrito y a P. Cardoso, D. Hernández Teixidor, A. Machado, E. Mendonça, F. Pereira y J. Torrente las imágenes amablemente cedidas. Los distintos cabildos insulares de Canarias, el Parque Nacional de Garajonay y la Dirección Regional de Medio Ambiente de Azores colaboraron con los correspondientes permisos de colecta de ejemplares. Este trabajo fue financiado por varios proyectos de investigación: 17.01-080203 (DRRFlorestais, Açores, Portugal), M2.1.2/017/2007 (DRCT, Açores, Portugal), PDCT/BIA-BDE/59202/200, SFRH/BPD/29578/2006, PTDC/BIA-BEC/099138/2008, PTDC/BIA-BEC/104571/2008 (FCT, Portugal), REN2003-00024, REN 2000-0282 GLO, PB96-0090 (Ministerio de Educación, España), ERA-Net Net-Biome SE 12/02, SE 12/04 (Gobierno de Canarias). Isabel Amorim recibió financiación de los fondos nacionales MCTES/FCT Portugal, beca SFRH/BPD/102804/2014.

BIBLIOGRAFÍA

- 1 MYERS, N; RA MITTERMEIER; CG MITTERMEIER y otros: «Biodiversity hotspots for conservation priorities». *Nature*, 2000, vol. 403, n.º 6772, pp. 853-858.
- 2 ARECHAVALA, M; S RODRIGUEZ; N ZURITA y A GARCÍA (coords.): *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009*. Gobierno de Canarias, 2010.
- 3 BORGES, PAV; C ABREU; AMF AGUIAR y otros (eds.): *A list of the terrestrial fungi, flora and fauna of Madeira and Selvagens archipelagos*. Direcção Regional do Ambiente da Madeira y Universidade dos Açores, 2008.
- 4 BORGES, PAV; A COSTA; R CUNHA y otros: *A list of the terrestrial and marine biota from the Azores*. Príncipe Editora, 2010.
- 5 FRANZ, H: «Revision der *Tarphius*-Arten: Arten Europas, Nordwestafrikas und der Kanarischen Inseln (Coleopt., Colydiidae)». *Eos, Revista Española de Entomología*, 1967, vol.43, pp. 61-91.
- 6 DAJOZ, R: *Coléoptères: Colydiidae et Anommataidae paléarctiques*. Masson, 1977.
- 7 ŚLIPINSKI, SA y R SCHUH: «Zopheridae», en: LÖBL, I y A SMETANA (eds.): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 5: Tenebrionoidea*. Apollo Books, 2008, pp. 78-87.
- 8 MACHADO, A: «Two new *Tarphius* species from Macaronesia (Coleoptera, Zopheridae)». *Journal of Natural History*, 2012, vol. 46, n.º 9-10, pp. 637-643.
- 9 SERRANO, ARM; IR AMORIM y PAV BORGES: «A new species of *Tarphius* Erichson, 1845 (Coleoptera: Zopheridae) from North Africa and notes



on an Iberian species». *Zootaxa*, vol. 3613, n.º 5, pp. 493-500.

- 10 EMERSON, BC; P OROMÍ y GM HEWITT: «Tracking colonization and diversification of insect lineages on islands: mitochondrial DNA phylogeography of *Tarphius canariensis* (Coleoptera: Colydiidae) on the Canary Islands». *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 2000, vol. 267, n.º 1458, pp. 2199-2205.
- 11 EMERSON, BC y P OROMÍ: «Diversification of the forest beetle genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of island endemics?». *Evolution*, 2005, vol. 59, n.º 3, pp. 586-598.
- 12 AMORIM, IR; BC EMERSON; PAV BORGES y RK WAYBE: «Phylogeography and molecular phylogeny of Macaronesian island *Tarphius* (Coleoptera: Zopheridae): why are there so few species in the Azores?». *Journal of Biogeography*, vol. 39, n.º 9, pp. 1583-1595.
- 13 ENGLER, A: *Versuch einer Entwicklungsgeschichte: Insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. I. Die extratropischen Gebiete der nördlichen Hemisphäre*. W. Engelmann, 1879.
- 14 CRONK, QCB: «Relict floras of Atlantic Islands: patterns assessed». *Biological Journal of the Linnean Society*, 1992, vol. 46, n.º 1-2, pp. 91-103.
- 15 MACHADO, A: «Introduction to a faunal study of the Canary Islands' Laurisilva, with special reference to the ground-beetles (Coleoptera, Caraboidea)», en KUNKEL, G (ed.): *Monographiae Biologicae*, vol. 30: *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. Springer, 1976, pp. 347-411.
- 16 CONTRERAS-DÍAZ, HG; O MOYA; P OROMÍ y C JUAN: «Evolution and diversification of the forest and hypogean ground-beetle genus *Tre-*

chus in the Canary Islands». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, vol. 42, n.º 3, pp. 687-699.

- 17 EMERSON, BC: «Genes, geology and biodiversity: faunal and floral diversity on the island of Gran Canaria». *Animal Biodiversity and Conservation*, 2003, vol. 26.1, pp. 9-20.
- 18 JUAN, C; P OROMÍ y GM HEWITT: «Mitochondrial DNA phylogeny and sequential colonization of Canary Islands by darkling beetles of the genus *Pimelia* (Tenebrionidae)». *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 1995, vol. 261, n.º 1361, pp. 173-180.
- 19 JUAN, C; P OROMÍ y GM HEWITT: «Phylogeny of the genus *Hegeter* (Tenebrionidae, Coleoptera) and its colonization of the Canary Islands deduced from Cytochrome Oxidase I mitochondrial DNA sequences». *Heredity*, 1996, vol. 76, pp. 392-403.
- 20 EMERSON, BC; P OROMÍ y GM HEWITT: «Colonization and diversification of the species *Brachyderes rugatus* (Coleoptera) on the Canary Islands: evidence from mitochondrial DNA COII gene sequences». *Evolution*, 2000, vol. 54, n.º 3, pp. 911-923.
- 21 FERNÁNDEZ-PALACIOS, JM; L DE NASCIMENTO; R OTTO y otros: «A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests». *Journal of Biogeography*, 2011, vol. 38, n.º 2, pp. 226-246.
- 22 GASPAR, C; PAV BORGES y KJ GASTON: «Diversity and distribution of arthropods in native forests of the Azores archipelago». *Arquipélago. Life and Marine Sciences*, 2008, vol. 25, pp. 1-30.
- 23 *Catalogue of Life*. Species 2000: Naturalis. Disponible en: <<http://www.catalogueoflife.org>>.
- 24 Conservation International: *Hotspots*. Disponible en: <<http://www.conservation.org/how/pages/hotspots.aspx>>.

LOS AUTORES

Isabel R. Amorim es bióloga e investigadora en el Grupo de Biodiversidad de Azores en la Universidad de Azores. Portugal (cE3c). Sus principales intereses científicos son la biología evolutiva, la filogeografía, la biospeleología, la sistemática molecular, el uso de marcadores genéticos aplicados a la conservación de la biodiversidad y comunicación de la ciencia. Actualmente trabaja en proyectos cuyo objetivo es investigar estrategias efectivas de comunicación de la ciencia relacionadas con la promoción y la conservación de la biodiversidad endémica insular.

Pedro Oromí es biólogo y catedrático de Zoología de la Universidad de La Laguna, Tenerife. Las principales líneas de investigación seguidas han sido la taxonomía y la biogeografía de artrópodos macaronésicos, en particular de los coleópteros; la biología subterránea, que ha desarrollado sobre todo en archipiélagos de origen volcánico, con es-

tudio de la fauna tanto cavernícola como de otros medios hipogeos; y la filogenia y la filogeografía de coleópteros y otros artrópodos insulares, en particular de géneros de insectos y de arañas con radiación evolutiva en islas. Del género *Tarphius* ha descrito una especie nueva y ha participado en el estudio filogenético y filogeográfico de las especies canarias.

Artur R. M. Serrano es biólogo y profesor de la Facultad de Ciencias en la Universidad de Lisboa, Portugal (cE3c). Con una larga experiencia taxonómica ya ha descrito más de cincuenta especies de coleópteros, incluyendo algunas de las especies de *Tarphius* de las Azores. Sus principales áreas de interés son la faunística, la taxonomía, la conservación de la biodiversidad, la bioindicación, la macroecología y la biogeografía insular. En los últimos años ha liderado proyectos con el objetivo de estudiar la biodiversidad de los insectos de Madeira, así como los patrones de distribución de algunos grupos diana y sus asociaciones con hábitats particulares.

Brent C. Emerson es investigador en el Grupo de Ecología y Evolución en Islas en el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Tenerife. La mayor parte de su investigación se centra en el uso de herramientas moleculares para resolver cuestiones de evolución y ecología. Trabaja sobre todo (aunque no exclusivamente) con invertebrados y con sistemas insulares. Sus intereses principales son la biogeografía, la filogeografía, la especiación e interacciones ecológicas, la ecología trófica y la formación y evolución de comunidades de especies.

Paulo A. V. Borges es biólogo, profesor en la Universidad de Azores, Portugal, y coordinador del Grupo de Biodiversidad de Azores (cE3c). Su investigación se centra en el estudio de la biodiversidad de artrópodos en Azores, con especial énfasis en la taxonomía, la macroecología, la biogeografía y la biospeleología. Los escarabajos del género *Tarphius* son de sus grupos elegidos para estudio y ha descrito varias especies de las Azores. Otras de sus áreas de interés incluyen el desarrollo de modelos de especie-área, que pueden explicar los patrones de extinción en las islas, y de modelos de distribución de especies a diferentes escalas.

CITA RECOMENDADA

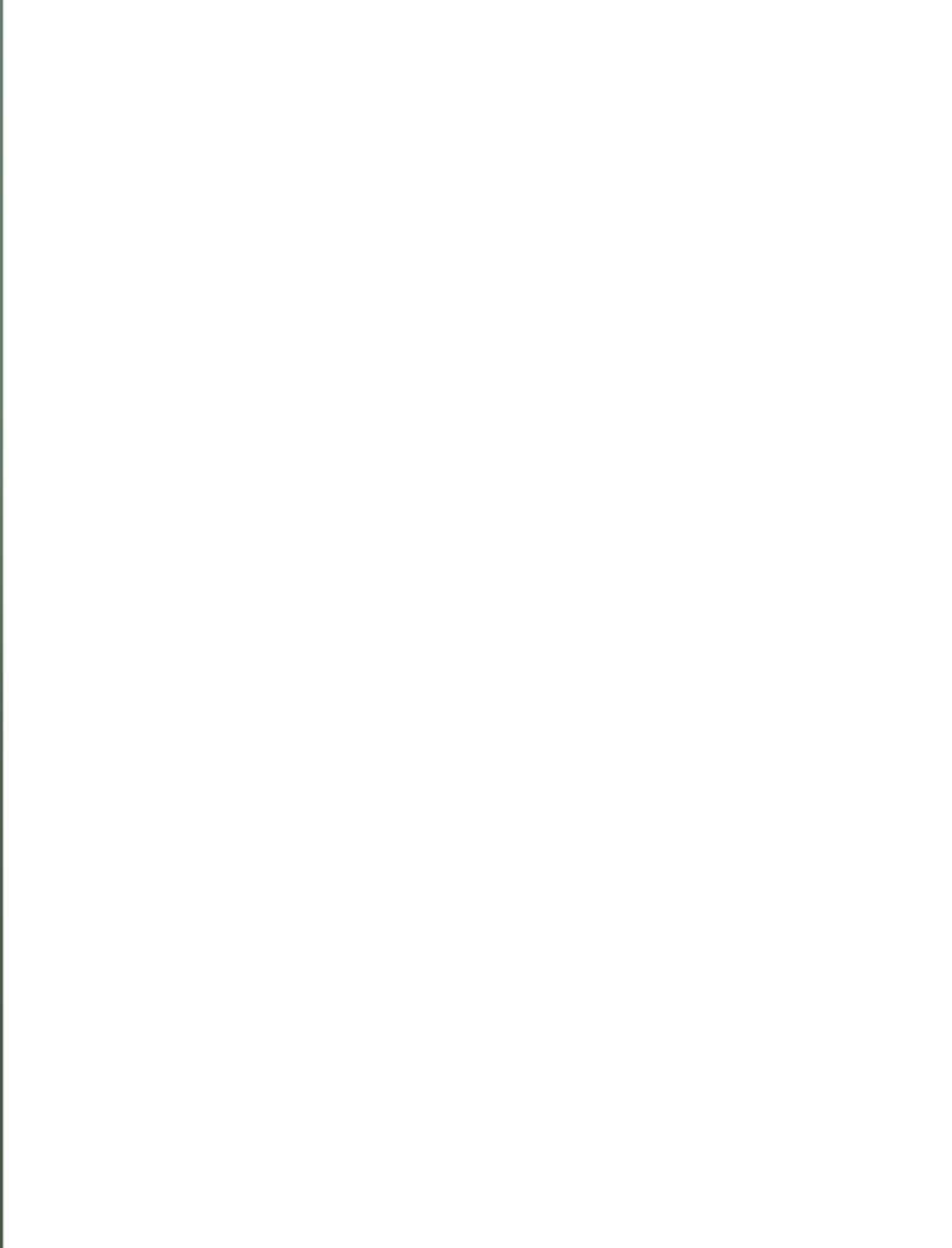
AMORIM, IR; P OROMÍ; ARM SERRANO y otros: «Escarabajos armadura. Entre éxito evolutivo y amenaza ecológica en la Macaronesia». *InDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 194-205.





[inD]

La Orotava, Tenerife
2016





La última especie

Si acaso fuese el último ejemplar, debería mimarlo, darle calor; debería sostenerlo, incluso alimentarlo. Si acaso fuese el último ejemplar y no hubiera ningún Arca, tendría que dividir mi energía para procurarle un futuro —dijo el arbusto.

ROBERTO DUQUE CRANNY