

Curso 2009/10
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/2
I.S.B.N.: 978-84-7756-930-5

JULIA PATRICIA MARRERO RODRÍGUEZ

**Ecología trófica de las palomas endémicas
de las Islas Canarias**

Director
MANUEL NOGALES HIDALGO



SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS
Serie Tesis Doctorales

Este trabajo está dedicado con todo cariño a mi familia

ÍNDICE

Agradecimientos	13
Capítulo 1. Introducción general	17
1.1. El Bosque de Laurisilva	19
1.2. Palomas endémicas de la islas macaronésicas	20
1.3. Aspectos generales de los estudios de dieta	23
1.4. Objetivos	26

PRIMERA PARTE: TRABAJO DE REVISIÓN

Capítulo 2. El papel de las palomas como frugívoras y dispersoras de semillas en islas. Una perspectiva ecológica y biogeográfica	29
2.1. Introducción.....	31
<i>Columbiformes</i>	31
<i>Frugivoría en islas</i>	32
2.2. Métodos.....	34
<i>Recopilación de información y especies consideradas en el estudio</i>	34
<i>Análisis de datos</i>	35
2.3. Resultados y Discusión	36
<i>Radiación evolutiva de los colúmbidos</i>	36
<i>Distribución</i>	38
<i>Palomas frugívoras</i>	38
(a) Distribución en islas	42
(b) Características corporales	46
(c) Dieta	49
(d) Red de interacción planta-paloma	51
(e) Dispersión de semillas	54
<i>Interacciones tróficas "perdidas"</i>	56
2.4. Conclusiones	59
2.5. Apéndice I	62

SEGUNDA PARTE: METODOLOGÍA

Capítulo 3. Identificación molecular de los excrementos de las palomas endémicas de las Islas Canarias	73
3.1. Introducción.....	75
3.2. Métodos	75
3.3. Resultados y Discusión	78
3.4. Apéndice II	80
Capítulo 4. Extracción del ADN de las palomas de Canarias a partir de excrementos y semillas regurgitadas	85
4.1. Introducción.....	87
4.2. Métodos	88
4.3. Resultados y Discusión	89
Capítulo 5. Estudio del uso del hábitat en aves mediante censos y métodos moleculares: el caso de dos palomas simpátricas	93
5.1. Introducción.....	95
5.2. Métodos	95
5.3. Resultados y Discusión	98
Capítulo 6. Estudio microhistológico de los árboles del bosque de laurisilva de las islas macaronésicas	101
6.1. Introducción.....	103
6.2. Métodos	105
6.3. Resultados y Discusión	106
6.4. Apéndice III	109

TERCERA PARTE: RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Capítulo 7. Ecología trófica de las palomas Turqué y Rabiche en el Parque Nacional de Garajonay (La Gomera, Islas Canarias)	123
7.1. Introducción.....	125
7.2. Métodos	127
<i>Área de estudio</i>	127
<i>Colecta de muestras</i>	130
<i>Análisis de los excrementos</i>	130
<i>Disponibilidad de frutos</i>	131
<i>Análisis de datos</i>	132
7.3. Resultados.....	133

<i>Análisis molecular de los excrementos</i>	133
<i>Dieta de la Paloma Turqué</i>	133
(a) Variación espacio-temporal	135
<i>Dieta de la Paloma Rabiche</i>	140
(a) Variación espacio-temporal	142
<i>Comparación de las dietas de las palomas en hábitats de laurisilva</i>	145
<i>Relación de la dieta de las palomas con la disponibilidad de frutos</i>	147
<i>Tratamiento digestivo de las semillas</i>	149
7.4. Discusión	150
<i>Análisis molecular de los excrementos</i>	150
<i>Composición de la dieta</i>	150
<i>Variación espacio-temporal</i>	152
<i>Similitud en la dieta de dos palomas simpátricas</i>	153
<i>Disponibilidad y consumo de frutos</i>	154
<i>Tratamiento digestivo de las semillas</i>	156
Conclusiones	159
Bibliografía	165

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis doctoral es el resultado de muchas horas de trabajo y esfuerzo, que no hubiese sido posible sin la colaboración de personas e instituciones a las que me gustaría agradecer sinceramente.

Quisiera destacar muy especialmente a David P. Padilla y a Rosa Fregel, por sus importantes aportaciones, apoyo y ánimos compartidos, que siempre recordaré con inmenso afecto.

A Manuel Nogales, director de esta tesis, por su entusiasmo, interés y útiles indicaciones para el buen desarrollo de este estudio, y a Vicente M. Cabrera por compartir su experiencia en el campo de la genética.

Quiero agradecer también las innumerables ocasiones en que me han demostrado su ayuda y amistad los compañeros del Grupo de Ecología y Evolución en Islas: Aarón González, Benigno Padrón, Dulce Domínguez, Beatriz Rumeu, Juan Carlos Illera, Félix M. Medina, Raquel Gutiérrez, Ana Valiente, Guido Jones, Isabel Saro y Benito Pérez. También agradezco la desinteresada colaboración de Alejandro Padrón, Heriberto López, Rafael Rodríguez de Paz, Vanesa Martín, Marino Expósito, Cristina González y Toño Lorenzo.

Al personal del Parque Nacional de Garajonay, en especial a Ángel Fernández y Antonio Zamorano. Al Cabildo Insular de La Gomera, a la Unidad de Medio Ambiente del Cabildo Insular de La Palma, y al Museo de la Naturaleza y El Hombre de Santa Cruz de Tenerife, por su disposición y apoyo logístico.

El Organismo Autónomo de Parques Nacionales financió la mayor parte de este estudio. Mi particular reconocimiento a Lucía Ramírez y su equipo, sobre todo en los difíciles comienzos de este proyecto.

Mi enorme gratitud a Pedro Jordano, Paco Valdés, Pedro Oromí, José Godoy, Aurelio Martín, Ana González, José Larruga, Antonio García Gallo y Pedro Luis Pérez de Paz, por sus estimables explicaciones.

Al Instituto de Productos Naturales y Agrobiología, especialmente a su director Cosme García, a Pilar González y Ángeles Jorge del Dpto. de Administración y a Antonio López del Dpto. de Informática. Por último, al Consejo Superior de Investigaciones Científicas por concederme una Beca Intramural con la que pude realizar parte de este estudio.

Este trabajo está dedicado a mis padres y hermanos, por sus consejos, apoyo, paciencia y cariño, incluso al intentar comprender el tiempo dedicado en intensas jornadas de campo y laboratorio, y en horas de trabajo no remunerado. La finalización de esta tesis es gracias a ellos, que siempre me alentaron a continuar en los momentos más difíciles.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. EL BOSQUE DE LAURISILVA

La laurisilva es un tipo de bosque subtropical de gran diversidad florística y donde predominan los árboles de hoja perenne, ancha y de consistencia coriácea (tipo lauroide). Las mejores representaciones de estos bosques se hallan en las fachadas orientales de los continentes entre los 20° y 35° de latitud, como ocurre en el sur de China, Corea y Japón, y sureste de Estados Unidos, Australia, Nueva Zelanda o Madagascar. Son zonas de clima templado, dominadas por condiciones de humedad y temperatura suaves más o menos constantes durante todo el año (Pérez de Paz, 1990).

La laurisilva que encontramos en las islas macaronésicas (Azores, Madeira y Canarias), constituye una formación boscosa relictica, cuyos orígenes se remontan al Período Terciario (Mioceno-Plioceno), hace unos 20 millones de años. Su primitiva distribución se extendía por las riberas del Mar de Tethys, esto es desde el sur de Europa y norte de África hasta Asia occidental. Los cambios climáticos globales ocurridos a comienzos del Cuaternario provocaron la práctica total desaparición de este bosque, quedando restringido a las islas oceánicas del Atlántico norte y algunos pequeños reductos en el oeste de Portugal y sur de la Península Ibérica (Lems, 1960; Bramwell, 1976; Sunding, 1979; Bramwell & Bramwell, 1990; Serrada *et al.*, 1990). La suavidad del clima, y principalmente la incidencia de los vientos alisios sobre la orografía insular (formación del mar de nubes) fueron los factores claves para la pervivencia de la laurisilva en estas islas (Pérez de Paz, 1990).

Se trata de un ecosistema de carácter higrófilo, ligado a suelos profundos con abundante materia orgánica (Jiménez Mendoza *et al.*, 1990). Es ampliamente conocido el importante papel que desempeña este bosque en la captación de agua y mantenimiento de los acuíferos, así como en la formación y retención del suelo (Santana Pérez, 1990). Las precipitaciones verticales están cercanas a los 800 mm/año, y las horizontales debido a las nieblas, podrían cuadruplicar esta cifra. La temperatura media anual es de unos 14°C (Bañares *et al.*, 1991; Fernández-Palacios *et al.*, 2001).

El estrato arbóreo está constituido por más de 20 especies, alrededor del 74% endémicas de las islas macaronésicas; 48% de Madeira y Canarias, y 13% exclusivas de cada archipiélago (Marrero & Nogales, 2005). Muchos de estos árboles pueden llegar a alcanzar los 25 m de altura, proporcionando una cobertura de hasta el 80–95% (Santos, 1990). Las especies más características son el Laurel (*Laurus azorica*), Acebiño (*Ilex canariensis*), Viñátigo (*Persea indica*), Barbusano (*Apollonias barbujana*), Faya (*Myrica faya*), Brezo (*Erica arborea*), Til

(*Ocotea foetens*), Palo Blanco (*Picconia excelsa*) o Sanguino (*Rhamnus glandulosa*). En el sotobosque se desarrollan arbustos y plantas de porte herbáceo, además de importantes comunidades de helechos, hongos, líquenes y briófitos (Pérez de Paz, 1990; Press & Short, 1994; Neves *et al.*, 1996). El carácter singular y único de la flora también es aplicable a la fauna. Los invertebrados, y particularmente los moluscos terrestres y los insectos, exhiben una gran riqueza (Oromí, 1990; Báez, 1993), mientras que entre los vertebrados destaca la presencia de al menos 13 especies de aves, y una más escasa representación de mamíferos, incluyendo especies autóctonas como los murciélagos (ej. *Pipistrellus maderensis*), y algunas introducidas como las ratas (*Rattus* spp.) (Oliveira, 1999; Oromí, 1990).

Desafortunadamente, este ecosistema ha sufrido una importante regresión desde la llegada del hombre a las islas. El ejemplo más dramático lo encontramos en Azores, con una laurisilva muy empobrecida en extensión y composición de especies como consecuencia de la sobreexplotación, los incendios y la introducción de múltiples elementos exóticos. Hoy sólo está relativamente bien representado en las islas de Pico, Terceira y São Miguel (Martins, 1993; Dias, 1996; Silva & Smith, 2004). El bosque nativo en Madeira, aunque mejor conservado, ocupa una superficie de 15.000 ha lo que representa el 20% de la vegetación potencial, localizado principalmente sobre las pendientes norte de la isla, desde el nivel del mar a los 1.300 m (Neves *et al.*, 1996). En Canarias el bosque, si bien con un carácter más mesófilo y diverso, posee una extensión de unas 16.500 ha, lo que constituye el 18% de la distribución potencial (Fernández, 2001). En este archipiélago, la laurisilva se limita a las laderas orientadas al Norte entre los 400 y 1.500 m de altitud en las islas centrales y occidentales, aunque las mejores manifestaciones se localizan en La Gomera, La Palma y Tenerife (Suárez Rodríguez, 1994; Delgado *et al.*, 2001).

1.2. PALOMAS ENDÉMICAS DE LAS ISLAS MACARONÉSICAS

A modo introductorio, en las islas macaronésicas han sido citadas 13 especies de colúmbidos: especies introducidas, escapadas de cautividad, u observadas de forma accidental, la Tórtola Turca *Streptopelia decaocto*, Tórtola rosigrís *S. roseogrisea*, Tórtola senegalesa *Stigmatopelia senegalensis*, Tortolita rabilarga *Oena capensis*, Tortolita diamante *Geopelia cuneata*, Paloma de Guinea *Columba guinea* y Paloma Zurita *C. oenas*. Las especies nativas, Tórtola Común *Streptopelia turtur* y Paloma Bravía *C. livia*, así como la Paloma Torcaz *C. palumbus* en Azores y Madeira, con dos subespecies endémicas (*C. p. azorica* y la

extinta *C. p. maderensis*, respectivamente) (Martín & Lorenzo, 2001; Lorenzo, 2007; Ramos, 2008).

Finalmente, existen tres especies endémicas habitando los bosques de laurisilva: la Paloma Trocaz *Columba trocaz* (Heineken, 1829) en la isla de Madeira, y la Paloma Turqué *C. bollii* (Godman, 1872) y la Paloma Rabiche *C. junoniae* (Hartert, 1916) en Canarias (Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro). Inicialmente consideradas como una única especie (*C. laurivora*) por Webb *et al.* (1842), fueron más tarde descritas como especies claramente diferenciadas (Martín *et al.*, 2000). No obstante, la estrecha relación entre las palomas Turqué y Trocaz, sugerida por Goodwin (1959b, 1985) y Murton (1965), ha sido recientemente confirmada mediante el estudio filogenético con dos marcadores mitocondriales (Citocromo oxidasa I, *COI* y Citocromo b, *cyt b*) y uno nuclear (intrón 7 del gen β -fibrinógeno, *FIB7*) (Duarte *et al.*, en prep.). En este estudio, estas dos especies endémicas derivarían de un antepasado común con la Paloma Torcaz *C. palumbus*, ave distribuida por casi toda Europa, norte de África, Afganistán y norte de la India. La Paloma Rabiche, en cambio, tiene un origen evolutivo independiente y más antiguo. Los resultados filogenéticos sugieren que *C. junoniae* pertenece a un primitivo linaje del género *Columba*, de origen Afro-Euroasiático, aunque sus parientes más cercanos son aún inciertos (González *et al.*, 2008; Duarte *et al.*, en prep.). Por tanto, puede considerarse que la existencia de dos especies de colúmbidos endémicos en las Islas Canarias se deba a dos oleadas de colonización y posterior especiación en épocas muy distantes.

Desde el punto de vista morfológico, las tres especies se distinguen en la coloración de su plumaje y tamaño corporal. En general, la Paloma Trocaz, con unos 45-50 cm y 390-530 gr, presenta una coloración gris azulada con una franja pálida en la cola y un área blanca en el cuello similar a la Paloma Torcaz (Oliveira, 2003); la Paloma Turqué, con 35-37 cm y 340-380 gr, es similar a la Trocaz en coloración aunque sin la mancha blanca en el cuello; y la Paloma Rabiche con 37-38 cm (no se dispone de datos sobre su peso), tiene un color rosado vinoso y una banda terminal blanca en la cola (Martín *et al.*, 2000).

La distribución de estas palomas queda restringida a las áreas de laurisilva de las vertientes montañosas del norte y algunas zonas aisladas del sur de las islas, aunque ocasionalmente pueden verse en plantaciones de exóticas y campos agrícolas adyacentes al monte (Zino & Zino, 1986; Oliveira & Jones, 1995; Martín *et al.*, 2000; Martín & Lorenzo, 2001). Es importante señalar aquí, que aunque la Paloma Rabiche se encuentra en zonas de laurisilva, su presencia es más frecuente en las áreas escarpadas del borde inferior de este bosque, en reductos de termófilo y en pinares. Por tanto, se considera que esta especie está ocupando un ambiente subóptimo, y que su hábitat original probablemente fuese el bosque

termófilo, hoy prácticamente desaparecido (Martín *et al.*, 2000; Nogales *et al.*, 2009).

En este sentido, los registros fósiles y las crónicas de los colonizadores europeos, indican que estas palomas tuvieron una distribución más amplia en el pasado, ocupando áreas actualmente desprovistas de su vegetación natural. Restos óseos pertenecientes a la Paloma Trocaz han sido encontrados en la isla de Porto Santo y la Ponta de São Lourenço en el archipiélago de Madeira (Pieper, 1985), mientras que en Canarias, alguna especie de paloma de laurisilva existió también en Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote (Tristram, 1889; Alcover & Florit, 1989; Rando & Perera, 1994; Cioranescu, 2004). La drástica destrucción de su hábitat, la caza abusiva, el uso de venenos y la depredación por ratas, han provocado una considerable disminución de sus efectivos, estando hoy incluidas en diversas categorías de conservación por la IUCN (2009): la Paloma Trocaz está catalogada especie "Casi-Amenazada" con tendencia a reducir sus poblaciones; la Paloma Turqué está "Casi-Amenazada" con poblaciones estables; y la Paloma Rabiche se encuentra "En Peligro" con tendencia a la reducción.

Son aves básicamente frugívoras, de modo que la variabilidad estacional observada en la densidad relativa de palomas, probablemente se deba a sus desplazamientos asociados con la disponibilidad local de frutos (Jones, 1990; Menezes, 1997; Martín *et al.*, 2000). No obstante, estas especies también incorporan hojas y flores a su dieta, tanto de árboles como de arbustos y herbáceas (Emmerson, 1985; Martín *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2002; Marrero *et al.*, 2003, 2004). Por tanto, aunque prefieren el estrato arbóreo, es relativamente frecuente observarlas en el suelo (Menezes, 1997; Oliveira *et al.*, 2006; Oliveira, 2003; Martín *et al.*, 2000).

La información disponible sobre la reproducción de las palomas macaronésicas indica la existencia de nidos durante la mayor parte del año (Schmitz, 1893; Martín *et al.*, 2000), aunque el período de cría de la Paloma Rabiche parece ser más corto. El máximo de nidificación se alcanza en primavera, aunque también se extiende a invierno en la Trocaz y a verano en la Rabiche (Schmitz, 1899; Martín *et al.*, 2000). En general, el nido consiste en una construcción frágil hecha de ramas secas, que es emplazado por las palomas Trocaz y Turqué en árboles, frecuentemente en Brezo (*Erica arborea*), aunque ocasionalmente, puede ubicarse en el suelo (Zino, 1969; Collar & Stuart, 1985; Martín *et al.*, 2000). La Paloma Rabiche en cambio, sitúa sus nidos en el suelo en áreas rocosas, paredones o barrancos (Martín *et al.*, 2000). El tamaño de la puesta de estas aves consiste normalmente en un único huevo, aunque excepcionalmente se han observado nidos con dos en Trocaz y Rabiche (Zino, 1969; Pérez Padrón, 1983). Según Martín *et al.* (2000), es además usual que las

palomas canarias realicen varias puestas al año e incluso puedan solapar el cuidado de dos nidadas. Zino & Zino (1986) sugieren que la frecuencia de la nidificación podría estar relacionada con la disponibilidad de alimento.

En Canarias, las ratas son los depredadores potenciales tanto de los huevos como de los pollos de las palomas; sobre todo la Rata Campestre, *Rattus rattus* provoca una considerable disminución del éxito reproductor de la Paloma Turqué y especialmente de la Paloma Rabiche, que al criar en el suelo, resulta más vulnerable (Hernández *et al.*, 1999). En Madeira no se disponen de datos suficientes, pero probablemente el impacto de las ratas sobre la Paloma Trocaz podría ser importante (Zino & Zino, 1986; Oliveira & Heredia, 1996). De hecho, las ratas han contribuido a la rarefacción e incluso extinción de muchas especies de aves insulares (Atkinson, 1985; James & Clout, 1996; Traveset *et al.*, 2009). Entre los depredadores naturales, el principal consumidor de pollos y adultos es el Gavilán (*Accipiter nisus*), aunque de forma ocasional también lo son la Aguillilla (*Buteo buteo*) presentes en ambos archipiélagos, y el Búho Chico (*Asio otus*) en Canarias (Zino & Zino, 1986; Emmerson *et al.*, 1993; Martín *et al.*, 2000).

A pesar de las importantes medidas de conservación adoptadas, las palomas continúan estando amenazadas. La pérdida y degradación de enclaves no protegidos, los incendios forestales, la depredación por mamíferos introducidos y el pastoreo libre de cabras y ovejas, constituyen algunas de las principales causas de amenaza (Oliveira & Heredia, 1996; Martín *et al.*, 2000). Además, los daños ocasionados por la Paloma Trocaz sobre los campos agrícolas, y particularmente sobre las cosechas de coles, han motivado la caza ilegal y el uso de venenos (Oliveira & Heredia, 1996).

1.3. ASPECTOS GENERALES DE LOS ESTUDIOS DE DIETA

El estudio de la alimentación es fundamental no sólo para el conocimiento de la biología de las especies (nutrición, comportamiento, evolución), sino también para comprender las interacciones existentes entre los organismos que conforman una comunidad (competición, depredación, etc.) (Rosenberg & Cooper, 1990; Sih, 1993). Desde el punto de vista de la conservación, el análisis de la dieta aporta una información muy útil para la gestión y restauración de las poblaciones, ya que puede servir para evaluar el impacto de ciertas especies sobre la economía y es un indicador de contaminantes y cambios ambientales (Kushlan, 1993; Bancroft & Bowman, 1994; Green, 1994; Furness & Camphuysen, 1997).

A pesar de su indudable valor, numerosos estudios se limitan a la clasificación de las aves en categorías de alimentación definidas por la morfología del pico, extrapolaciones de especies emparentadas, o bien por observaciones ocasionales obtenidas en una determinada época del año (Remsen *et al.*, 1993; Poulin *et al.*, 1994). No obstante, se han desarrollado variadas técnicas de muestreo y análisis para el estudio cuantitativo y cualitativo de la alimentación, cuyo uso depende de las características biológicas y ecológicas de las especies: succión del contenido del buche (Dahlgren, 1982), regurgitación forzada mediante el uso de eméticos, ligaduras en el cuello de los pollos, análisis del contenido estomacal, muestras fecales o egagrópilas, observación directa de aves adultas o pollos, fotografías del alimento transportado al nido (Duffy & Jackson, 1986; Rosenberg & Cooper, 1990), análisis de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en los tejidos (Hobson, 1995), identificación genética de los componentes de la dieta (Valentini *et al.*, 2008), etc.

En el caso de los colúmbidos, existe un desconocimiento general de sus hábitos alimentarios. La mayoría de los trabajos se basan en la observación directa de los individuos en su medio natural, y en menor medida, en el análisis del contenido del tracto digestivo (ej. Crome, 1975a; Emmerson, 1985; Innis, 1989). Estas investigaciones aportan una valiosa información, pero presentan una serie de inconvenientes. Muchas de estas palomas exhiben comportamientos tímidos o cautelosos, lo que implica que las observaciones deben realizarse a cierta distancia y normalmente con reducida visibilidad. Por tanto, presentan un claro sesgo, favoreciendo las conductas conspicuas y subestimando los alimentos de distribución aislada o con reducida disponibilidad. Asimismo, el análisis macroscópico del contenido del tracto digestivo se limita al estudio de aves muertas, y tiende a sobrevalorar los alimentos más resistentes, como las semillas y las hojas de los árboles (Snow & Snow, 1988; Rosenberg & Cooper, 1990). Dada estas limitaciones, hoy día se carece de un conocimiento detallado de la dieta de muchas especies de colúmbidos. De hecho, de las 305 especies vivientes, tan sólo se han realizado trabajos exhaustivos en algunas especies, como la Paloma Torcaz *Columba palumbus*, Europa (ej. Murton *et al.*, 1963; Snow & Snow, 1988; Inglis *et al.*, 1990, 1997; Jiménez *et al.*, 1994), la Paloma Maorí *Hemiphaga novaeseelandiae*, Nueva Zelanda (ej. McEwen, 1978; Powlesland *et al.*, 1994, 1995, 1997; Wotton & Ladley, 2008), el Tilopo de la Henderson *Ptilinopus insularis*, Islas Pitcairn (Brooke & Jones, 1995), o la Paloma Trocaz *C. trocaz*, Isla de Madeira (Oliveira *et al.*, 2002; Marrero *et al.*, 2003, 2004). Estos últimos, utilizaron el análisis microhistológico de muestras fecales para analizar la dieta, el cual se fundamenta en la resistencia de los tejidos epidérmicos de las plantas al tratamiento digestivo de los herbívoros (Chapuis, 1979). Esta técnica fue

introducida por Baumgartner & Martin (1939) para la determinación de la composición vegetal de los contenidos estomacales en ardillas, y posteriormente ha sido usada, con algunas modificaciones, en el estudio de la dieta de diversos mamíferos herbívoros (Martínez, 1988; Rodríguez-Luengo, 1993; Sherlock & Fairley, 1993; Marrero & Martín, 2000; Woodward *et al.*, 2008) y en menor medida, en aves frugívoras (Jordano & Herrera, 1981; Jordano, 1988; Herrera, 1998; Oliveira *et al.*, 2002; Marrero, 2003) y granívoras (Rumble & Anderson, 1996). Según Ralph *et al.* (1985) las muestras fecales son el mejor recurso para evaluar la alimentación de las especies, y particularmente de aquellas con una distribución restringida, pues se puede obtener un amplio tamaño muestral, representativo de todas las estaciones del año, y sin manejar ni ocasionar molestias a los animales. A pesar del elevado carácter fragmentario de su contenido, el análisis fecal aporta una buena estimación de la composición de la dieta (Ralph *et al.*, 1985; Rosati & Bucher, 1992).

La finalidad última de este trabajo es el estudio preciso de la dieta estacional de las palomas endémicas canarias, aplicando la misma metodología que la empleada para el estudio de la Paloma Trocaz. Sin embargo, en este caso el principal problema es identificar los excrementos de Turqué y Rabiche, que aunque diferentes morfológicamente a los de otras aves frugívoras presentes en la laurisilva, son prácticamente indistinguibles a nivel de especie. La actual distribución en simpatria de estas dos palomas (Martín *et al.*, 2000), tampoco ayuda a su identificación. Afortunadamente, los avances en las técnicas moleculares han permitido identificar el ADN extraído de las células epiteliales procedentes de la pared del tracto digestivo, que son arrastradas y depositadas en la superficie de las heces (Piggott & Taylor, 2003). De hecho, este método se ha utilizado en el estudio de especies amenazadas, esquivas o raras como el Puma *Puma concolor* (Miotto *et al.*, 2007), el Lince Ibérico *Lynx pardinus* (Palomares *et al.*, 2002) o el Zorro kit *Vulpes macrotis* (Paxinos *et al.* 1997). Se trata de una técnica muy útil pero también compleja: los excrementos contienen pequeñas cantidades de ADN altamente fragmentado, mezclado con ADN bacteriano y sustancias que pueden inhibir la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR). La recomendación general es evitar el riesgo de contaminación durante la extracción y amplificación, como si se tratase de ADN antiguo (Khanuja *et al.*, 1999; Eggert *et al.*, 2005). El marcador molecular utilizado normalmente para la determinación de la historia evolutiva de especies cercanas, es la Región Control del ADN mitocondrial (ADNmt), pues al ser una región no codificante, presenta secuencias altamente variables (Baker & Marshall, 1997).

1.4. OBJETIVOS

En la presente memoria se aborda el estudio de la ecología trófica de las palomas endémicas de las Islas Canarias, así como de algunos aspectos relevantes sobre los colúmbidos frugívoros, mediante el planteamiento de los siguientes objetivos:

1. Hacer un estudio global de revisión sobre el papel que tienen las palomas como frugívoras y dispersoras de semillas en islas. Para realizar este trabajo es necesario (i) determinar qué géneros y especies de palomas habitan en islas, (ii) recopilar toda la información sobre sus hábitos frugívoros, (iii) estimar si las especies frugívoras que habitan en islas tienen características biológicas y ecológicas comunes, (iv) evaluar la cantidad y calidad de las interacciones mutualistas entre estas aves y las plantas que consumen, y (v) examinar las causas de extinción de especies de colúmbidos y sus posibles consecuencias sobre el ecosistema.

2. Identificar los excrementos de Turqué y Rabiche a nivel específico mediante técnicas moleculares. Este trabajo requiere (i) la obtención de secuencias de la Región Control del ADN mitocondrial, (ii) la identificación de las secuencias de ADN polimórficas a nivel inter- e intraespecífico, (iii) optimizar la extracción y amplificación del ADN procedente de las muestras fecales y (iv) la distinción de las secuencias de ADN fecal de ambas especies, según el patrón de corte de enzimas de restricción.

3. Evaluar la utilidad de los resultados del análisis genético de los excrementos para obtener información sobre la abundancia y uso del hábitat de las palomas.

4. Elaborar una colección de referencia de la epidermis de las hojas, frutos y semillas de la mayor parte de los árboles, arbustos y herbáceas presentes en las áreas de estudio.

5. Describir la dieta de las palomas endémicas canarias, cuantitativa y cualitativamente, y su variación temporal a lo largo de un año, mediante el análisis microhistológico de los excrementos ya identificados genéticamente a nivel específico.

6. Determinar la relación entre el consumo y la disponibilidad de frutos en el bosque de laurisilva.

7. Comprobar el estado de las semillas encontradas en los excrementos y definir la importancia de las palomas como dispersoras o depredadoras de semillas.

PRIMERA PARTE

TRABAJO DE REVISIÓN

CAPÍTULO 2

EL PAPEL DE LAS PALOMAS COMO FRUGÍVORAS Y DISPERSORAS DE SEMILLAS EN ISLAS. UNA PERSPECTIVA ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA

2.1. INTRODUCCIÓN

Columbiformes

Los miembros de este antiguo orden comparten características conductuales y morfológicas únicas que los distinguen de otros grupos de aves (ej. Vandeputte-Poma, 1980; Frith, 1982; Zweers, 1982; Garrido, 1986; Baptista *et al.*, 1997). Las palomas y tórtolas (a partir de aquí "palomas") varían en tamaño y color del plumaje pero comparten la estructura general de un cuerpo compacto y cabeza pequeña, piel desnuda alrededor de los ojos, un pico corto con cera en la base (glándula lipoproteica), alas grandes y patas cortas (Baptista *et al.*, 1997; Gibbs *et al.*, 2001).

El origen de las Columbiformes, recientemente inferido a través de análisis moleculares (Pereira *et al.*, 2007), se sitúa en Gondwana durante el Período Cretáceo hace unos 87-110 millones de años, aunque los géneros modernos radiaron entre comienzos del Eoceno y mitad del Mioceno (Pereira *et al.*, 2007). El fósil de paloma más antiguo que se conoce (*Gerandia calcaria*) corresponde a un húmero izquierdo de comienzos del Mioceno encontrado en Saint-Gérard-le-Puy (Francia) (Olson, 1985), aunque un tarsometatarso de comienzos del Eoceno colectado en Bognor Regis (Inglaterra) fue descrito como un posible resto de Columbidae (*Microena goodwini*) (Harrison & Walker, 1977; Mlíkovský, 2002; Dyke & Van Tuinen, 2004). Hasta el momento, no se tiene certeza de cuáles son los grupos de aves más emparentados con el monofilético Columbiformes, aunque se han sugerido como tales a las Galliformes, Charadriiformes, Musophagiformes, Psittaciformes y Pterocliiformes en base a estudios morfológicos y genéticos (Cracraft, 1988; Sibley & Ahlquist, 1990; Sorenson *et al.*, 2003; Livezey & Zusi, 2007). Sin embargo, sus similitudes con las palomas parecen ser el resultado de una convergencia adaptativa o del mantenimiento de caracteres primitivos (Goodwin, 1983; Ericson *et al.*, 2003).

Las relaciones filogenéticas dentro de las Columbiformes son más sólidas (ver Johnson & Clayton, 2000a; Shapiro *et al.*, 2002; Johnson, 2004; Pereira *et al.*, 2007). La filogenia ha confirmado que los géneros extintos, *Raphus* y *Pezophaps*, anteriormente incluidos en la familia Raphidae, son Columbidae muy relacionados con los géneros vivientes *Caloenas*, *Goura* y *Didunculus* (Shapiro *et al.*, 2002; Pereira *et al.*, 2007). Además, se ha determinado la historia evolutiva de géneros como *Columba* (Ridgway, 1916; Cumley & Cole, 1942; Cumley & Irwin, 1944; Johnston, 1962; Corbin, 1968; Johnson *et al.*, 2001), *Streptopelia* (Johnson *et al.*, 2001; Cheke, 2005), *Columbina* (Goodwin, 1959a; Johnston, 1961) y *Zenaida* (Goodwin, 1958; Johnson & Clayton, 2000b) mediante estudios de la

morfología, comportamiento, antígenos sanguíneos, ovoalbúminas y ADN nuclear y mitocondrial. En base a estos trabajos, las palomas del Viejo Mundo (designado como Europa, África y Australasia) se separaron de las del Nuevo Mundo (América) en *Columba* y *Patagioenas*, respectivamente; cuatro especies del género *Streptopelia*, fueron incluidas en *Stigmatopelia* (*S. chinensis* y *S. senegalensis*) y *Nesoenas* (*N. mayeri* y *N. picturata*); y el género *Scardafella* fue integrado en *Columbina*. En general, la separación biogeográfica de los colúmbidos parece explicar sus relaciones filogenéticas (Johnson & Clayton, 2000a).

El orden Columbiformes está constituido por una única familia (Columbidae), representada por 5 subfamilias (Columbinae, Didunculinae, Gourinae, Otidiphabbinae y Treroninae), 50 géneros, 337 especies y 632 subespecies (Tabla 1), de las cuales se han extinguido 7 géneros, 32 especies y 3 subespecies según los datos históricos y arqueológicos de que se dispone.

Frugivoría en islas

La frugivoría es una importante interacción trófica que influye en la demografía, estructura genética, y composición de las comunidades vegetales (Pérez-Rivera, 1978; Jordano & Godoy, 2002; Schupp *et al.*, 2002). La relación entre plantas y frugívoros ha sido estudiada en una gran diversidad de ecosistemas, desde tropicales y templados a áridos (Snow, 1981; Wheelright *et al.*, 1984; Herrera, 1998; Levey *et al.*, 2002; Bronstein *et al.*, 2007). En islas, estos estudios se centran principalmente en el papel de los frugívoros (especialmente reptiles, aves y murciélagos) como agentes dispersantes de plantas con frutos carnosos (ej. Cruz, 1981; Olesen & Valido, 2003; Stier & Mildenstein, 2005). Los reptiles son importantes vectores de semillas a corta distancia (Valido & Nogales, 1994; Valido & Olesen, 2007), mientras que aves y murciélagos pueden dispersarlas a larga distancia, permitiendo la llegada y colonización de especies de plantas incluso a islas remotas (Carlquist, 1966; Cox *et al.*, 1991; Whittaker & Jones, 1994; McConkey & Drake, 2002). En este sentido, los colúmbidos son uno de los más importantes grupos de aves dispersantes de semillas (Ridley, 1930; Steadman, 1997). En general, tienen una enorme capacidad de vuelo, desplazándose entre diferentes hábitats y a lo largo de gradientes altitudinales en función de la disponibilidad de los recursos (Date *et al.*, 1991; O. Price in Shapcott, 1998; Strong & Johnson, 2001; Oliveira *et al.*, 2006). Las palomas, además, pueden ingerir frutos de un amplio rango de tamaños, algunas especies son incluso capaces de tragar semillas de diámetro mayor que el ancho de su boca debido a que la disposición de la musculatura les permite

Tabla 1. Número de especies y subespecies en cada género de la familia Columbidae (Columbiformes, Aves).

Family Columbidae			
Subfamilia	Género	Nº especies	Nº subespecies
	<i>Dysmoropelia</i>	1	–
	<i>Natunaornis</i>	1	–
	<i>Bountyphaps</i>	1	–
	3	3	–
Columbinae	<i>Raphus</i>	1	–
	<i>Pezophaps</i>	1	–
	<i>Aplopelia</i>	1	7
	<i>Columba</i>	38	39
	<i>Patagioenas</i>	17	32
	<i>Streptopelia</i>	14	30
	<i>Stigmatopelia</i>	2	12
	<i>Macropygia</i>	11	48
	<i>Nesoenas</i>	2	5
	<i>Reinwardtoena</i>	3	3
	<i>Turacoena</i>	2	–
	<i>Turtur</i>	5	2
	<i>Oena</i>	1	2
	<i>Chalcophaps</i>	2	12
	<i>Henicophaps</i>	2	2
	<i>Phaps</i>	3	6
	<i>Ocyphaps</i>	1	2
	<i>Geophaps</i>	3	7
	<i>Petrophassa</i>	2	2
	<i>Geopelia</i>	5	6
	<i>Leucosarcia</i>	1	–
	<i>Ectopistes</i>	1	–
	<i>Zenaida</i>	7	23
	<i>Columbina</i>	9	32
	<i>Claravis</i>	3	6
	<i>Metriopelia</i>	4	5
	<i>Uropelia</i>	1	2
	<i>Leptotila</i>	11	31
	<i>Geotrygon</i>	17	16
	<i>Staroenas</i>	1	–
	<i>Caloenas</i>	3	2
	<i>Gallicolumba</i>	23	26
	<i>Trugon</i>	1	3
	<i>Microgoura</i>	1	–
	34	199	363
Otidiphabbinae	<i>Otidiphaps</i>	1	4
	1	1	4
Gourinae	<i>Goura</i>	3	4
	1	3	4
Didunculinae	<i>Didunculus</i>	2	–
	1	2	–
Treroninae	<i>Phapitreron</i>	4	8
	<i>Treron</i>	23	80
	<i>Ptilinopus</i>	50	102
	<i>Drepanoptila</i>	1	–
	<i>Alectroenas</i>	5	2
	<i>Ducula</i>	40	62
	<i>Lopholaimus</i>	1	–
	<i>Hemiphaga</i>	1	3
	<i>Cryptophaps</i>	1	–
	<i>Gymnophaps</i>	3	4
	10	129	261
TOTAL	50	337	632

aumentar el espacio intermandibular (Dowsett-Lemaire, 1988; Bhattacharyya, 1994; McConkey & Drake, 2002; Meehan *et al.*, 2002); y pueden mantener el alimento en el tracto digestivo desde unos pocos minutos a varias horas antes de ser regurgitado o defecado (Whittaker & Jones, 1994). Estas características, hacen de las palomas elementos fundamentales en la dinámica de sus hábitats, contribuyendo a la reconstrucción de áreas fragmentadas y destruidas, y a la reforestación de islas oceánicas aisladas (Whittaker & Jones, 1994; Whittaker *et al.*, 1997; Shanahan *et al.*, 2001b). Dado que los sistemas insulares son considerados núcleos importantes de especiación (Grant, 2001; Walter, 2004), y que la frugivoría es la estrategia trófica predominante de muchos vertebrados insulares, el objetivo de esta revisión es la descripción de la función de las palomas frugívoras a la estructura y composición de las comunidades vegetales en islas.

2.2. MÉTODOS

Recopilación de información y especies consideradas en el estudio

El trabajo de revisión consistió en la recopilación y análisis de toda la información publicada hasta este momento, así como de datos inéditos a los que se tuvo acceso, sobre las especies de palomas distribuidas por todo el mundo, con especial referencia a las que habitan en islas, y de éstas las que tienen una dieta basada en frutos.

El estudio consistió en cuatro secciones principales:

1. Examen de la diversidad de cada taxón no extinto (43 géneros, 305 especies y 629 subespecies) en relación a su distribución según las siguientes categorías: (a) Continente, taxón presente únicamente en áreas continentales, (b) Islas, taxón presente en islas o archipiélagos de origen tanto continental como oceánico y, (c) Continente-Isla, taxón con poblaciones distribuidas tanto en áreas continentales como en insulares. Australia se consideró un continente debido a sus amplias dimensiones (> 7 millones de km²). Los taxones documentados como extintos, y como introducidos directa o indirectamente por el hombre fueron excluidos de los análisis. Siguiendo la taxonomía de colúmbidos descrita por Baptista *et al.* (1997) y Gibbs *et al.* (2001), se analizaron los géneros que presentan una distribución restringida y aquellos que han experimentado radiación evolutiva.

2. Las palomas no extintas fueron clasificadas según su dieta, en frugívoras (especies consumidoras de frutos) y granívoras (las que se alimentan

básicamente de semillas). La mayoría de las especies se ajustaron bien a estas definiciones, aunque algunas fueron difíciles de clasificar a causa de los pocos estudios ecológicos existentes. Este es el caso de las especies del género *Gallicolumba* spp., palomas terrestres con hábitos prácticamente desconocidos. Las palomas con dietas indeterminadas fueron excluidas de los análisis.

3. Las especies insulares con dieta frugívora (puntos 1 y 2) fueron seleccionadas para un estudio detallado de las características de su alimentación. Se registraron las interacciones entre palomas y plantas descritas en estudios específicos sobre la dieta de las palomas o procedentes de observaciones ocasionales. Los datos tomados incluyeron la familia, el género y la especie de las plantas consumidas, el tipo de recurso (frutos, pero también otras partes vegetativas como hojas y flores, presas animales), y el efecto digestivo producido a las semillas (dispersión o depredación). La autoría, el número de subespecies, la longitud y peso corporal, el rango de la especie (km²), la distribución insular y la capacidad de volar entre islas fueron también anotadas para las palomas frugívoras insulares. Además, se estudiaron las coordenadas geográficas (GMS), área total (km²), altitud máxima (m) y origen geológico de cada isla o archipiélago en el que estas especies habitan.

4. Recopilación de datos sobre los colúmbidos extintos: distribución original conocida, edad y causas de la extinción. Además, se registraron las posibles contribuciones de estas aves a la frugivoría y a la dispersión de semillas.

Análisis de datos

La riqueza de colúmbidos (calculada como el número total de géneros, especies y subespecies) y sus hábitos alimentarios (frugivoría y granivoría), fueron examinados respecto a la distribución en las tres amplias categorías definidas anteriormente (Continente, Islas, Continente-Isla). Estos resultados se analizaron con tests categóricos (Chi-cuadrado). La relación entre el número de especies frugívoras y las variables geográficas de las islas en las que habitan (origen geológico, tamaño y altitud máxima), se estudió mediante el test de t-Student, el de Mann Whitney y el análisis canónico de correspondencia (CCA). Los programas estadísticos usados fueron SPSS 15.0 (SPSS Inc., 2006) y Canoco 4.5 (Ter Braak & Šmilauer, 2002).

Los análisis de redes se basaron en la presencia de interacciones entre las plantas consumidas y las palomas frugívoras. Por tanto, los resultados dependen de los datos de dieta disponibles en la literatura, de la riqueza de especies y de la co-existencia geográfica entre las comunidades vegetales y las palomas. Se elaboró una matriz de modo-2 para representar de forma general las familias de

plantas consumidas y los géneros de palomas, mientras que los parámetros fueron calculados a nivel de especie para aumentar la robustez de los datos: A (número de especies de palomas), P (número de especies de plantas), S (riqueza del nodo, $S = A+P$), M (tamaño de la matriz, $M = A \cdot P$), I (número total de interacciones), C (densidad de interacciones o conectancia, $C = I/M$), L_m (media y desviación estándar del número de interacciones de las palomas) y L_n (media y desviación estándar del número de interacciones de las plantas) (Olesen *et al.*, 2006). El anidamiento se define como el modelo de distribución de interacciones presentes/ausentes en las redes ecológicas (Bascompte *et al.*, 2003). Una matriz está perfectamente anidada si las especies especialistas son un subgrupo que interactúa con especies generalistas. El nivel de anidamiento (N) se representa como $N = (100-T)/100$ con valores entre 0 y 1 (máximo anidamiento), y donde T es la temperatura de la matriz. La temperatura se calculó usando el programa BINMATNEST (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2006), y el valor de p se obtuvo aplicando el modelo nulo propuesto por Bascompte *et al.* (2003) con 1000 repeticiones de Monte Carlo. El anidamiento relativo (N^*) definido como $N^* = (N - N_R)/N_R$ fue también estimado para permitir la comparación entre redes, donde N_R es el anidamiento medio de réplicas al azar (Bascompte *et al.*, 2003). Finalmente, se analizaron las distribuciones de conectividad acumuladas (CCD) (Jordano *et al.*, 2003). La estimación del modelo (exponencial, ley de potencia o ley de potencia truncada) que mejor se ajusta a la distribución de las interacciones por nodo en la red planta-paloma se realizó mediante Máxima Probabilidad con el Criterio de Información de Akaike (AIC, paquete Brainwaver de R).

2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Radiación evolutiva de los colúmbidos

El número de géneros fue significativamente menor en Continente ($n = 17$) que en Continente-Isla ($n = 29$) ($\chi^2_2 = 6,88$; $p < 0,05$), mientras que en Islas hay 22 géneros diferentes (Figura 1). Sin embargo, de las 305 especies vivientes, un número significativo son endémicas de islas (167 especies, 55%), respecto a las continentales (79, 26%) y a las que habitan tanto en continentes como en islas (59, 19%) ($\chi^2_2 = 96,20$; $p < 0,001$). A nivel de subespecies, las islas son también la principal fuente de diversidad de palomas con 356 subespecies (57%), seguidas de 224 (35%) en continentes y 49 (8%) en ambas áreas ($\chi^2_2 = 377,85$; $p < 0,001$). El papel de las islas como centros de especiación ha sido confirmado en múltiples estudios (ver Grant, 2001; Mayr & Diamond, 2001; Salomon, 2004), siendo algunos de los factores implicados en esta característica el aislamiento geográfico,

los limitados recursos, la selección sexual y la reducida competencia (Salomon, 2001; Heaney, 2007).

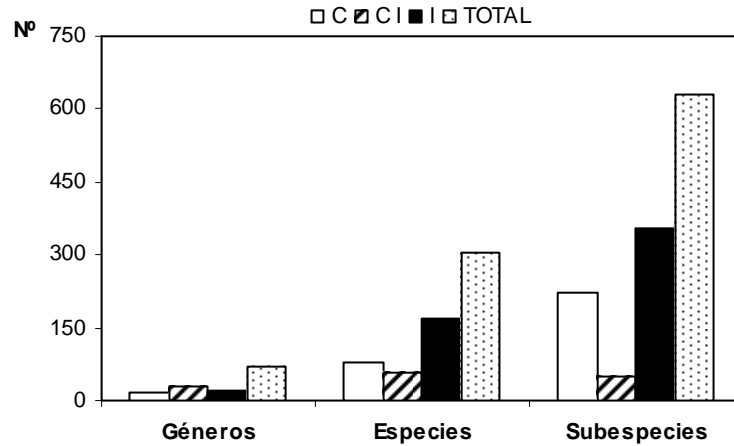


Figura 1. Número total de géneros de palomas, especies y subespecies en tres categorías de distribución: Continente (C), Continente-Isla (CI) e Islas (I). Los taxones extintos han sido excluidos.

La Tabla 1 muestra el número de especies y subespecies por género, excluyendo los taxones extintos. *Ptilinopus* (49 especies, 102 subespecies), *Treron* (23, 80) y *Ducula* (37, 62) son los géneros más diversos, y las especies *Columbina passerina* y *Treron calvus* (con 18 subespecies cada una), *Macropygia amboinensis* (17) y *Ducula aenea* (16) representan las mayores radiaciones. En algo más de la mitad del total de las especies de palomas (52%) se han descrito subespecies. En este trabajo, *Hemiphaga* es considerada un género monotípico con tres subespecies (una de ellas extinta) (Apéndice I), aunque es posible que las dos subespecies vivientes (*H. novaeseelandiae novaeseelandiae* y *H. n. chathamensis*) sean realmente dos especies distintas dadas las importantes diferencias existentes entre ellas (Millener & Powlesland, 2001).

En general, la amplia distribución de las palomas podría explicar su radiación (ver siguiente apartado), aunque ésta también podría depender de las características morfológicas, de conducta y filogenéticas de los taxones.

Distribución

De los 43 géneros existentes en la actualidad, 8 (19%) tienen especies en las áreas de distribución descritas (Continente, Continente-Isla e Islas), destacando *Columba*, *Treron*, *Patagioenas* y *Geotrygon* (Figura 2). Por el contrario, 27 géneros (63%) tienen especies con un rango restringido a un solo área, de los cuales 17 (63%) se localizan exclusivamente en islas, 9 (33%) en continente y un solo género (4%) en Continente-Isla ($\chi^2_2 = 24,59$; $p < 0,001$). Catorce géneros son monoespecíficos (33% del total): *Caloenas nicobarica*, *Cryptophaps poecilorrhoea*, *Didunculus strigirostris*, *Drepanoptila holosericea*, *Hemiphaga novaeseelandiae*, *Otidiphaps nobilis*, *Starnoenas cyanocephala* y *Trugon terrestris* son endémicos de islas; *Aplopelia larvata*, *Leucosarcia melanoleuca*, *Lopholaimus antarcticus*, *Ocyphaps lophotes* y *Uropelia campestris* son endémicos de áreas continentales; y *Oena capensis* que se distribuye en ambas regiones. Desde el punto de vista cualitativo, las islas son también importantes fuentes de diversidad taxonómica para las palomas.

En una escala global, las Columbidae se encuentran en todos los continentes a excepción de las regiones polares (Gibbs *et al.*, 2001). Considerando seis áreas geográficas principales: Europa (hacia el Este hasta los Urales, Mar Caspio y Mar Negro), África, Asia (incluyendo la Península Arábiga y las islas continentales), Australia, Oceanía (excluyendo Australia) y América, la mayor riqueza en palomas (géneros y especies) se localiza en Asia y Oceanía, mientras que Europa posee la representación más pobre (Tabla 2). Esta tabla muestra además un modelo de distribución interesante, en el que todas las regiones excepto Europa tienen géneros endémicos. Todos los géneros de América son endémicos, confinados principalmente a América Central y América del Sur; Australia y Oceanía tienen seis géneros endémicos cada uno, mientras que África y Asia tienen tres y cuatro géneros exclusivos, respectivamente.

Palomas frugívoras

Las palomas frugívoras representan el 63% del total de las especies de colúmbidos mientras que las granívoras constituyen el 37%. Si se considera su distribución, el 90% de las especies insulares son frugívoras, el 77% de las continentales son granívoras, y la proporción de las dos estrategias tróficas en especies que habitan tanto en continente como en islas es de un 50% ($\chi^2_2 = 110,69$; $p < 0,001$) (Figura 3). Respecto a los géneros, el 50% contienen especies granívoras, el 38% especies frugívoras y el 12% incluye a ambas (Figura 4).

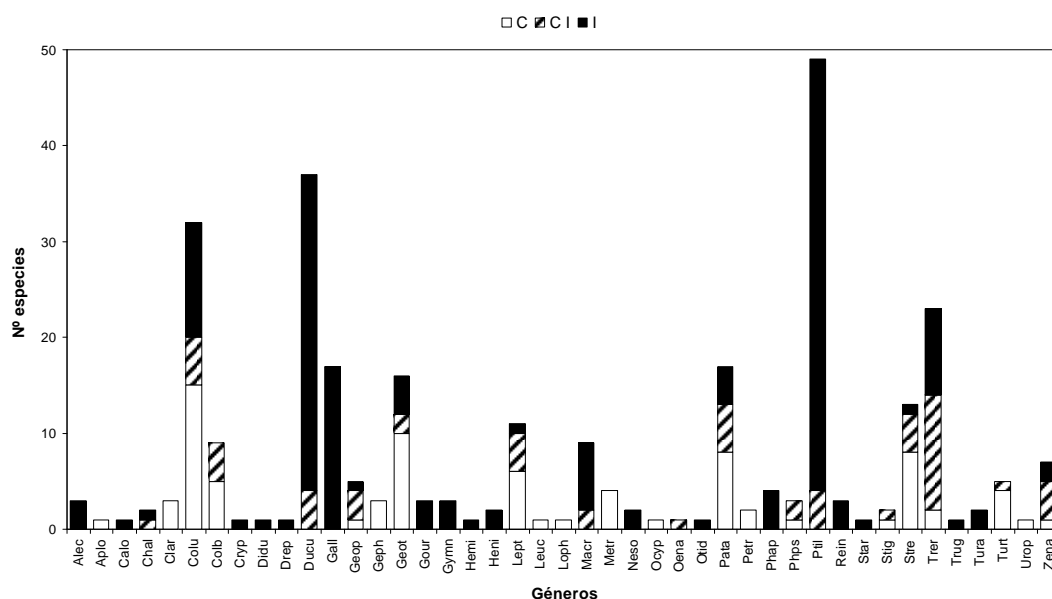


Figura 2. Distribución de las especies de cada género de palomas en Continente (C), Continente-Isla (CI), e Islas (I). Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Aplo (*Aplopelia*), Calo (*Caloenas*), Chal (*Chalcophaps*), Clar (*Claravis*), Colu (*Columba*), Colb (*Columbina*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gall (*Gallinocolumba*), Geop (*Geopelia*), Geph (*Geophaps*), Geot (*Geotrygon*), Gour (*Goura*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Henri (*Henicophaps*), Lept (*Leptotila*), Leuc (*Leucosarcia*), Loph (*Lopholaimus*), Macr (*Macropygia*), Metr (*Metriopelia*), Neso (*Nesoenas*), Ocyp (*Ocyphaps*), Oena (*Oena*), Otid (*Otidiphaps*), Pata (*Patagioenas*), Petr (*Petrophassa*), Phap (*Phapitreron*), Phps (*Phaps*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Star (*Staroenas*), Stig (*Stigmatopelia*), Stre (*Streptopelia*), Trer (*Treron*), Trug (*Trugon*), Tura (*Turacoena*), Turt (*Turtur*), Urop (*Uropelia*), Zena (*Zenaida*).

No obstante, de las 177 palomas frugívoras existentes en total, 130 especies (73%) son estrictamente insulares, 29 (16%) habitan en islas con algunas poblaciones continentales y sólo 18 (10%) son continentales. Por tanto, las palomas frugívoras insulares son más frecuentes que lo que se pudiera esperar si presentarían una distribución al azar ($\chi^2 = 60,77$; $p < 0,001$).

Las principales conclusiones obtenidas son: (i) la importancia de las islas desde el punto de vista cuantitativo (número de taxones) y cualitativo (presencia/ausencia de taxones) en la diversidad de colúmbidos, y (ii) la clara distribución insular de la frugivoría en palomas. Pero, ¿por qué las palomas están más frecuentemente distribuidas en islas?, y ¿por qué es la frugivoría su principal estrategia trófica en ambientes insulares?.

Tabla 2. Distribución de los géneros de palomas en seis áreas geográficas. (a) Género endémico de África (b) Asia (c) Australia (d) Oceanía y (e) América.

Género	Áreas geográficas					
	Europa	África	Asia	Australia	Oceanía	América
<i>Alectroenas</i> ^a	-	3	-	-	-	-
<i>Aplopelia</i> ^a	-	1	-	-	-	-
<i>Caloenas</i>	-	-	1	-	1	-
<i>Chalcophaps</i>	-	-	2	1	2	-
<i>Claravis</i> ^e	-	-	-	-	-	3
<i>Columba</i>	2	17	15	1	2	-
<i>Columbina</i> ^e	-	-	-	-	-	9
<i>Cryptophaps</i> ^b	-	-	1	-	-	-
<i>Didunculus</i> ^d	-	-	-	-	1	-
<i>Drepanoptila</i> ^d	-	-	-	-	1	-
<i>Ducula</i>	-	-	17	1	24	-
<i>Gallicolumba</i>	-	-	7	-	10	-
<i>Geopelia</i>	-	-	2	3	2	-
<i>Geophaps</i> ^c	-	-	-	3	-	-
<i>Geotrygon</i> ^e	-	-	-	-	-	16
<i>Goura</i> ^d	-	-	-	-	3	-
<i>Gymnophaps</i>	-	-	2	-	2	-
<i>Hemiphaga</i> ^d	-	-	-	-	1	-
<i>Henicophaps</i> ^d	-	-	-	-	2	-
<i>Leptotila</i> ^e	-	-	-	-	-	11
<i>Leucosarcia</i> ^c	-	-	-	1	-	-
<i>Lopholaimus</i> ^c	-	-	-	1	-	-
<i>Macropygia</i>	-	-	7	-	3	-
<i>Metriopelia</i> ^e	-	-	-	-	-	4
<i>Nesoenas</i> ^a	-	2	-	-	-	-
<i>Ocyphaps</i> ^c	-	-	-	1	-	-
<i>Oena</i>	-	1	1	-	-	-
<i>Otidiphaps</i>	-	-	1	-	1	-
<i>Patagioenas</i> ^e	-	-	-	-	-	17
<i>Petrophassa</i> ^c	-	-	-	2	-	-
<i>Phapitreron</i> ^b	-	-	4	-	-	-
<i>Phaps</i> ^c	-	-	-	3	-	-
<i>Ptilinopus</i>	-	-	25	3	32	-
<i>Reinwardtoena</i>	-	-	1	-	3	-
<i>Starnoenas</i> ^e	-	-	-	-	-	1
<i>Stigmatopelia</i>	-	1	2	-	-	-
<i>Streptopelia</i>	2	10	8	-	-	-
<i>Treron</i>	-	5	19	-	-	-
<i>Trugon</i> ^d	-	-	-	-	1	-
<i>Turacoena</i> ^b	-	-	2	-	-	-
<i>Turtur</i> ^a	-	5	-	-	-	-
<i>Uropelia</i> ^e	-	-	-	-	-	1
<i>Zenaida</i> ^e	-	-	-	-	-	7
TOTAL						
Géneros	2	9	18	11	17	9
Especies	4	45	117	20	91	69

La primera cuestión sólo podría ser contestada mediante la reconstrucción de la historia evolutiva de las palomas: sus orígenes y relaciones filogenéticas. Aunque se han desarrollado escasos estudios moleculares para explicar adecuadamente este problema, probablemente son múltiples los factores (condiciones climáticas, presencia/ausencia de barreras físicas, distancia al continente o a islas cercanas, aislamiento, distribución del hábitat, características del genoma, etc.) que han actuado en la colonización y posterior diversificación de estas especies en las islas (Emerson, 2002; Walter, 2004).

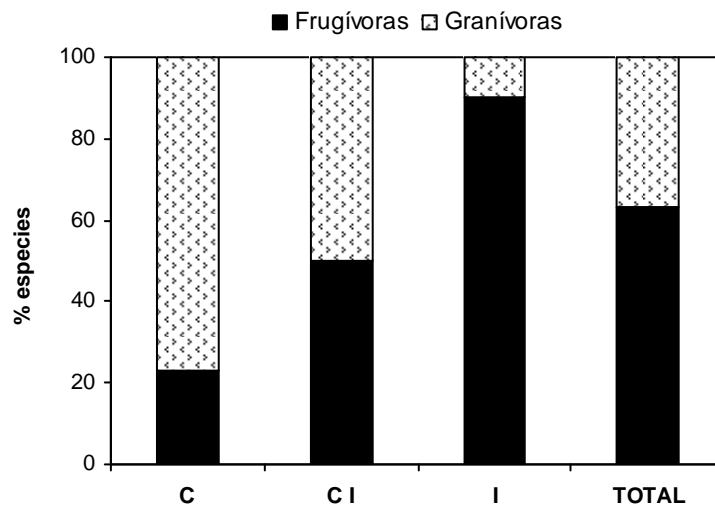


Figura 3. Porcentaje de especies de palomas frugívoras y granívoras en Continente (C), Continente-Isla (CI), e Islas (I).

Por otro lado, la predominancia de la frugivoría en islas - "fenómeno insular" - se ha registrado en otros vertebrados como los lagartos (Olesen & Valido, 2003), sugiriéndose que el factor clave que explica la amplitud de nicho trófico mostrada por los animales insulares es la ausencia de competidores ecológicos, y particularmente de mamíferos herbívoros (Grant, 1998). No obstante, sería interesante examinar la filogenia de las plantas con fruto para analizar sus consecuencias sobre la distribución de la frugivoría (Jordano, 1995; Herrera, 2002).

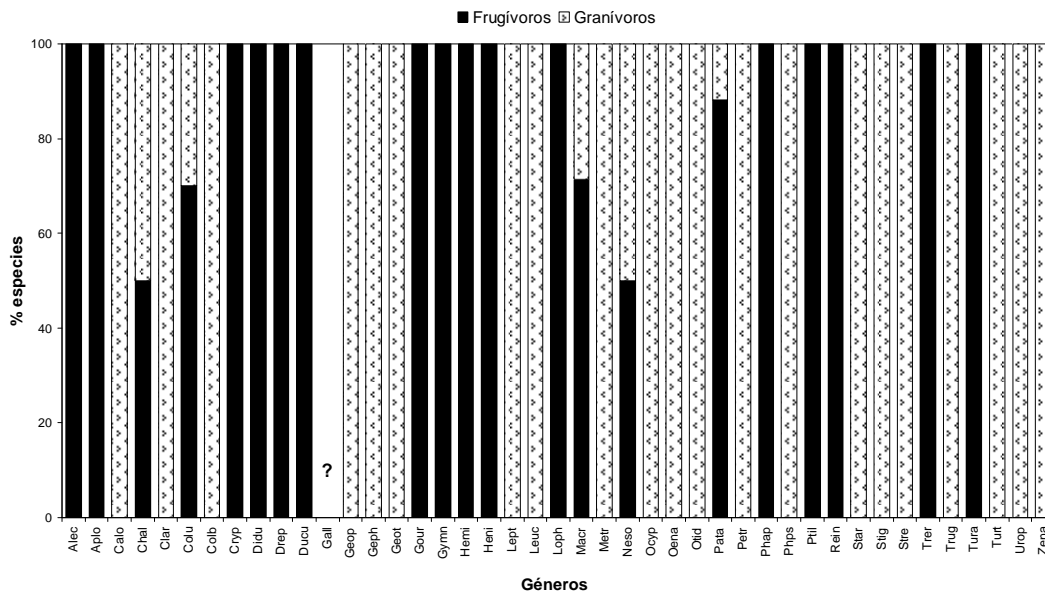


Figura 4. Porcentaje de especies frugívoras y granívoras en cada género de palomas. (?) Dieta desconocida. Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Aplo (*Aplopelia*), Calo (*Caloenas*), Chal (*Chalcophaps*), Clar (*Claravis*), Colu (*Columba*), Colb (*Columbina*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gall (*Gallucolumba*), Geop (*Geopelia*), Geph (*Geophaps*), Geot (*Geotrygon*), Gour (*Goura*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Heni (*Henicophaps*), Lept (*Leptotila*), Leuc (*Leucosarcia*), Loph (*Lopholaimus*), Macr (*Macropygia*), Metr (*Metriopelia*), Neso (*Nesoenas*), Ocyp (*Ocyphaps*), Oena (*Oena*), Otid (*Otidiphaps*), Pata (*Patagioenas*), Petr (*Petrophassa*), Phap (*Phapitreron*), Phps (*Phaps*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Star (*Staroenas*), Stig (*Stigmatopelia*), Stre (*Streptopelia*), Trer (*Treron*), Trug (*Trugon*), Tura (*Turacoena*), Turt (*Turtur*), Urop (*Uropelia*), Zena (*Zenaida*).

(a) Distribución en islas

Las palomas frugívoras habitan en islas localizadas entre Japón en la latitud más septentrional, y Nueva Zelanda en la meridional, y desde Wallis y Futuna al Oeste, a Fiji al Este (Tabla 3). Al menos 64 islas o archipiélagos albergan palomas frugívoras. Sin embargo, las islas situadas en la región ecuatorial son las que concentran la mayor riqueza (Figura 5). De hecho, la alta tasa de diversificación encontrada en latitudes tropicales ha sido documentada para un diverso número de taxones y ambientes (Martin & McKay, 2004; Mittelbach *et al.*, 2007).

Tabla 3. Variables geográficas de las islas que albergan palomas.

	Islas	Coordenadas geográficas	Origen geológico	Tamaño (km ²)	Altitud máxima (m)
Océano Atlántico					
1	Annobon	01°26'01"S, 05°36'50"E	oceánica	17	695
2	Bioko	03°25'32"N, 08°35'29"E	oceánica	2.017	3.011
3	Canarias	28°31'35"N, 15°47'24"W	oceánica	7.456	3.718
4	Madeira	32°44'28"N, 16°59'06"W	oceánica	749,4	1.861
5	São Tomé y Príncipe	00°11'11"S, 06°36'47"E	oceánica	1.001	2.024
Mar Caribe					
6	Bahamas	25°02'03"N, 77°23'47"W	oceánica	10	63
7	Cuba	21°31'18"N, 77°46'52"W	continental	110.860	2.005
8	Cayos de Florida	27°51'09"N, 82°29'10"W	oceánica	355,6	5,5
9	La Española	19°01'14"N, 71°25'59"W	continental	46.480	3.098
10	Jamaica	18°06'34"N, 77°17'51"W	continental	10.831	2.256
11	Antillas Menores	14°56'41"N, 61°10'19"W	oceánica	5.840	1.467
12	Puerto Rico	18°13'15"N, 66°35'25"W	continental	8.870	1.339
Océano Índico					
13	Andaman y Nicobar	10°12'47"N, 93°15'33"E	continental/océánica	8.249	732
14	Christmas	10°26'51"S, 105°41'26"E	oceánica	135	361
15	Comoros	11°52'30"S, 43°52'20"E	oceánica	2.170	2.360
16	Java	07°19'38"S, 109°54'05"E	oceánica	138.794	3.676
17	Islas menores de la Sonda	08°34'52"S, 120°35'09"E	oceánica	90.268	3.726
18	Madagascar	18°46'01"S, 46°52'09"E	continental	581.540	2.876
19	Mauricio	20°20'54"S, 57°33'08"E	oceánica	2.030	828
20	Mergui	12°26'33"N, 98°36'12"E	continental	3.600	852
21	Pemba	06°00'00"S, 37°33'00"E	continental	982	90
22	Seychelles	04°40'46"S, 55°29'31"E	oceánica	455	905
23	Socotra	12°37'60"N, 53°54'00"E	continental	3.607	1.503
24	Sri Lanka	07°52'23"N, 80°46'18"E	continental	64.740	2.524
25	Sumatra	00°08'39"S, 100°38'13"E	oceánica	443.066	3.804
26	Zanzíbar	06°05'51"S, 39°22'56"E	continental	1.658	195
Océano Pacífico					
27	Samoa americana	14°16'15"S, 170°75'06"W	oceánica	199	964
28	Bismarck	05°00'00"S, 150°00'00"E	oceánica	49.700	2.130
29	Borneo	00°06'35"S, 113°55'03"E	continental/océánica	748.168	4.175
30	Carolinas	06°00'34"N, 147°50'35"E	oceánica	1.300	5
31	Chatham	43°53'52"S, 176°29'04"W	oceánica	745	294
32	Cook	21°14'12"S, 159°46'40"W	oceánica	236,7	652
33	Fiji	16°34'41"S, 179°24'52"E	oceánica	18.270	1.324
34	Hainan	20°01'54"N, 110°20'47"E	continental	33.210	1.840
35	Henderson	24°21'41"S, 128°18'59"W	oceánica	37,3	33
36	Japón	36°12'17"N, 138°15'11"E	oceánica	374.744	3.776
37	Kiribati	02°37'60"S, 176°49'00"E	oceánica	726	81
38	Lord Howe	10°49'18"S, 166°00'15"E	oceánica	56	875
39	Louisiade	11°12'00"S, 153°00'00"E	oceánica	1.600	1.036
40	Mariana	17°19'51"N, 145°23'05"E	oceánica	1.007	965
41	Marquesas	09°00'00"S, 139°30'00"W	oceánica	1.049	1.230
42	Marshall	07°07'53"N, 171°11'04"E	oceánica	181,3	10
43	Molucas	03°07'07"S, 128°53'30"E	oceánica	74.505	3.027
44	Natuna	03°55'48"N, 108°11'36"E	continental	1.720	1.035
45	Nueva Caledonia	20°54'15"S, 165°37'05"E	oceánica	18.575	1.628
46	Nueva Guinea	06°18'54"S, 143°57'20"E	continental	785.753	4.884
47	Nueva Zelanda	40°54'02"S, 174°53'09"E	continental	268.280	3.754
48	Niue	19°03'16"S, 169°52'02"W	oceánica	260	68
49	Norfolk	29°07'00"S, 167°57'00"E	oceánica	34,6	319
50	Palau	06°30'39"N, 133°26'01"E	oceánica	458	242
51	Filipinas	12°52'47"N, 121°46'26"E	oceánica	298.170	2.954
52	Rapa	27°35'00"S, 144°20'00"W	oceánica	39	650
53	Samoa	13°45'33"S, 172°26'17"W	oceánica	2.934	1.857
54	Sociedad	17°41'25"S, 149°22'34"W	oceánica	1.590	2.241
55	Solomon	09°38'45"S, 160°09'22"E	oceánica	27.540	2.447
56	Sulawesi	01°58'25"S, 121°59'55"E	continental/océánica	180.681	3.455
57	Taiwan	23°41'52"N, 120°57'38"E	continental	35.801	3.952
58	Tokelau	09°23'03"S, 171°13'36"W	oceánica	10	5
59	Tonga	18°45'00"S, 174°05'60"W	oceánica	718	1.033
60	Tres Marias	21°32'00"N, 106°28'00"W	continental	244.970	616
61	Tuamotus	18°02'27"S, 141°24'34"W	oceánica	850	115
62	Tuvalu	07°06'34"S, 177°38'58"E	oceánica	26	5
63	Vanuatu	15°22'36"S, 166°57'33"E	oceánica	12.200	1.877
64	Wallis y Futuna	13°46'08"S, 177°09'22"W	oceánica	274	765

El núcleo de diversidad se localiza en el Océano Pacífico con 101 especies de palomas frugívoras (63,5% del total de 159 especies estudiadas), seguido del Océano Índico con 22 especies (14%), el Caribe con 8 (5%) y el Atlántico con 7 (4,4%). Además, 20 especies (12,5%) se distribuyen tanto en islas del Índico como del Pacífico, y solo una (0,6%) se encuentra en islas del Atlántico e Índico. Nueva Guinea y las Molucas son los archipiélagos más importantes en diversidad, con 33 especies de palomas frugívoras cada una. Las islas menores de la Sonda y Filipinas con 23 y 21 especies respectivamente, son también notables.

Los resultados indican que unas pocas áreas insulares albergan los mayores números de especies de palomas frugívoras, mientras que el resto de especies tienen una distribución más dispersa. La Figura 5 muestra que 25 islas (39,6% de las islas con palomas frugívoras) tienen una sola especie, 22 (34,4%) tienen entre dos y cinco especies, 7 (11%) con 6-10, y seis islas (9,4%) con 11-20 especies.

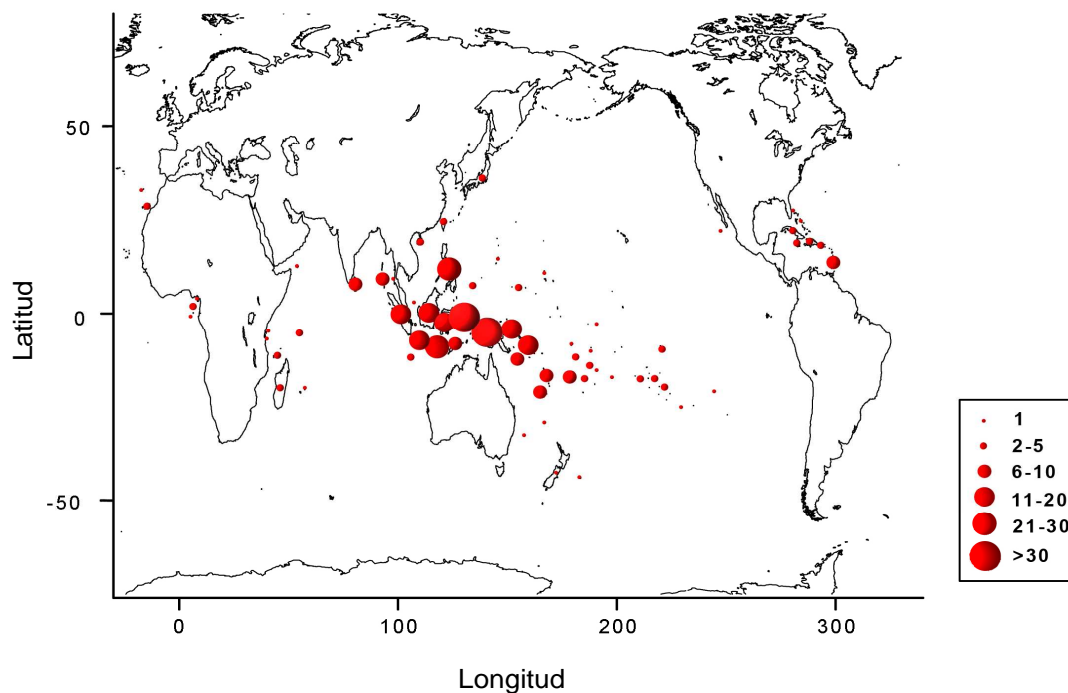


Figura 5. Mapa de distribución de las palomas frugívoras insulares. El tamaño de los círculos indica el número de especies de palomas.

Chalcophaps indica es la paloma frugívora con la distribución insular más extensa (Apéndice I), ocupando además el mayor rango total ($>10.000.000 \text{ km}^2$). *Ducula pacifica*, *D. aenea*, *D. bicolor* y *Columba vitiensis* son otras especies de amplia distribución. Por el contrario, las palomas frugívoras de rango más

restringido son *Ptilinopus huttoni* en Rapa, islas Australes (4 km²) y *Columba trocaz* en la isla de Madeira (12 km²) (IUCN, 2008).

¿Las características geográficas de las islas explican el número de especies de palomas presentes en ellas? Teniendo en cuenta la información presentada en la tabla 3, se encontraron diferencias significativas entre el área ($t_{62} = 4,37$; $p < 0,001$) y altitud máxima ($Z = -2,10$; $p = 0,035$) de las islas continentales y oceánicas. Las islas continentales son mayores (km²) y altas (m s.n.m.) que las oceánicas, pero estas características no influyeron en el número de especies presentes ($Z = -0,43$; $p = 0,66$). Los resultados de CCA mostraron que las variables ambientales no se correlacionan de un modo general con la riqueza de especies (Figura 6).

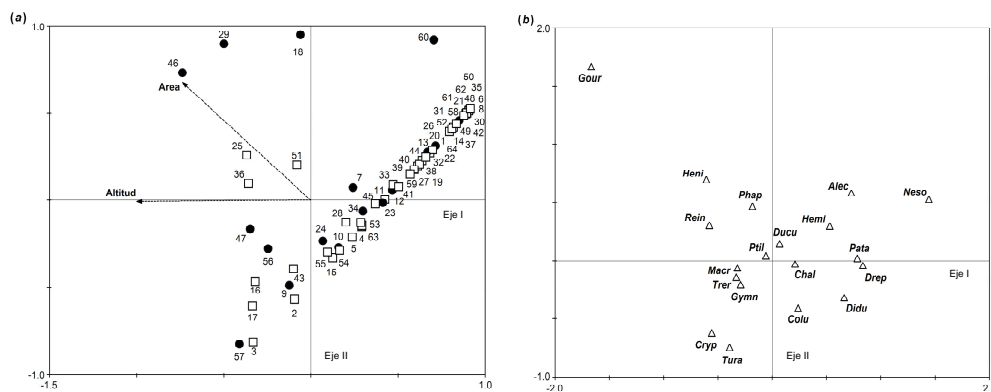


Figura 6. Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) mostrando la influencia de las variables ambientales, área y altitud máxima de las islas, sobre el número de especies de palomas frugívoras. (a) Los números corresponden a las islas de la tabla 3; los círculos y cuadrados indican los tipos de islas (continentales y oceánicas, respectivamente). (b) Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Chal (*Chalcophaps*), Colu (*Columba*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gour (*Goura*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Heni (*Henicophaps*), Mecr (*Macropygia*), Neso (*Nesoenas*), Pata (*Patagioenas*), Phap (*Phapitreron*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Trer (*Treron*), Tura (*Turacoena*).

El eje I explicó el 71% de la variabilidad de los datos de especies, y un 100% fue explicado conjuntamente con el eje II. Únicamente se observó relación entre la riqueza de especies y el tamaño insular en algunos géneros como *Goura*, *Henicophaps*, *Phapitreron* y *Reinwardtoena*. La relación especie-área ha sido muy discutida (MacArthur & Wilson, 1967; Mac Nally & Watson, 1997; Ricklefs & Lovette, 1999; Ricklefs & Bermingham, 2004), y como regla general, se asume que el número de especies aumenta al incrementarse el tamaño de la isla

(Gorman, 1979). No obstante, en algunos estudios sobre la avifauna insular, se han documentado ejemplos de la débil influencia del área sobre el número de especies (Amerson, 1975; Connor & Simberloff, 1978; Freifeld & Steadman, 2001), citando la diversidad del hábitat, las barreras naturales, la inmigración, la competencia, la extinción, los eventos estocásticos (ej. huracanes), los depredadores, o la alteración humana, como variables que podrían controlar de forma intensa la riqueza de especies independientemente del área de las islas (Lomolino & Weiser, 2001).

(b) Características corporales

Las palomas frugívoras son significativamente mayores ($Z = -5,89$; $p < 0,001$) y pesadas ($t_{210} = 5,28$; $p < 0,001$) que las granívoras. Además, las palomas que habitan en islas poseen las mayores longitudes corporales ($F_2 = 10,46$; $p < 0,001$) y pesos ($F_2 = 6,59$; $p = 0,002$) (Tabla 4). Estos resultados reflejan la tendencia de las palomas insulares hacia un cierto "gigantismo" respecto a sus parientes continentales sugerido por McNab (1994).

Existe una considerable variación en el tamaño corporal entre géneros y entre especies del mismo género (ver rangos en la tabla 4 y la figura 7). *Goura* es el género de mayores dimensiones (una media de 72 cm y 2,2 Kg), mientras que *Uropelia* (16,5 cm) y *Oena* (41 g) presentan los valores menores. A nivel de especie, las de mayor tamaño son *Goura scheepmakeri* (75 cm) y *G. victoria* (2,4 Kg), mientras que las más pequeñas son *Ptilinopus naina* (14 cm) y *Columbina passerina* (32 g). A pesar de esta variación, la longitud corporal está significativamente correlacionada con el peso ($r = 0,87$; $p < 0,001$). La regresión lineal generó la siguiente ecuación: Longitud corporal = $0,028 \cdot \text{Peso corporal} + 23,775$ ($r^2 = 0,71$; $p < 0,001$; $n = 220$ especies de palomas).

No se apreciaron diferencias significativas cuando la longitud ($Z = -0,02$; $p = 0,98$) y el peso ($Z = -0,12$; $p = 0,90$) de las palomas frugívoras fueron comparadas con el área y la altitud máxima de las islas en las que habitan.

Tabla 4. Medidas (Media \pm Desviación estándar) de las características corporales (longitud y peso) de las especies de palomas respecto a sus hábitos de alimentación y distribución (C: Continente, CI: Isla e I: Islas). El rango de las dimensiones corporales se indica entre paréntesis.

	Longitud corporal (cm)				Peso (g)			
	C	CI	I	Total	C	CI	I	Total
Total palomas	27,50 \pm 6,32 (15,00-42,60)	29,42 \pm 6,745 (15,00-47,37)	32,78 \pm 9,97 (14,00-75,00)	30,76 \pm 8,48 (14,00-75,00)	200,22 \pm 112,68 (35,50-537,50)	209,84 \pm 140,64 (32,00-622,50)	326,94 \pm 370,90 (49,00-2384,00)	262,44 \pm 277,04 (32,00-2384,00)
Frugívoras	33,48 \pm 5,18 (24,00-42,60)	32,17 \pm 6,64 (21,00-47,92)	33,75 \pm 10,61 (14,00-75,00)	33,40 \pm 9,63 (14,00-75,00)	271,67 \pm 123,58 (126,00-537,50)	276,53 \pm 146,38 (77,00-622,50)	360,02 \pm 410,60 (49,00-2384,00)	331,36 \pm 345,39 (49,00-2384,00)
Granívoras	25,47 \pm 5,15 (15,00-34,00)	27,68 \pm 6,26 (15,00-44,08)	30,86 \pm 6,38 (20,50-47,50)	26,75 \pm 5,90 (15,00-47,50)	172,84 \pm 95,04 (35,50-402,00)	145,61 \pm 101,11 (32,00-487,00)	243,30 \pm 126,72 (88,00-530,00)	176,46 \pm 106,57 (32,00-530,00)

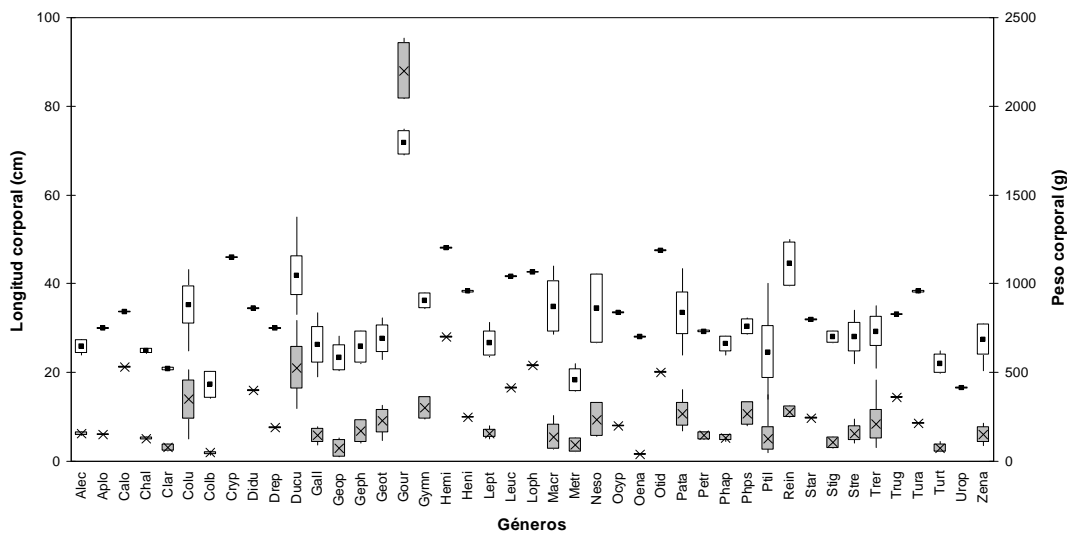


Figura 7. Longitud corporal (cuadros blancos) y peso corporal (cuadros grises) de cada género de palomas. Se indican la media, desviación estándar y valores máximos y mínimos. Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Aplo (*Aplopelia*), Calo (*Caloenas*), Chal (*Chalcophaps*), Clar (*Claravis*), Colu (*Columba*), Colb (*Columbina*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gall (*Gallinocolumba*), Geop (*Geopelia*), Geph (*Geophaps*), Geot (*Geotrygon*), Gour (*Goura*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Heni (*Henicophaps*), Lept (*Leptotila*), Leuc (*Leucosarcia*), Loph (*Lopholaimus*), Macr (*Macropygia*), Metr (*Metriopelia*), Neso (*Nesoenas*), Oryp (*Ocyphaps*), Oena (*Oena*), Otid (*Otidiphaps*), Pata (*Patagioenas*), Petr (*Petrophassa*), Phap (*Phapitreron*), Phps (*Phaps*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Star (*Starnoenas*), Stig (*Stigmatopelia*), Stre (*Streptopelia*), Trer (*Treron*), Trug (*Trugon*), Tura (*Turacoena*), Turt (*Turtur*), Urop (*Uropelia*), Zena (*Zenaidia*).

Las dimensiones de las islas no parecen influir en las características corporales de las palomas. Numerosos autores han señalado que el tamaño corporal mostrado por los vertebrados insulares, y por las palomas en particular, está relacionado con la ausencia de mamíferos depredadores, la disponibilidad de los recursos, el cambio en la dieta, el aislamiento, la capacidad de inmigración, la reducción de la competencia, la limitación o pérdida de la capacidad de volar y la disminución de la tasa metabólica (McNab, 1994, 2000; Schleucher, 2002; Lomolino, 2005). Pero además, los frutos carnosos son generalmente recursos de baja calidad, pobres en proteínas aunque caracterizados por un alto valor energético en términos de carbohidratos y lípidos (Jordano, 2000). Por tanto, los frugívoros suelen presentar adaptaciones tróficas para compensar esta deficiencia nutricional, como el aumento en la frecuencia de ingestión de los alimentos y la intensificación del paso a través del tracto digestivo, lo que puede conllevar un cambio en la

anatomía digestiva (Levey & Grajal, 1991; Courts, 1998; Witmer & Van Soest, 1998). La masa corporal está correlacionada con la capacidad intestinal y por tanto, con la intensidad en la frugivoría (Mattson, 1980; Jordano, 2000). Por el contrario, las especies granívoras dependen de recursos altamente digeribles y ricos en energía (las semillas) para mantener sus pequeñas masas corporales (MacMillen, 1990; Hulme & Benkman, 2002).

(c) Dieta

La información sobre la dieta de las palomas varía en cantidad y calidad en la literatura; en general, son datos escasos y con frecuencia dispersos. Hasta el momento, la dieta sólo ha sido analizada en detalle en unas pocas especies de palomas frugívoras: *Hemiphaga novaeseelandiae*, Nueva Zelanda (ej. McEwen, 1978; Powlesland *et al.*, 1994, 1995, 1997; Wotton & Ladley, 2008), *Columba trocaz*, isla de Madeira (Oliveira *et al.*, 2002; Marrero *et al.*, 2003, 2004) y *Ptilinopus insularis*, isla de Henderson (Brooke & Jones, 1995). De los métodos empleados en el estudio de la dieta, el 70% se centran en observaciones realizadas en el campo, el 21% son análisis del contenido del tracto digestivo y el 9% se basan en el estudio de los excrementos (de los que el 3% corresponden a análisis microhistológicos).

Un total de 945 especies de plantas, de al menos 513 géneros y 142 familias se han registrado en la dieta de las palomas insulares. Los frutos son el principal recurso, pero también son consumidos las semillas, hojas, flores, néctar, tubérculos y raíces. Entre las presas animales destacan los invertebrados (insectos, moluscos, arácnidos, miriápodos y crustáceos) y algunos vertebrados (pequeños reptiles y renacuajos) (Figura 8).

Como se comentó con anterioridad, los frugívoros han adquirido estrategias de alimentación adecuadas (comportamiento, procesos digestivos) para compensar su pobre dieta alimenticia. Sin embargo, pocas especies pueden sobrevivir solamente de frutos (Levey & Martínez del Rio, 2001; Pryor *et al.*, 2001). De hecho, la mayoría de los frugívoros necesitan un suplemento proteico que obtienen a través del consumo de otros tipos de recursos, al menos en determinadas épocas del año (Jordano, 2000). Courts (1998) indicó que los murciélagos frugívoros del Viejo Mundo se alimentan de hojas, flores e insectos para adquirir un aporte de proteínas, especialmente importantes para las hembras preñadas y lactantes, y para los juveniles en crecimiento.

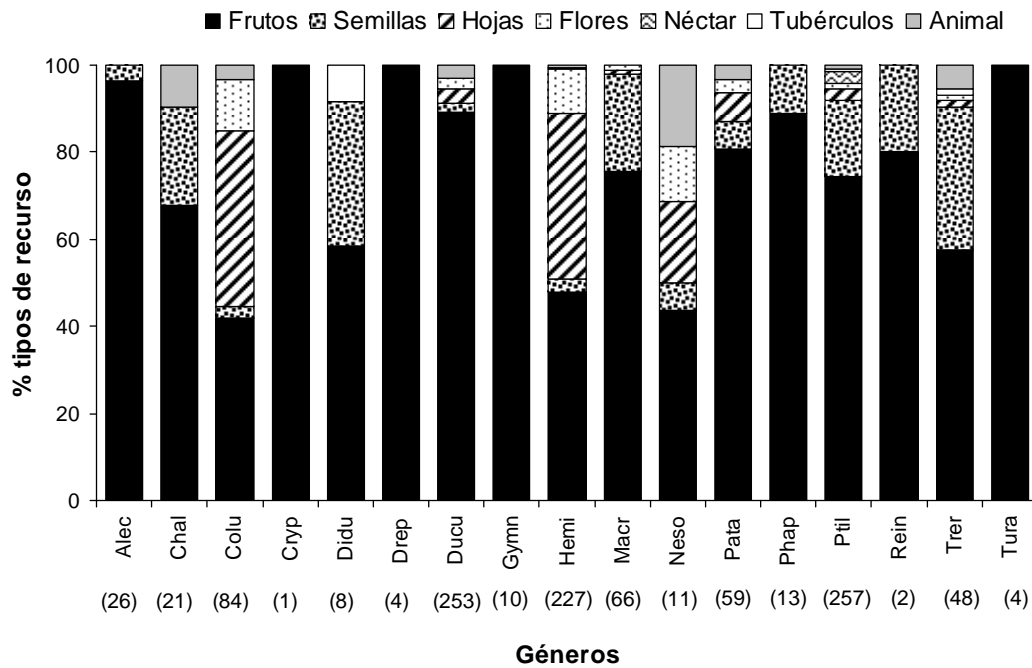


Figura 8. Porcentaje de diferentes tipos de recursos alimentarios consumidos por los géneros de palomas frugívoras en islas. Los números entre paréntesis debajo de cada género indican el número de especies vegetales consumidas. Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Chal (*Chalcophaps*), Colu (*Columba*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Macr (*Macropygia*), Neso (*Nesoenas*), Pata (*Patagioenas*), Phap (*Phapitreron*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Trer (*Treron*), Tura (*Turacoena*).

Si se considera que este patrón puede ser seguido también por aves frugívoras, es interesante mencionar el trabajo de Oliveira *et al.* (2002), en el que mediante análisis microhistológico de excrementos se reveló que los frutos eran el componente más importante en la dieta de *Columba trocaz* en otoño e invierno, mientras que las hojas y flores fueron frecuentes en primavera y verano. Esta marcada variación estacional estuvo asociada con la disponibilidad de frutos, y probablemente esté asociada con las épocas de cría y muda de las aves. No obstante, no siempre se visualiza esta clara diferenciación en la dieta. En un estudio de tres años sobre la ecología de *H. novaeseelandiae* en la isla Chatham (Nueva Zelanda), se demostró que el comienzo de la reproducción era promovida solamente por la disponibilidad de ciertos frutos maduros (Powlesland *et al.*, 1994, 1995). Aunque esta especie también consume hojas (ricas en proteínas), quizás la mezcla de especies de frutos en la dieta proporciona los nutrientes suficientes para adquirir una buena condición corporal (ver Herbst, 1986). Igualmente, en los

Cayos de Florida, *Patagioenas leucocephala* ajusta su época de cría a los picos de abundancia de frutos, los cuales están positivamente correlacionados con los períodos de precipitación (Bancroft *et al.*, 2000).

Otras fuentes de proteínas importantes son los insectos, consumidos por algunas especies de palomas, mientras que la depredación sobre vertebrados sólo ha sido registrada en *Ducula pacifica*, *Nesoenas mayeri* y *Ptilinopus coralensis*.

Es interesante indicar la explotación de néctar, rico en azúcares, por tres especies frugívoras: *Ptilinopus dupetithouarsii*, *P. huttoni* y *P. naina*. Este comportamiento también ha sido observado en otras tres especies granívoras: *Stigmatopelia senegalensis*, *Streptopelia capicola* y *Zenaida asiatica* (Wolf & Martinez del Rio, 2000; Symes *et al.*, 2008). El papel que podrían ejercer las palomas en la polinización de las plantas requiere ser estudiado. Finalmente, se han observado a ciertas especies de palomas en áreas rocosas en busca de una fuente de microelementos (en particular calcio y sodio) (Diamond *et al.*, 1999; Sanders & Jarvis, 2000). Otras funciones sugeridas para la geofagia son la absorción de toxinas presentes en la dieta y la ayuda como agente mecánico en la digestión (gastrolitos) (Brightsmith & Aramburú, 2004; Downs, 2006).

(d) Red de interacción planta-paloma

Los parámetros de la red de interacción planta-paloma se indican en la tabla 5. La complejidad de la red, medida como conectancia, fue similar a los valores obtenidos para otras redes (Dunne *et al.*, 2002 y referencias citadas). El número medio de interacciones para las palomas (L_m) fue mayor que para las plantas (L_n), indicando que la dieta está constituida por un rango más o menos reducido de especies de plantas. La matriz está fuertemente anidada, donde las especies de palomas generalistas interactúan tanto con especies vegetales generalistas como con especialistas. Una red anidada tiene uniones más robustas, lo que la hace menos susceptible a efectos negativos como la destrucción del hábitat (Dunne *et al.*, 2002). Las palomas especialistas que interactúan con plantas especialistas podrían dar uniones débiles a la red.

Tabla 5. Parámetros incluidos en el análisis de la red de interacción planta-paloma. A: N° de especies de palomas, P: N° de especies de plantas, S: Riqueza de especies = A+P, M: Tamaño de la matriz = A*P, I: N° total de interacciones, C: Conectancia = I/M, L_m: Nivel de interacciones en palomas, L_n: Nivel de interacciones en plantas, N: Anidamiento, N*: Anidamiento relativo, CCD_m: Distribución de conectividad acumulada en palomas, CCD_n: Distribución de conectividad acumulada en plantas (ver Jordano *et al.*, 2003; Olesen *et al.*, 2006).

Parámetros	Red de especies planta-paloma
A	116
P	945
S	1.061
M	109.620
I	1.525
C	0,014
L _m	13,15 ± 26,20
L _n	1,61 ± 1,88
N	0,996 (p = 0,000)
N*	0,032
CCD _m	Ley de potencia (AIC = 752,64)
CCD _n	Ley de potencia (AIC = 1,25)

Moraceae y Lauraceae son las familias de plantas más generalistas, con frutos carnosos consumidos por la mayoría de los géneros de palomas (Figura 9). Estas plantas están ampliamente distribuidas a nivel mundial. La pulpa de sus frutos contiene cantidades relativamente altas de lípidos y proteínas, además de azúcares. Como consecuencia, una gran diversidad de vertebrados e invertebrados explota las especies incluidas en estas familias (Janzen, 1979; Snow, 1981; Jordano, 1983; Wheelwright *et al.*, 1984; Shanahan *et al.*, 2001a). Las especies de Fabaceae son las preferidas para el consumo de hojas y flores.

Ptilinopus, *Ducula* y *Hemiphaga* tienen una dieta variada, representada en la figura 9 por las dimensiones de los cuadros; mientras *Cryptophaps* y *Reinwardtoena* son géneros especialistas. Por tanto, la red describe la presencia de interacciones tróficas y su importancia cuantitativa. Estos resultados, además, ponen de manifiesto la intensidad de los estudios realizados hasta el momento sobre la dieta de los colúmbidos (es importante recordar aquí que *Hemiphaga* sólo

incluye a una especie), la riqueza de especies de cada género de paloma y familia de planta, y las combinaciones “prohibidas” debido a limitaciones geográficas.

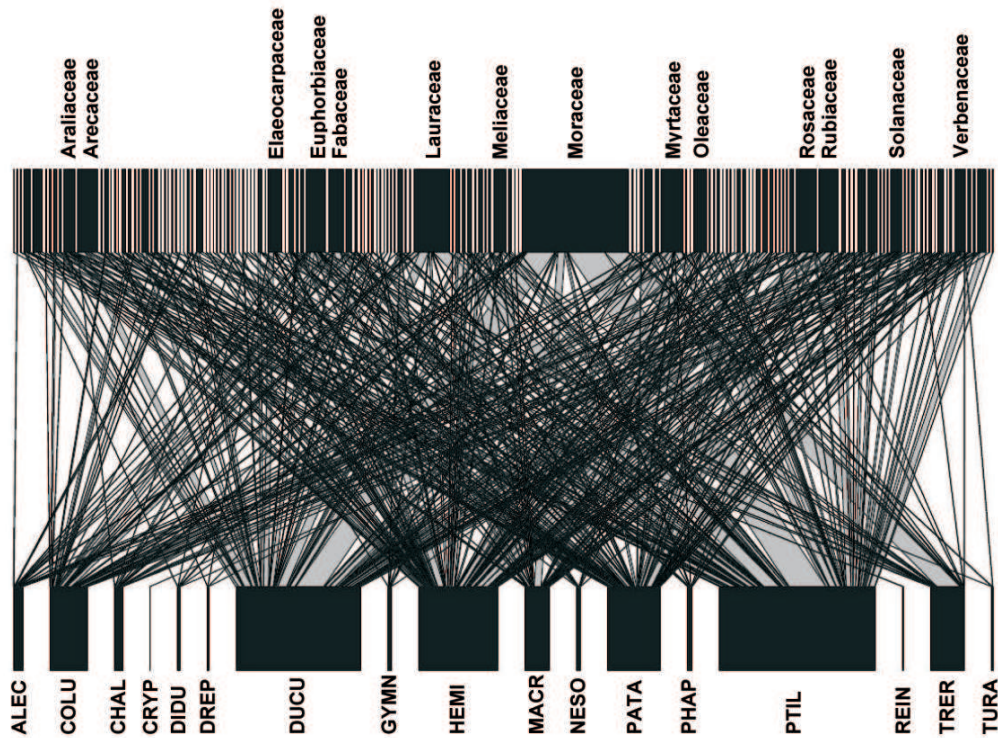


Figura 9. Red de interacción planta-paloma incluyendo 142 familias de plantas y 17 géneros de palomas. Las líneas representan las interacciones entre las plantas y las palomas. Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Colu (*Columba*), Chal (*Chalcophaps*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Macr (*Macropygia*), Neso (*Nesoenas*), Pata (*Patagioenas*), Phap (*Phapitreron*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Trer (*Treron*), Tura (*Turacoena*).

(e) Dispersión de semillas

Las palomas son importantes agentes dispersores de semillas debido a su capacidad de volar largas distancias y explorar un amplio rango de hábitats (Dowsett-Lemaire, 1988). Los movimientos a larga distancia y/o a lo largo de gradientes altitudinales podrían tener interesantes implicaciones en el destino de las semillas, lejos de las plantas madre (Powlesland *et al.*, 1994, 1995; Strong & Bancroft, 1994). De hecho, se ha constatado la participación de las palomas frugívoras en la temprana colonización de plantas en las islas volcánicas de Krakatoa en el estrecho de Sunda, Indonesia (Zann *et al.*, 1990; Thornton *et al.*, 1996) y de la Isla Long al noreste de Papúa-Nueva Guinea (Shanahan *et al.*, 2001b). Al menos treinta especies de palomas de ocho géneros (19%) han sido registradas volando entre islas (ver Baptista *et al.*, 1997; Gibbs *et al.*, 2001). Por ejemplo, Strong & Bancroft (1994) detectaron una distancia máxima de dispersión de 57 km para un inmaduro de *Patagioenas leucocephala* en los Cayos de Florida. Esta especie, considerada uno de los dispersores más importantes de los bosques caducifolios del Sur de Florida, también ha sido observada atravesando los aproximadamente 62 km que separan la República Dominicana de la Isla de Mona, Puerto Rico (Wiley & Wiley, 1979; Pérez-Rivera & Bonilla, 1983; Oberle, 2003). Otras especies capaces de volar largas distancias son *P. regina* y *D. pacifica* (más de 300 km), *P. melanospilus* (690 km), y *C. indica* y *P. jambu* (unos 800 km). Además de los vuelos de dispersión de juveniles y migratorios, los modelos de movimiento de las palomas frugívoras constituyen con frecuencia una respuesta a la distribución temporal y espacial de la disponibilidad de frutos (Date *et al.*, 1991; Rivera-Milán, 1992; Strong & Johnson, 2001; Price, 2004).

Por otra parte, el paso de las semillas a través del tracto digestivo puede afectar su germinación (Traveset & Verdú, 2002). Los estudios sobre la morfología funcional del aparato digestivo han revelado cómo ciertos colúmbidos manipulan y procesan el alimento (Bhattacharyya, 1994; Korzun *et al.*, 2008 y referencias citadas). En general, las palomas frugívoras tienen un pico grande en forma de gancho, útil para arrancar los frutos del árbol, y la disposición de la musculatura de sus mandíbulas permite tragar frutos enteros, e incluso aumentar el espacio intermandibular para manipular frutos de gran tamaño (Bhattacharyya, 1994; Korzun *et al.*, 2008). *Didunculus strigirostris* presenta una característica especial entre los colúmbidos, pues puede morder los frutos y extraer las semillas mediante el movimiento independiente de sus mandíbulas (Korzun *et al.*, 2008). Otras peculiaridades de las especies frugívoras son la molleja de pared delgada y sus cortos intestinos, lo que permite la reducción del daño a las semillas (Cowles & Goodwin, 1959; Beckon, 1980; Lambert, 1989a). Sin embargo, la separación

entre un depredador y un dispersor no es absoluta, y muchas palomas frugívoras destruyen algunas semillas (Steadman & Freifeld, 1999). El análisis de muestras fecales de *C. trocaz* mostró que, mientras la mayoría de las semillas de dos especies de Lauraceae (*Ocotea foetens* y *Apollonias barbujana*) pasaban intactas a través del aparato digestivo, el efecto sobre otras especies de la misma familia (*Persea indica* y *Laurus azorica*) era más destructivo. Por el contrario, las semillas pequeñas y consistentes de especies como *Ilex canariensis* (Aquifoliaceae), *Myrica faya* (Myricaceae), y *Visnea mocanera* (Theaceae) se encontraron aparentemente ilesas en los excrementos (Oliveira *et al.*, 2002). Un caso similar fue observado en *P. inornata*, la cual destruye las semillas de *Cestrum diurnum* (Solanaceae), uno de sus alimentos preferidos, mientras que defeca las semillas de *Roystonea borinquena* (Arecaceae) sin ocasionarles daño (R. Pérez-Rivera, pers. obs.). No obstante, es muy importante señalar que las palomas pueden expulsar las semillas de gran tamaño mediante regurgitación, evitando así la acción digestiva. *Ducula pacifica* normalmente regurgita semillas de más de 20 mm, defecando las más pequeñas (McConkey *et al.*, 2004). Estos datos sugieren que el éxito en la dispersión de semillas depende de la fisiología digestiva de las aves, pero también de las características (tamaño, consistencia, forma, etc.) de las semillas.

El efecto global que las palomas frugívoras producen sobre la germinación y la distancia de dispersión de determinadas especies de plantas es desconocido, aunque existe alguna información al respecto. En experimentos realizados con ejemplares de *H. novaeseelandiae* mantenidos en cautividad, se demostró que no hubo diferencias significativas entre el porcentaje de germinación de semillas de *Prumnopitys ferruginea* (Podocarpaceae) defecadas y semillas control procedentes de la planta (Clout & Tilley, 1992). Sin embargo, *Drepanoptila holosericea* favoreció la germinación de semillas de *Santalum austrocaledonicum* (Santalaceae) al reducir el período de dormancia (Tassin *et al.*, 2008). Por último, se ha estimado que el tiempo de paso de las semillas a través del tracto digestivo, es de un máximo de 12 horas en *Chalcophaps indica*, 7-9 h en algunas especies de *Ducula*, *Ptilinopus* y *Treron*, y de 2 h en *Hemiphaga* (Clout & Tilley, 1992). En cuanto a la distancia de dispersión, un estudio de Meehan *et al.* (2005) mostró que cerca del 80% de las semillas de *Myristica hypargyrea* (Myristicaceae) ingeridas por *D. pacifica* eran depositadas bajo la copa de árboles de la misma especie y sólo un pequeño número (<0,3%) eran dispersadas a un bosque de diferente composición florística.

Estos resultados revelan que las palomas frugívoras tienen una influencia clave en la distribución y composición de los bosques. Indudablemente, se requiere una investigación más intensa sobre los sistemas de dispersión de

semillas para determinar los efectos a mayor escala, sobre la dinámica de los ecosistemas.

Interacciones tróficas “perdidas”

Siete géneros y 32 especies de palomas se consideran extintas (Tabla 6) y una especie *Zenaida graysoni* de la Isla Socorro (México) existe sólo en cautividad. La mayoría de estas extinciones (91%) han ocurrido en islas, especialmente en el Pacífico (69%), aunque tienen particular importancia las acontecidas en el Índico (21%) porque en sólo dos pequeñas islas (Mauricio y Rodrigues) se han producido cinco extinciones. No obstante, debe realizarse un estudio paleontológico más exhaustivo en muchas islas. Los datos históricos y arqueológicos indican que numerosas extinciones ocurrieron directa o indirectamente como consecuencia de la acción humana. Los yacimientos pre-humanos de las islas del Pacífico confirman que los rangos de distribución de las poblaciones de palomas en el pasado fueron muy distintos a los actuales, lo que significa que especies que ahora presentan un rango restringido (“pseudoendemismos”) antes ocupaban un área de distribución mayor (Steadman, 1997). La degradación del hábitat, la caza y la depredación por animales introducidos fueron las principales causas de la desaparición de estas aves (Tabla 6). Desafortunadamente, estas amenazas sobre los colúmbidos continúan en la actualidad (ver Walker, 2007a).

De los 43 géneros vivientes, el 39,5% (17) incluyen especies clasificadas como Amenazadas (Figura 10). *Didunculus*, *Goura*, *Starbuccon*, *Gallicolumba*, *Henicophaps*, *Nesoenas* y *Phapitreron* son los géneros más amenazados, con al menos el 50% de sus especies en riesgo. Seis especies de *Gallicolumba* tienen una situación especialmente grave, cuatro están dentro de la categoría “En Peligro Crítico” y dos “En Peligro” (IUCN, 2008). La falta de estudios ecológicos sobre este género, contribuye a su vulnerabilidad. De las 60 especies amenazadas, el 63,3% (38) son palomas frugívoras y de ellas, el 89,5% (34) viven en islas.

El efecto de la extinción local o global, no se limita a la desaparición de una especie, sino que provoca la pérdida de un número significativo de interacciones, incluyendo las relaciones tróficas (Catling, 2001). Aunque la importancia de estas interacciones perdidas no ha sido extensamente evaluada, existen algunos datos. El tamaño gigante de las especies extintas *Raphus cucullatus* y *Pezophaps solitaria* de las Islas Mascareñas (Livezey, 1993), se ha asociado con hábitos herbívoros y frugívoros terrestres (McNab, 2002), lo que sugiere que pudieron haber tenido un papel importante en la dispersión de grandes frutos

Tabla 6. Especies de palomas extintas. (†) Género extinto.

Género	Especie	Distribución	Región	Fecha de extinción	Causas de extinción	Referencias
<i>Dysmoropelia</i> †	<i>dekarchiskos</i>	St Helena	Atlántico	1502	Probablemente colonización humana	Olson, 1975
<i>Netunaornis</i> †	<i>gigoura</i>	Fiji	Pacífico	Depósitos del Cuaternario	-	Worthy, 2001
<i>Bountyphaps</i> †	<i>obsoleta</i>	Pitcairn	Pacífico	1050 dC	Colonización humana	Worthy & Wragg, 2008
<i>Raphus</i> †	<i>cuculatus</i>	Mauricio	Índico	1689	Caza, depredadores introducidos (perros, cerdos, ratas, monos)	Jano, 2005
<i>Pezophaps</i> †	<i>solitaria</i>	Rodrigues	Índico	1760s	Caza, depredadores introducidos (gatos)	Cheke, 1987
<i>Columba?</i>	<i>duboisii</i>	Reunión	Índico	1700s	Pérdida del hábitat	Cheke, 1987
<i>Columba</i>	<i>jouyi</i>	Ryukyu y Daito (Japón)	Pacífico	1936	Pérdida del hábitat	Stattersfield et al., 1998
<i>Columba</i>	<i>mellensis</i>	Malta	Mediterráneo	Pleistoceno Tardío	-	Mikovsky, 2002
<i>Columba</i>	<i>omnisanctorum</i>	Italia	Europa	Plioceno Temprano y Medio	-	Milberg & Tyrberg, 1993;
<i>Columba</i>	<i>pisana</i>	Italia	Europa	Plioceno Temprano y Medio	-	Mikovsky, 2002
<i>Columba</i>	<i>versicolor</i>	Bonin (Japón)	Pacífico	1889	Pérdida del hábitat, caza, depredadores introducidos (ratas, gatos)	Stattersfield et al., 1998
<i>Streptopelia</i>	<i>rodericana</i>	Rodrigues	Índico	1690?	Depredadores introducidos (ratas)	Lambrecht, 1933; Brodkorb, 1971
<i>Macropygia</i>	<i>arearevaupa</i>	Sociedad	Pacífico	Holoceno	-	Steadman, 1992, 1997
<i>Macropygia</i>	<i>heana</i>	Marquesas	Pacífico	Holoceno	-	Steadman, 1992, 1997
<i>Ectopistes</i> †	<i>migratorius</i>	Norte y Centro América	América	1914	Pérdida del hábitat, caza, depredadores introducidos, enfermedad de Newcastle	Gibbs et al., 2001
<i>Geotrygon</i>	<i>lanva</i>	Puerto Rico	Caribe	Época prehistórica	Pérdida del hábitat, caza	Milberg & Tyrberg, 1993; S. Olson and I. Marganes, pers. comm.
<i>Caloenas</i>	<i>canacorum</i>	Nueva Caledonia	Pacífico	Holoceno	-	Balouet & Olson, 1989
<i>Caloenas</i>	<i>maculata</i>	Tonga	Pacífico	1851?	-	Steadman, 1989, 1997
<i>Gallinolumba</i>	<i>ferruginea</i>	Isla del Pacífico?	Pacífico	1774	-	Gibbs et al., 2001
<i>Gallinolumba</i>	<i>leopascoli</i>	Vanuatu	Pacífico	1050 dC	Pérdida del hábitat	Brooke & Jones, 1995; Worthy & Wragg, 2003
<i>Gallinolumba</i>	<i>longitarsus</i>	Pitcairn	Pacífico	1050 dC	Colonización humana	-
<i>Gallinolumba</i>	<i>norfolciensis</i>	Nueva Caledonia	Pacífico	Holoceno	-	Balouet & Olson, 1989
<i>Gallinolumba</i>	<i>nui</i>	Norfolk	Pacífico	1800s	Caza, depredadores introducidos (ratas, gatos)	Holdaway et al., 2001
<i>Gallinolumba</i>	<i>salamonis</i>	Marquesas	Pacífico	Holoceno	-	Steadman, 1992, 1997
<i>Gallinolumba</i>	<i>salomonis</i>	Cook	Pacífico	1927	Pérdida del hábitat, caza, depredadores introducidos (ratas, gatos, cerdos, perros)	Gibbs et al., 2001
<i>Microgoura</i> †	<i>meekei</i>	Solomon	Pacífico	1904	Depredadores introducidos (gatos, perros)	Gibbs et al., 2001
<i>Didunculus</i>	<i>placopedetes</i>	Chosleul (Solomon)	Pacífico	Probablemente en época prehistórica	Pérdida del hábitat, caza, depredadores introducidos	Steadman, 2006
<i>Ptilinopus</i>	<i>mercieri</i>	Tonga	Pacífico	1922 (1980?)	Depredadores introducidos (búhos, ratas, gatos)	Steadman, 1997
<i>Alectroenas</i>	<i>nitidissima</i>	Marquesas	Pacífico	1830s	Pérdida del hábitat, caza, depredadores introducidos (monos, ratas)	Tuijn, 1969; Cheke, 1987; Stafford, 1998
<i>Alectroenas</i>	<i>rodericana</i>	Mauricio	Índico	1830s	Depredadores introducidos (ratas)	Cheke, 1987
<i>Ducula</i>	<i>david</i>	Mauricio y Rodrigues	Índico	Primera mitad del S. XVIII	-	Balouet & Olson, 1987
<i>Ducula</i>	<i>harrisoni</i>	Tonga	Pacífico	Holoceno	Colonización humana	Wragg & Worthy, 2006
<i>Ducula</i>	<i>lakeba</i>	Henderson (Pitcairn)	Pacífico	1050 dC	-	Steadman, 1989, 1997
<i>Ducula</i>	<i>lakeba</i>	Fiji	Pacífico	Depósitos del Cuaternario	-	Worthy, 2001

TOTAL 32

Meehan *et al.* (2002) señalaron que dos especies de *Ducula* extintas en el archipiélago de Tonga, posiblemente tragaban frutos de más de 36 mm de diámetro, los cuales en la actualidad, no disponen de aves dispersoras. Estas situaciones provocan la alteración de los modelos de reclutamiento de las semillas, lo que podría cambiar la estructura y composición de las comunidades vegetales a largo plazo (Loiselle & Blake, 2002). Igualmente, Ellsworth & McComb (2003) evaluaron el efecto de la extinción de la paloma granívora *Ectopistes migratorius* en los bosques caducifolios de Norte América. La dieta, pero también las características de la historia de vida de esta especie, como la conducta gregaria en áreas de cría o en posaderos, tuvieron profundas influencias sobre el bosque.

En resumen, la pérdida de las diversas interacciones que soportan las redes ecológicas podría resultar en potenciales efectos sobre la evolución de las especies.

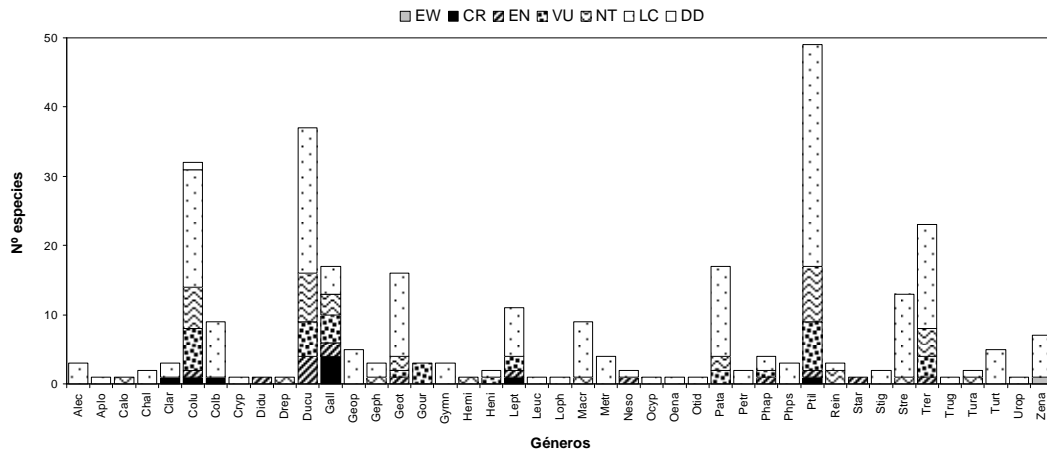


Figura 10. Número de las especies de palomas de cada género incluidas en las categorías de: Extinta en Estado Silvestre (EW), En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN), Vulnerable (VU), Casi Amenazada (NT), Preocupación Menor (LC) y Datos Insuficientes (DD) por la IUCN (2008). Abreviaciones de los géneros: Alec (*Alectroenas*), Aplo (*Aplopelia*), Calo (*Caloenas*), Chal (*Chalcophaps*), Clar (*Claravis*), Colu (*Columba*), Colb (*Columbina*), Cryp (*Cryptophaps*), Didu (*Didunculus*), Drep (*Drepanoptila*), Ducu (*Ducula*), Gall (*Gallinocolumba*), Geop (*Geopelia*), Geph (*Geophaps*), Geot (*Geotrygon*), Gour (*Goura*), Gymn (*Gymnophaps*), Hemi (*Hemiphaga*), Heni (*Henicophaps*), Lept (*Leptotila*), Leuc (*Leucosarcia*), Loph (*Lopholaimus*), Macr (*Macropygia*), Metr (*Metriopelia*), Neso (*Nesoenas*), Ocyp (*Ocyphaps*), Oena (*Oena*), Otid (*Otidiphaps*), Pata (*Patagioenas*), Petr (*Petrophassa*), Phap (*Phapitreron*), Phps (*Phaps*), Ptil (*Ptilinopus*), Rein (*Reinwardtoena*), Star (*Staroenas*), Stig (*Stigmatopelia*), Stre (*Streptopelia*), Trer (*Treron*), Trug (*Trugon*), Tura (*Turacoena*), Turt (*Turtur*), Urop (*Uropelia*), Zena (*Zenaida*).

2.4. CONCLUSIONES

Los resultados más significativos obtenidos del estudio de revisión de las Columbiformes son los siguientes:

1. Los principales núcleos de diversidad para los colúmbidos son las islas. La clasificación de los taxones de palomas según su distribución geográfica (Continente, Islas y Continente-Islas), resultó en una importante variedad de géneros (17, 40% del total), especies (167, 55%) y subespecies (356, 57%) presentes en sistemas insulares.

2. Los géneros frugívoros más importantes respecto al número de especies, son *Ptilinopus*, *Treron* y *Ducula*.

3. Las regiones con la mayor riqueza en palomas son Asia y Oceanía, mientras que Europa exhibe la representación más pobre. Los géneros endémicos se hallan fundamentalmente en el Sur y Centroamérica.

4. La frugivoría es la estrategia de alimentación adoptada por el 63% del total de las especies de colúmbidos.

5. Las palomas en islas son principalmente frugívoras (90% del total de especies insulares). Por el contrario, la granivoría es la estrategia trófica usada con mayor frecuencia por las palomas continentales (77%).

6. La mayor riqueza de palomas se encuentra en las islas y archipiélagos localizados en latitudes tropicales, y especialmente en las islas de Nueva Guinea, Molucas, Filipinas y las islas menores de la Sonda. Las variables geográficas (área, altitud máxima y origen geológico) no explicaron la actual distribución de los colúmbidos.

7. Las palomas insulares son las más grandes y pesadas. Las frugívoras son también mayores en longitud y peso respecto a las granívoras. Sin embargo, estas características corporales no parecen estar influenciadas por las dimensiones de las islas en las que habitan.

8. En la dieta de las palomas insulares se ha identificado un total de 945 especies de plantas, pertenecientes a unos 513 géneros y 142 familias. Los principales

recursos alimentarios son los frutos, aunque también consumen semillas, hojas, flores, néctar, tubérculos y raíces. Los invertebrados tales como insectos, moluscos, arácnidos, miriápodos y crustáceos, así como algunos vertebrados (pequeños reptiles y renacuajos), se han descrito como presas animales.

9. La matriz planta-paloma estuvo significativamente anidada. Las especies más generalistas interactúan tanto con plantas generalistas como con especialistas, lo que proporciona a la red una mayor robustez.

10. Los frutos más consumidos son los de Moraceae y Lauraceae. Las especies de Fabaceae son las preferidas para el consumo de hojas y flores.

11. Las especies de los géneros *Ptilinopus*, *Ducula* y *Hemiphaga* son las más generalistas. Sin embargo, estos datos también reflejan el reducido número de estudios de dieta realizados hasta el momento sobre ciertos géneros de palomas.

12. La notable capacidad de vuelo que posee la mayoría de las palomas, les permite ser importantes agentes de dispersión de semillas. Normalmente, el movimiento de las palomas es una respuesta a la distribución espacial y temporal de la disponibilidad de frutos.

13. Las adaptaciones que presenta el tracto digestivo de las palomas frugívoras reduce el daño a las semillas. Sin embargo, la separación entre palomas dispersoras y depredadoras no es absoluta, y el efecto global producido sobre las semillas debe ser estudiado.

14. Desde el Período Cuaternario hasta época reciente se han extinguido siete géneros y 32 especies. Las principales causas de extinción y disminución de las poblaciones de palomas son la fragmentación y destrucción del hábitat, la caza y la depredación por animales introducidos.

15. De las 60 especies clasificadas con la categoría "Amenazada", el 63% son frugívoras y de ellas, aproximadamente el 90% son insulares.

16. En la actualidad, se dispone de una escasa información sobre la dieta de las palomas, a pesar de la importancia de la frugivoría y la dispersión de semillas en la colonización y regeneración de las comunidades vegetales.

ARTÍCULO ORIGINAL:

PATRICIA MARRERO, KIM MCCONKEY, RAÚL PÉREZ-RIVERA & MANUEL NOGALES. The role of pigeons as frugivores and seed dispersers on islands: a biogeographical and ecological perspective. TRABAJO EN PREPARACIÓN.

2.5. APÉNDICE I. Especies de palomas frugívoras en islas consideradas en esta revisión. ^a Los números de las islas corresponden a los de la tabla 3. * Especies con poblaciones distribuidas en áreas continentales e insulares; † Subespecies extintas.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subespecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
<i>Alectroenas</i>	<i>madagascariensis</i>	Linnaeus, 1766	-		18	
	<i>pulcherrima</i>	Scopoli, 1786	-		22	
	<i>sganzini</i>	Bonaparte, 1854	2	<i>A.s.minor</i> ; <i>A.s.sganzini</i>	15, 22	Gaymer, 1967; Benson & Penny, 1971; Grubb, 1971; Frith, 1979; Wickens, 1979
<i>Chalcophaps</i>	<i>indica</i> *	Linnaeus, 1758	9	<i>C.i.indica</i> ; <i>C.i.robinsoni</i> ; <i>C.i.natalis</i> ; <i>C.i.minima</i> ; <i>C.i.maxima</i> ; <i>C.i.laugusta</i> ; <i>C.i.chrysochlora</i> ; <i>C.i.longirostris</i> ; <i>C.i.sandwichensis</i>	13, 14, 17, 24, 25, 29, 36, 38, 43, 45, 46, 49, 51, 55, 56, 57, 63	Frith, 1952; Lambert, 1989a, b; Hamann & Curio, 1999
<i>Columba</i>	<i>bollii</i>	Godman, 1872	-		3	Emmerson, 1985; Martin <i>et al.</i> , 2000
	<i>junoniae</i>	Hartert, 1916	-		3	Emmerson, 1985; Martin <i>et al.</i> , 2000
	<i>malherbii</i>	J. & E.Verreaux, 1851	-		1, 5	Christy & Clarke, 1998
	<i>pallidiceps</i>	E.P.Ramsay, 1877	-		28, 55	
	<i>palumboides</i>	Hume, 1873	-		13	
	<i>pollenii</i>	Schlegel, 1866	-		15	
	<i>pulchricollis</i> *	Blyth, 1846	-		57	
	<i>punicea</i> *	Blyth, 1842	-		34	
	<i>spsstedti</i> *	Reichenow, 1898	-		5	Christy & Clarke, 1998
	<i>thomensis</i>	Bocage, 1888	-		5	Legge, 1880; Henry, 1955; BirdLife International, 2001
	<i>torringtoni</i>	Bonaparte, 1854	-		24	Heineken, 1829; Godman, 1872; Zino & Zino, 1986; Bischoff & Zino, 1989; Oliveira & Jones, 2001; Oliveira <i>et al.</i> , 2002; Marrero <i>et al.</i> , 2003, 2004
	<i>trocaz</i>	Heineken, 1829	-		4	Medway & Marshall, 1975; Steadman, 1997; Bottin <i>et al.</i> , 2005
	<i>Cryptophaps</i>	<i>vitiensis</i>	Quoy & Gaimard, 1830	8	<i>C.v.anthraxina</i> ; <i>C.v.castaneiceps</i> ; <i>C.v.griseocularis</i> ; <i>C.v.halmahera</i> ; <i>C.v.hypochochros</i> ; <i>C.v.jeopoldi</i> ; <i>C.v.metallica</i> ; <i>C.v.vitiensis</i>	17, 28, 33, 43, 45, 46, 51, 55, 63
<i>poecilorrhoa</i>		Brüggemann, 1876	-		56	
<i>Didunculus</i>	<i>strigirostris</i>	Jardine, 1845	-		53	Ramsay, 1864; Stair, 1897; Muse & Muse, 1982; Watling, 1982; Beichle, 1987, 1991; Steadman, 1997; Steadman & Freifeld, 1999; Meehan <i>et al.</i> , 2002
	<i>holosericea</i>	Temminck, 1810	-		45	Tassin <i>et al.</i> , 2008

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subespecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
Ducula	<i>aenea</i> *	Linnaeus, 1766	16	<i>D.a.aenea</i> ; <i>D.a.andamanica</i> ; <i>D.a.consobrina</i> ; <i>D.a.fugaensis</i> ; <i>D.a.kwangtungensis</i> ; <i>D.a.intermedia</i> ; <i>D.a.nicobarica</i> ; <i>D.a.nuchalis</i> ; <i>D.a.oenothorax</i> ; <i>D.a.palawanensis</i> ; <i>D.a.pallidinucha</i> ; <i>D.a.paulina</i> ; <i>D.a.polia</i> ; <i>D.a.pusilla</i> ; <i>D.a.sulana</i> ; <i>D.a.sylvatica</i>	13, 16, 17, 24, 25, 29, 43, 51, 56	Whittaker & Jones, 1994; Whittaker & Turner, 1994; Thornton et al., 1996; Thornton et al., 2001; Parrish, 2002, Walker, 2006, 2007b
	<i>aurorae</i>	Peale, 1848	-		54, 61	Wilson, 1907, Goodwin, 1970; Bruner, 1972; Holyoak, 1974; Steadman & Freifeld, 1999
	<i>badia</i> *	Raffles, 1822	4	<i>D.b.cuprea</i> ; <i>D.b.insignis</i> ; <i>D.b.griseicapilla</i> ; <i>D.b.badia</i>	16, 20, 25, 29	Lambert, 1989a, b; Kitamura et al., 2004, 2006
	<i>bakeri</i>	Kinnear, 1928	-		63	
	<i>basilica</i>	Bonaparte, 1854	2	<i>D.b.basilica</i> ; <i>D.b.obiensis</i>	13, 16, 17, 25,	Hamann & Curio, 1999; Shanahan et al.,
	<i>bicolor</i> *	Scopoli, 1786	2	<i>D.b.bicolor</i> ; <i>D.b.constans</i>	29, 43, 46, 51, 56	2001b; Price, 2004
	<i>brenchleyi</i>	G.R.Gray, 1870	-		55	
	<i>carola</i>	Bonaparte, 1854	3	<i>D.c.carola</i> ; <i>D.c.mindanensis</i> ; <i>D.c.nigrorum</i>	51	
	<i>chalconota</i>	Salvadori, 1874	2	<i>D.c.chalconota</i> ; <i>D.c.smaragdina</i>	46	Pratt & Stiles, 1985
	<i>cineracea</i>	Temminck, 1835	-		17	
	<i>concinna</i>	Wallace, 1865	3	<i>D.c.aru</i> ; <i>D.c.concinna</i> ; <i>D.c.separata</i>	17, 43, 46, 56	
	<i>finschii</i>	E.P.Ramsay, 1882	-		28	
	<i>forsteni</i>	Bonaparte, 1854	-		43, 56	Riley & Mole, 2001; Walker, 2007b
	<i>galeata</i>	Bonaparte, 1855	-		41	Bruner, 1972; Holyoak, 1975; Ehrhardt, 1978; Steadman & Freifeld, 1999; Bianvillain & Thorsen, 2003; Villard et al., 2003
	<i>goliath</i>	G.R.Gray, 1859	-		45	Barré et al., 2003; Carpenter et al., 2003
	<i>lacemulata</i>	Temminck, 1823	3	<i>D.l.lacemulata</i> ; <i>D.l.sasakensis</i> ; <i>D.l.williami</i>	16, 17	
	<i>latrans</i>	Peale, 1848	-		33	Garrod, 1878; Guppy, 1906; Wood, 1924; Mercer, 1966; Beckon, 1980; Watling, 1982; Steadman, 1997, Steadman & Freifeld, 1999
	<i>luctuosa</i>	Temminck, 1825	-		43, 56	Walker, 2006, 2007b
	<i>melanochroa</i>	P.L.Sclater, 1878	-		28	
	<i>mindorensis</i>	Whitehead, 1896	-		51	
	<i>mullerii</i>	Temminck, 1835	2	<i>D.m.aurantia</i> ; <i>D.m.mullerii</i>	46	Frith et al., 1976

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subespecies	Islas*	Referencias sobre la dieta
Ducula						
	<i>myristicivora oceanica</i>	Scopoli, 1786 Lesson & Garnot, 1826	2 5	<i>D.m.geelvinkiana</i> ; <i>D.m.myristicivora</i> <i>D.o.monacha</i> ; <i>D.o.oceanica</i> ; <i>D.o.ratakensis</i> ; <i>D.o.terakakai</i> ; <i>D.o.townsendi</i>	43, 46 30, 42, 50	Marshall, 1949
	<i>pacifica</i>	J.F.Gmelin, 1789	2	<i>D.p.pacifica</i> ; <i>D.p.sejuncta</i>	27, 28, 33, 37, 39, 45, 46, 48, 53, 55, 58, 59, 62, 63, 64	Whitmee, 1875; Wilson, 1907; Wood, 1924; Christophersen, 1935; Yaldwyn, 1952; Bradley & Wolff, 1958; Child, 1960; Goodwin, 1970; Wodzicki & Laird, 1970; Parham, 1972; Medway & Marshall, 1975; Beckon 1980; Kinsky & Yaldwyn, 1981; Watling, 1982; Clunlie, 1984; Diamond, 1984; Rinke, 1986, 1987; Guyot & Thibault, 1987; Beichle, 1991; Franklin & Steadman, 1991; Bregulla, 1992; Steadman, 1997; Freifeld, 1999; Steadman & Freifeld, 1999; Webb et al., 1999; Powlesland et al., 2000; McConkey et al., 2004; Meehan et al., 2005
	<i>perspicillata pickeringii pinon</i>	Temminck, 1824 Cassin, 1854 Quoy & Gaimard, 1824	2 - 4	<i>D.p.neglecta</i> ; <i>D.p.perspicillata</i> <i>D.p.jobiensis</i> ; <i>D.p.pinon</i> ; <i>D.p.rubiensis</i> ; <i>D.p.salvadorii</i>	43, 46 29, 51, 56 39, 46	Riley, 2003 Diamond et al., 1999
	<i>pistrinaria</i>	Bonaparte, 1855	4	<i>D.p.postrema</i> ; <i>D.p.pistrinaria</i> ; <i>D.p.rhodinoiaema</i> ; <i>D.p.vanwyckii</i>	28, 39, 55 51	Kisokau, 1974; Schipper et al., 2001 ; Shanahan et al., 2001b Hamann & Curio, 1999
	<i>poliocephala radiata rosacea rubricera rufigaster spilorrhoa*</i>	G.R.Gray & Mitchell, 1844 Quoy & Gaimard, 1830 Temminck, 1835 Bonaparte, 1854 Quoy & Gaimard, 1830 G.R.Gray, 1858	- - 2 2 2	<i>D.r.rubricera</i> ; <i>D.r.rufigula</i> <i>D.r.rufigaster</i> ; <i>D.r.uropygialis</i> <i>D.s.subflavescens</i> ; <i>D.s.spilorrhoa</i>	56 16, 17, 43, 56 28, 55 46 28, 39, 46	Walker, 2006, 2007b Trainor, 2005 Frith et al., 1976; Brown & Hopkins, 2002 Crome, 1975a, b; Frith et al., 1976; Shapcott, 1999; Meehan et al., 2003
	<i>subflavescens whartoni zoeae</i>	Finsch, 1886 Sharpe, 1887 Lesson, 1826	- - -		46 14 39, 46	Green et al., 1999 Frith et al., 1976; Brown & Hopkins, 2002
Goura						
	<i>cristata scheepmakeri victoria</i>	Pallas, 1764 Finsch, 1876 Fraser, 1844	- 2 2	<i>G.s.scheepmakeri</i> ; <i>G.s.sclaterii</i> <i>G.v.beccarii</i> ; <i>G.v.victoria</i>	46 46 46	

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subspecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
Gymnophaps						
	<i>albertsii</i>	Salvadori, 1874	2	<i>G.a.albertsii</i> ; <i>G.a.exsul</i>	28, 43, 46	Pratt & Stiles, 1985; Diamond et al., 1999; Brown & Hopkins, 2002
	<i>mada solomonensis</i>	Hartert, 1899 Mayr, 1931	2 -	<i>G.m.mada</i> ; <i>G.m.stalkeri</i>	43 55	
Hemiphaga						
	<i>novaeaeelandiae</i>	J.F.Gmelin, 1789	3	<i>H.n.chathamensis</i> ; <i>H.n.novaeaeelandiae</i> ; <i>H.n.spaldicea</i> †	31, 47	Beveridge, 1964; McEwen, 1978; Morris, 1979; Bettesworth, 1981; Clout et al., 1988; Clout & Hay, 1989; Allen & Lee, 1992; Baker, 1992, 1999, 2001; Clout & Tilley, 1992; Burrows, 1994, 1996; Pearson & Climo, 1993; O'Donnell & Dilks, 1994; Powlesland et al., 1994, 1995, 1997; Powlesland & Willans, 1997; Thorsen et al., 2004; Kereru Discovery Project, 2006; Wotton & Ladley, 2008
Henicophaps						
	<i>albifrons foersteri</i>	G.R.Gray, 1862 Rothschild & Hartert, 1906	2 -	<i>H.a.albifrons</i> ; <i>H.a.schelgeli</i>	46 28	
Macropygia						
	<i>amboinensis</i>	Linnaeus, 1766	17	<i>M.a.albicapilla</i> ; <i>M.a.albiceps</i> ; <i>M.a.amboinensis</i> ; <i>M.a.atrata</i> ; <i>M.a.ballim</i> ; <i>M.a.carteretia</i> ; <i>M.a.cinereiceps</i> ; <i>M.a.cinctata</i> ; <i>M.a.doreya</i> ; <i>M.a.griseinucha</i> ; <i>M.a.kerstingi</i> ; <i>M.a.kevynsis</i> ; <i>M.a.huskeri</i> ; <i>M.a.maforensis</i> ; <i>M.a.meekei</i> ; <i>M.a.sanghirensis</i> ; <i>M.a.sedecima</i> <i>M.e.borneensis</i> ; <i>M.e.cinnamomea</i> ; <i>M.e.elassa</i> ; <i>M.e.emiliana</i> ; <i>M.e.hypoperca</i> ; <i>M.e.megala</i> ; <i>M.e.modiglianii</i> <i>M.m.rossi</i> ; <i>M.m.mackinlayi</i>	28, 43, 46, 56	Crome, 1975a; Innis, 1989; Diamond et al., 1999; Hamann & Curio, 1999; Shanahan et al., 2001b, Walker, 2006, 2007b
	<i>emiliana</i>	Bonaparte, 1855	7	<i>M.e.borneensis</i> ; <i>M.e.cinnamomea</i> ; <i>M.e.elassa</i> ; <i>M.e.emiliana</i> ; <i>M.e.hypoperca</i> ; <i>M.e.megala</i> ; <i>M.e.modiglianii</i>	16, 17, 25, 29	
	<i>mackinlayi</i>	E.P.Ramsay, 1878	2	<i>M.m.rossi</i> ; <i>M.m.mackinlayi</i>	28, 55, 63	Schipper et al., 2001; Shanahan et al., 2001b
	<i>magna</i>	Wallace, 1864	4	<i>M.m.longa</i> ; <i>M.m.macassarensis</i> ; <i>M.m.magna</i> ; <i>M.m.timorloensis</i>	17, 56	
	<i>nigrirostris rufipennis</i>	Salvadori, 1875 Blyth, 1846	2 2	<i>M.n.major</i> ; <i>M.n.nigrirostris</i> <i>M.r.andamanica</i> ; <i>M.r.rufipennis</i>	28, 46 13	
Nesoenas						
	<i>mayeri</i>	Prévost, 1843	-		19	Olesen et al., 2002

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subespecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
Patagioenas						
	<i>caribaea</i>	Jacquin, 1784	-		10	Cruz, 1981
	<i>cayennensis</i> *	Bonnaterre, 1792	6	<i>P.c.palidicrissa</i> ; <i>P.c.cayennensis</i> ; <i>P.c.tobagensis</i> ; <i>P.c.andersoni</i> ; <i>P.c.sylvestris</i> ; <i>P.c.occidentalis</i>	11	
	<i>corensis</i> *	Jacquin, 1784	-		11	Silvius, 1995
	<i>fasciata</i> *	Say, 1823	4	<i>P.f.fasciata</i> ; <i>P.f.vioscae</i> ; <i>P.f.letonai</i> ; <i>P.f.parva</i>	11	Neff, 1947; Wheelwright et al., 1984
	<i>flavivrostris</i> *	Wagler, 1831	4	<i>P.f.flavivrostris</i> ; <i>P.f.madrensis</i> ; <i>P.f.restricta</i> ; <i>P.f.minima</i>	60	Wheelwright et al., 1984
	<i>inornata</i>	Vigors, 1827	3	<i>C.i.exigua</i> ; <i>C.i.inornata</i> ; <i>C.i.wetmorei</i>	7, 9, 10, 12	Strong & Johnson, 2001
	<i>leucocephala</i>	Linnaeus, 1758	-		6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	Wetmore, 1916; Seaman, 1959; Cruz, 1981; Bancroft & Bowman, 1994; Bancroft et al., 2000; Strong & Johnson, 2001
	<i>speciosa</i> *	J.F.Gmelin, 1789	-		11	Wetmore, 1916; Rivera-Milián, 1992, 1995
	<i>squamosa</i>	Bonnaterre, 1789	-		7, 9, 11, 12	
Phapitreron						
	<i>amethystinus</i>	Bonaparte, 1855	4	<i>P.a.amethystina</i> ; <i>P.a.imeldae</i> ; <i>P.a.frontalisi</i> ; <i>P.a.maculipectus</i>	51	
	<i>brunneiceps</i>	Bourne & Worcester, 1894	-		51	
	<i>cinereiceps</i>	Bourne & Worcester, 1894	-		51	
	<i>leucotis</i>	Temminck, 1823	4	<i>P.l.brevirostris</i> ; <i>P.l.leucotis</i> ; <i>P.l.nigrorum</i> ; <i>P.l.occipitalis</i>	51	Hamann & Curio, 1999
Ptilinopus						
	<i>arcanus</i>	Ripley & Rabor, 1955	-		51	
	<i>aurantifrons</i>	G.R.Gray, 1858	-		43, 46	Frith et al., 1976
	<i>bernsteyni</i>	Schlegel, 1863	2	<i>P.b.bernsteyni</i> ; <i>P.b.micrus</i>	43	
	<i>chalcurus</i>	G.R.Gray, 1859	-		61	
	<i>cinctus</i>	Temminck, 1810	5	<i>P.c.albocinctus</i> ; <i>P.c.everetti</i> ; <i>P.c.cinctus</i> ; <i>P.c.lettensis</i> ; <i>P.c.ottonis</i>	17	
	<i>coralensis</i>	Peale, 1848	-		61	
	<i>coronulatus</i>	G.R.Gray, 1858	5	<i>P.c.coronulatus</i> ; <i>P.c.geminus</i> ; <i>P.c.huonensis</i> ; <i>P.c.quadrifigeminus</i> ; <i>P.c.trigeminus</i>	43, 46	Frith et al., 1976
	<i>dohertyi</i>	Rothschild, 1896	-		17	
	<i>dupetthouarsii</i>	Neboux, 1840	2	<i>P.d.dupetthouarsii</i> ; <i>P.d.viridior</i>	41	
	<i>eugeniae</i>	Gould, 1856	-		55	
	<i>fischeri</i>	Brüggemann, 1876	3	<i>P.f.fischeri</i> ; <i>P.f.centralis</i> ; <i>P.f.meridionalis</i>	56	
	<i>granulifrons</i>	Hartert, 1898	-		43	Medway & Marshall, 1975; Compton & McCormack, 1999
	<i>greyi</i>	Bonaparte, 1857	-		45, 55, 63	

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subspecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
Ptilinopus						
	<i>huttoni</i>	Finsch, 1874	-		52	
	<i>hyogastrus</i>	Temminck, 1824	-		43	
	<i>insolitus</i>	Schlegel, 1863	2	<i>P.i.inferior</i> ; <i>P.i.insolitus</i>	28	Shanahan et al., 2001b
	<i>insularis</i>	North, 1908	-		35	Graves, 1992; Brooke & Jones, 1995
	<i>iozonus</i>	G.R.Gray, 1858	5	<i>P.i.finschi</i> ; <i>P.i.humeralis</i> ; <i>P.i.iozonus</i> ; <i>P.i.jobiensis</i> ; <i>P.i.pseudohumeralis</i>	43, 46	Frith et al., 1976; Shanahan et al., 2001b
	<i>jambu*</i>	J.F.Gmelin, 1789	-		16, 25, 29	Lambert, 1989a, b
	<i>layardi</i>	Elliott, 1878	-		33	Beckon, 1982
	<i>leclancheri</i>	Bonaparte, 1855	4	<i>P.l.gironieri</i> ; <i>P.l.leclancheri</i> ; <i>P.l.longialis</i> ; <i>P.l.taiwanus</i>	51, 57	
	<i>luteovirens</i>	Hombroon & Jacquinot, 1841	-		33	
	<i>magnificus*</i>	Temminck, 1821	7	<i>P.m.puella</i> ; <i>P.m.interposita</i> ; <i>P.m.septentrionalis</i> ; <i>P.m.pollura</i> ; <i>P.m.assimilis</i> ; <i>P.m.keri</i> ; <i>P.m.magnificus</i>	46	Frith, 1952, Crome, 1975a; Frith et al., 1976, Innis, 1989; Date et al., 1991
	<i>marchei</i>	Ouatalet, 1880	-		51	
	<i>melanospilus</i>	Salvadori, 1875	6	<i>P.m.banguayensis</i> ; <i>P.m.chrysostrhoa</i> ; <i>P.m.massoptera</i> ; <i>P.m.melanoauchen</i> ; <i>P.m.melanospila</i> ; <i>P.m.xanthorrhoea</i> <i>P.m.faustinoi</i> ; <i>P.m.merrilli</i>	16, 17, 43, 51, 56	Thornton et al., 1993; Whittaker & Jones, 1994; Parrish, 2002; Walker, 2006, 2007b
	<i>merrilli</i>	McGregor, 1916	2		51	
	<i>monacha</i>	Temminck, 1824	-		43	
	<i>naina</i>	Temminck, 1835	2	<i>P.n.minimus</i> ; <i>P.n.nanus</i>	46	Frith et al., 1976
	<i>occipitalis</i>	G.R.Gray & Mitchell, 1844	2	<i>P.o.incognitus</i> ; <i>P.o.occipitalis</i>	51	Hamann & Curio, 1999
	<i>ornatus</i>	Schlegel, 1873	2	<i>P.o.gestroii</i> ; <i>P.o.ornatus</i>	46	Frith et al., 1976
	<i>pelewensis</i>	Hartlaub & Finsch, 1868	-		50	
	<i>perlatus</i>	Temminck, 1835	3	<i>P.p.perlatus</i> ; <i>P.p.plumbicollis</i> ; <i>P.p.zonurus</i>	43, 46	Frith et al., 1976
	<i>perousii</i>	Peale, 1848	2	<i>P.p.perousii</i> ; <i>P.p.mariae</i>	33, 53, 59	Rinke, 1991; Webb et al., 1999
	<i>porphyraceus</i>	Temminck, 1821	6	<i>P.p.fasciatus</i> ; <i>P.p.graeffei</i> ; <i>P.p.hernsheimi</i> ; <i>P.p.marshallianus</i> ; <i>P.p.ponapensis</i> ; <i>P.p.porphyraceus</i>	30, 33, 53, 59, 64	Beichle, 1991; Rinke, 1991; Freifeld, 1999; Webb et al., 1999
	<i>porphyreus</i>	Temminck, 1823	-		16, 17, 25	
	<i>pulchellus</i>	Temminck, 1835	2	<i>P.p.decorus</i> ; <i>P.p.pulchellus</i>	46	Frith et al., 1976
	<i>purpuratus</i>	J.F.Gmelin, 1789	3	<i>P.p.chrysoyaster</i> ; <i>P.p.frater</i> ; <i>P.p.purpuratus</i>	54	
	<i>rarotongensis</i>	Hartlaub & Finsch, 1871	2	<i>P.r.goodwini</i> ; <i>P.r.rarotongensis</i>	32	Franklin & Steadman, 1991; Steadman, 1997
	<i>regina*</i>	Swainson, 1825	5	<i>P.r.flavicollis</i> ; <i>P.r.roseipileum</i> ; <i>P.r.xanthogaster</i> ; <i>P.r.ewingii</i> ; <i>P.r.regina</i>	17, 43	Frith, 1952; Crome, 1975a, Innis, 1989; Date et al., 1991; Price, 2004
	<i>richardsii</i>	E.P.Ramsay, 1882	2	<i>P.r.cyanopterus</i> ; <i>P.r.richardsii</i>	55	
	<i>rivoli</i>	Prévost, 1843	5	<i>P.r.bellus</i> ; <i>P.r.miquellii</i> ; <i>P.r.prasinorhous</i> ; <i>P.r.rivoli</i> ; <i>P.r.strophium</i>	28, 39, 43, 46	Pratt & Stiles, 1985

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subespecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
Ptilinopus	<i>roseicapilla solomonensis</i>	Lesson, 1831 G.R.Gray, 1870	- 9	<i>P.s.ambiguus</i> ; <i>P.s.bistictus</i> ; <i>P.s.johannis</i> ; <i>P.s.meyeri</i> ; <i>P.s.neumannii</i> ; <i>P.s.ocularis</i> ; <i>P.s.solomonensis</i> ;	40 28, 46, 55	Schipper <i>et al.</i> , 2001 ; Shanahan <i>et al.</i> , 2001b
	<i>subularis</i>	A.B.Meyer & Wigginsworth, 1896	3	<i>P.s.speciosus</i> ; <i>P.s.vulcanorum</i> <i>P.s.epia</i> ; <i>P.s.mangolensis</i> ; <i>P.s.subularis</i>	43, 56	Walker, 2006, 2007b
	<i>superbus*</i>	Temminck, 1810	2	<i>P.s.temminckii</i> ; <i>P.s.superbus</i>	28, 43, 46, 55, 56	Crome, 1975a; Frith <i>et al.</i> , 1976; Pratt & Stiles, 1985; Walker, 2007b
	<i>tannensis</i>	Latham, 1790	-	<i>P.v.aureus</i> ; <i>P.v.victor</i>	63	
	<i>victor</i>	Gould, 1872	2	<i>P.v.geelvinkiana</i> ; <i>P.v.lewisii</i> ;	33	
	<i>viridis</i>	Linnaeus, 1766	7	<i>P.v.pectoralis</i> ; <i>P.v.pseudogeelvinkiana</i> ; <i>P.v.salvadorii</i> ; <i>P.v.vicinus</i> ; <i>P.v.viridis</i>	43, 46, 55	
	<i>wallacii</i>	G.R.Gray, 1859	-		43, 46	
	<i>browni</i>	P.L.Sclater, 1877	-		28	
	<i>crassirostris</i>	Gould, 1856	-		46, 55	
	<i>reinwardtsi</i>	Temminck, 1824	3	<i>R.r.brevis</i> ; <i>R.r.griseotincta</i> ; <i>R.r.reinwardtii</i>	43, 46	
Treron	<i>australis</i>	Linnaeus, 1771	3	<i>T.a.australis</i> ; <i>T.a.griveaudi</i> ; <i>T.a.xenia</i>	15, 18	Breitwisch, 1983; Dowssett-Lemaire, 1988; Prance & White, 1988; Voysey <i>et al.</i> , 1999 Balasubramanian, 1996
	<i>bicinctus*</i>	Jerdon, 1840	4	<i>T.b.leggei</i> ; <i>T.b.bicincta</i> ; <i>T.b.domvillii</i> ; <i>T.b.javana</i>	17, 16, 24, 34	
	<i>calvus*</i>	Temminck, 1808	18	<i>T.c.nudirostris</i> ; <i>T.c.sharpeli</i> ; <i>T.c.calva</i> ; <i>T.c.virescens</i> ; <i>T.c.poensis</i> ; <i>T.c.ueliensis</i> ; <i>T.c.brevicera</i> ; <i>T.c.salvadori</i> ; <i>T.c.granviki</i> ; <i>T.c.wakefieldii</i> ; <i>T.c.granti</i> ; <i>T.c.orientalis</i> ; <i>T.c.schalowi</i> ; <i>T.c.chobensis</i> ; <i>T.c.ansorgei</i> ; <i>T.c.vylleri</i> ; <i>T.c.damarensis</i> ; <i>T.c.delalandii</i>	2, 5, 26	Crawshay, 1902; Curtis <i>et al.</i> 2005; Furuichi, 2006
	<i>capeller*</i>	Temminck, 1823	2	<i>T.c.magnirostris</i> ; <i>T.c.capellei</i>	16, 25, 29	Lambert 1989a, b
	<i>curvirostra*</i>	J.F.Gmelin, 1789	7	<i>T.c.nipalensis</i> ; <i>T.c.hainana</i> ; <i>T.c.curvirostra</i> ; <i>T.c.hypothapsina</i> ; <i>T.c.smicra</i> ; <i>T.c.pegai</i> ; <i>T.c.haliploa</i>	25, 29, 34, 51	Lambert 1989a, b
	<i>floris</i>	Wallace, 1864	-		17	

2.5. APÉNDICE I. Continuación.

Género	Especie	Autoría	Nº subespecies	Subespecies	Islas ^a	Referencias sobre la dieta
<i>Treeron</i>						
	<i>formosae</i>	Swinhoe, 1863	4	<i>T.f.filipina</i> ; <i>T.f.formosae</i> ; <i>T.f.madroximius</i> ; <i>T.f.permagna</i>	36, 51, 57	
	<i>fulvicollis</i> *	Wagler, 1827	4	<i>T.f.fulvicollis</i> ; <i>T.f.melopenyus</i> ; <i>T.f.oberholseri</i> ; <i>T.f.baramensis</i>	25, 29, 44	Lambert 1989a, b
	<i>griseicauda</i>	G.R.Gray, 1856	4	<i>T.g.griseicauda</i> ; <i>T.g.sangiirensis</i> ; <i>T.g.vordermani</i> ; <i>T.g.wallacei</i>	16, 17, 43, 56	Walker, 2006, 2007b
	<i>olax</i> *	Temminck, 1823	-		16, 25, 29	Lambert 1989a, b
	<i>oxyurus</i>	Temminck, 1823	-		16, 25	
	<i>pembaensis</i>	Pakenham, 1940	-		21	Catry et al., 2000
	<i>phoenicopterus</i> *	Latham, 1790	5	<i>T.p.phoenicoptera</i> ; <i>T.p.chlorigaster</i> ; <i>T.p.phillipsi</i> ; <i>T.p.viridifrons</i> ;	24	
	<i>pompadora</i> *	J.F.Gmelin, 1789	10	<i>T.p.annamensis</i> <i>T.p.pompadora</i> ; <i>T.p.chloroptera</i> ; <i>T.p.phayrei</i> ; <i>T.p.amadoni</i> ; <i>T.p.axillaris</i> ; <i>T.p.canescens</i> ; <i>T.p.everetti</i> ; <i>T.p.aromatica</i> ; <i>T.p.affinis</i> ; <i>T.p.conoveri</i>	13, 17, 24, 43, 51	
	<i>psittaceus</i>	Temminck, 1808	-		17	Trainor, 2005
	<i>sanctithomae</i>	J.F.Gmelin, 1789	-		5	
	<i>sieboldii</i> *	Temminck, 1835	3	<i>T.s.sieboldii</i> ; <i>T.s.fopingensis</i> ; <i>T.s.murielae</i>	36, 57	
	<i>sphenurus</i> *	Vigors, 1832	6	<i>T.s.sphenura</i> ; <i>T.s.robinsoni</i> ; <i>T.s.korthalsi</i> ; <i>T.s.yunnanensis</i> ; <i>T.s.delacouri</i> ; <i>T.s.ettorques</i>	16, 17, 25	
	<i>teysmannii</i>	Schlegel, 1879	-		17	
	<i>vernans</i> *	Linnaeus, 1771	5	<i>T.v.vernans</i> ; <i>T.v.karimunjensis</i> ; <i>T.v.kangeana</i> ; <i>T.v.miza</i> ; <i>T.v.adina</i>	16, 17, 25, 29, 44, 51, 56	Whittaker & Jones, 1994; Peh & Chong, 2003; Walker, 2007b
	<i>waalia</i>	F.A.A. Meyer, 1793	-		23	
<i>Turacoena</i>						
	<i>manadensis</i>	Quoy & Gaimard, 1830	-		43, 56	Walker, 2006, 2007b

SEGUNDA PARTE

METODOLOGÍA

CAPÍTULO 3

IDENTIFICACIÓN MOLECULAR DE LOS EXCREMENTOS DE LAS PALOMAS ENDÉMICAS DE LAS ISLAS CANARIAS

3.1. INTRODUCCIÓN

Las muestras fecales constituyen un recurso importante para analizar la dieta y distribución de los animales. Sin embargo, es fundamental conocer las características de los excrementos de la especie en estudio. Esta tarea resulta más compleja cuando se trata de especies congénicas que habitan en simpatria y sus excrementos no pueden ser distinguidos morfológicamente, como es el caso de las dos especies de palomas endémicas de Canarias (Paloma Turqué *Columba bollii* y Paloma Rabiche *C. junoniae*). La aplicación de métodos moleculares para el análisis del ADN fecal puede ser una herramienta útil para una correcta identificación de los excrementos. En este contexto, esta técnica ha sido empleada en el estudio de mamíferos (ej. Farrell *et al.*, 2000; Palomares *et al.*, 2002), pero hasta lo que conocemos, el presente trabajo la usa por vez primera en aves.

El objetivo principal de este estudio es la identificación molecular de las muestras fecales de las dos especies simpátricas del género *Columba*, y endémicas del archipiélago canario. En primer lugar, es necesario conocer las secuencias de la Región Control (RC) del ADNmt de las dos palomas, y analizar los polimorfismos intra e interespecíficos. A partir de estos resultados, el ADN fecal sería identificado a nivel de especie, mediante la aplicación de un test RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) sobre un fragmento de ADN de pequeño tamaño. Este análisis es más económico y rápido que la secuenciación de los productos obtenidos en la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR), especialmente cuando el tamaño muestral (número de excrementos) es alto (Paxinos *et al.*, 1997; Hansen & Jacobsen, 1999).

3.2. MÉTODOS

Inicialmente, se extrajo el ADN procedente del tejido muscular de un individuo de cada especie, mediante el protocolo de la proteinasa K fenol-cloroformo (Gilbert *et al.*, 2004). Los ejemplares fueron cedidos por el Museo de la Naturaleza y el Hombre de Santa Cruz de Tenerife. La amplificación de las secuencias completas de la Región Control (RC) y sus regiones flanqueantes (ARnt-Glu y ARnt-Phe) se realizó usando el sistema de PCR Long Expand (Boehringer Mannheim, Germany) y cebadores o "primers" muy conservados (ND6, 5'-CCCAAAAAAGCACAAAATAAGTCAT-3'; CL4, 5'-CTTGGCATCTTCAGTGCCATGCT-3'), diseñados a partir del alineamiento, con el programa Clustal W (Thompson *et al.*, 1994), de las secuencias de aves disponibles en el GenBank. Las condiciones de PCR fueron 35 ciclos de 45 s a

94°C, 45 s a 60°C y 2 min a 72°C. La longitud de las secuencias obtenidas fueron de 1.902 pares de bases (pb) para *C. bollii* y 1.896 pb para *C. junoniae*. Estas secuencias fueron depositadas en el GenBank con los números de Acceso: DQ229348 (*C. bollii*) y DQ229349 (*C. junoniae*) (Apéndice II).

La diversidad genética de las poblaciones de palomas fue determinada a través del estudio de los dominios I y II de la RC, los cuales contienen las principales mutaciones que definen la diversidad haplotípica entre especies e individuos (Brown *et al.*, 1986; Hernández *et al.*, 1999). Para ello, se utilizó el ADN extraído de las plumas mudadas de la cola de diferentes individuos de cada especie (Gilbert *et al.*, 2004), que habían sido colectadas durante los trabajos de campo realizados en la isla de La Palma. Estas plumas son fácilmente identificadas a nivel específico porque las dos palomas tienen un patrón de coloración diferente: la Paloma Turqué tiene una cola de color gris oscuro con una banda subterminal gris pálida, mientras que la Paloma Rabiche tiene una cola gris con una banda terminal blanquecina. Los primers utilizados para el estudio de la variación genética en los dominios I y II de la RC fueron: CR3F, 5'-CCCCCTGCACTTGTGCCTA-3'; CR2R, 5'-CGATCACGGACTGAAATGGTG-3', con las siguientes condiciones de PCR: 35 ciclos de 15 s a 94°C, 30 s a 58°C y 30 s a 72°C. El fragmento obtenido para *C. bollii* fue de 637 pb y para *C. junoniae* de 638 pb.

El ADN de las aves presentes en los excrementos aparece frecuentemente fragmentado y en baja concentración, siendo recomendable la amplificación de fragmentos cortos (100-300 pb) (Eggert *et al.*, 2005). Por tanto, una vez analizada la variación inter- e intraespecífica en las secuencias anteriores (637-8 pb), se diseñaron primers internos para la obtención de secuencias de 196 pb para *C. bollii* y 197 pb para *C. junoniae* (RA3, 5'-AAACCAGCAACTCGACGCGAGA-3'; CR2R) con las condiciones de 35 ciclos de 10 s a 94°C, 15 s a 58°C y 15 s a 72°C. El ADN fecal fue extraído usando tiocianato de guanidina (GuSCN), un fuerte agente caotrópico usado con frecuencia para la desnaturalización de las proteínas (Boom *et al.*, 1990). No obstante, el principal problema que detectamos en la amplificación del ADN fecal no fue la cantidad de ADN, sino la inhibición de la *Taq* polimerasa. Las palomas endémicas de la Macaronesia son especies frugívoras, que consumen frutos y hojas según variaciones temporales y espaciales en la disponibilidad de los recursos (Martín *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2002; Marrero *et al.*, 2004). Por tanto, sus excrementos podrían contener inhibidores vegetales en cantidades suficientes como para limitar las reacciones de PCR (Khanuja *et al.*, 1999). Para reducir este efecto, durante el proceso de extracción del ADN se añadieron partículas de sílica y se realizaron lavados sucesivos con disolventes orgánicos como la acetona y el cloroformo. Si el problema persistía, se diluyeron

los extractos de ADN y se aumentó la cantidad de *Taq* polimerasa y/o albúmina sérica bovina (BSA) en las reacciones de PCR (Eggert *et al.*, 2005).

Finalmente, la descripción detallada de la dieta de las dos especies de palomas requiere la colección e identificación molecular de un número considerable de muestras fecales. Por ello, para ahorrar en tiempo y en costes de secuenciación, se utilizó la técnica de RFLP sobre los fragmentos cortos. La enzima de restricción *HaeIII* (5'-GG/CC-3'), proporcionó un modelo de corte adecuado para la identificación de las secuencias de forma clara (Gene Runner 3.05, Hastings Software, Inc.). La secuencia de *C. bollii* tiene dos dianas para *HaeIII* y la de *C. junoniae* tiene una (Figura 11).

Columba bollii	AAACCAGCAACTCGACGCGAGAAGTATCCATCACGACTAG	(40)
Columba junoniae	
Columba bollii	CTTCAGGCCCATTCCTTTCCCCCTACACCCTAGCAGACTT	(80)
Columba junoniaeA.....	
	<i>Hae III</i>	
Columba bollii	GCTCTTTTGCGCCTCTGGTTCCTATGTCAGGGCCATAAGC	(120)
Columba junoniaeCG.....AA.....C.....	
	<i>Hae III</i>	
Columba bollii	TTGCCAAATCCCAT-GACCTCGCTCTTCACAGATACATCT	(160)
Columba junoniae	·GTTG·C·T·CA·T·C·.....	
Columba bollii	GGTCGGGGTCATACCTCACCATTTTCAGTCCGTGATCG	(197)
Columba junoniaeT.....	

Figura 11. Fragmentos de 196-7 pb de la RC del ADNmt de la Paloma Turqué *Columba bollii* y la Paloma Rabiche *C. junoniae*. Los lugares de corte de la enzima *HaeIII* (5'-GG/CC-3') se muestran con un subrayado. Los puntos indican la misma base que la línea superior y un guión indica una inserción-delección ("indel").

Las muestras de excrementos recientes se colectaron en las mismas áreas en las que fueron recogidas las plumas mudadas (el bosque de laurisilva de Los Tiles, en la isla de La Palma). Para reducir el posible efecto de la pseudo-replicación, los transectos y áreas de bebederos y posaderos de las palomas fueron muestreados una vez en cada estación del año. Además, como controles positivos en los experimentos, se utilizaron muestras de excrementos y plumas procedentes de tres individuos de Turqué y cinco de Rabiche mantenidos temporalmente en cautividad en centros de rehabilitación de la fauna silvestre de La Palma y Gran Canaria. La ausencia de contaminación se evaluó mediante controles negativos. Los productos digeridos con la enzima HaeIII se visualizaron en gel de acrilamida (10%) y tinción con Bromuro de etidio.

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El ADN extraído de un total de 152 plumas (110 de *C. bollii* y 42 de *C. junoniae*) fue utilizado para el estudio de la variación genética en las poblaciones de palomas del bosque de Los Tiles (La Palma). La diversidad nucleotídica interespecífica obtenida a partir de las secuencias de 637-638 pb fue de $0,16 \pm 0,07$ (Rozas *et al.*, 2003), mientras que la diversidad intraespecífica fue similar en ambas especies ($0,002 \pm 0,001$). Tres haplotipos diferentes fueron detectados para cada especie (Tabla 7).

Tabla 7. Variación intraespecífica de las secuencias de 637-8 pb de la RC (dominios I y II) amplificadas con los primers CR3F/CR2R (secuencias descritas en el texto) para la Paloma Turqué *Columba bollii* y la Paloma Rabiche *C. junoniae* en la isla de La Palma.

Haplotipo	<i>Columba bollii</i>					<i>Columba junoniae</i>					
	Localización					Localización					
	2	3	4	4	-	1	2	4	4	4	-
	2	8	4	6	-	9	3	2	3	8	-
	6	3	7	4	-	1	5	6	5	3	-
I	A	A	C	T	24	A	G	C	A	A	33
II	G	.	.	.	44	G	.	T	.	G	8
III	.	G	.	.	42	.	A	.	G	G	1
Total	110					42					

El análisis RFLP en el que los productos de PCR de 196-7 pb fueron cortados con la enzima *HaeIII*, mostró dos patrones de corte diferentes para las dos especies de palomas. La secuencia de *C. bollii*, con dos dianas para la enzima de restricción, dio lugar a tres fragmentos de 47, 65 y 84 pb respectivamente, y la secuencia de *C. junoniae*, con una sola diana proporcionó dos fragmentos de 47 y 150 pb (Figura 12). De las 28 muestras fecales analizadas, el 70% fueron identificadas como excrementos de *C. bollii* y el 30% de *C. junoniae*. Este resultado fue similar al obtenido para las plumas (72,4% de *C. bollii* y 27,6% de *C. junoniae*, $G_1 = 0,01$; $p = 0,91$).

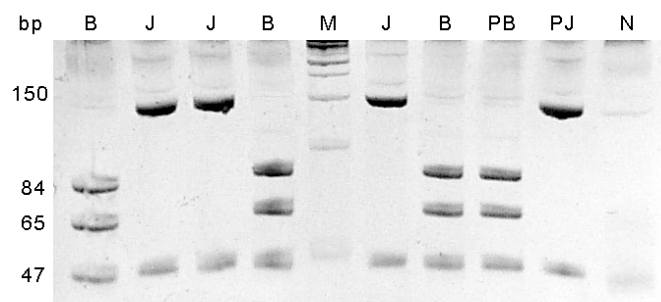


Figura 12. Productos de PCR de 196-7 pb amplificados con los primers RA3/CR2R (secuencias descritas en el texto) y digeridos con la enzima *HaeIII*. Tres fragmentos de restricción (47, 65 y 84 pb) fueron obtenidos para la Paloma Turqué (B) y dos (47 y 150 pb) para la Paloma Rabiche (J). M, marcador de ADN de 50 pb; PB y PJ, controles positivos de muestras conocidas de ADN fecal de Turqué y Rabiche, respectivamente; N, control negativo.

La aplicación de esta metodología, basada en el uso de muestras no invasivas, podría ser fundamental para futuros estudios sobre las palomas, en el ámbito del rango de distribución, la identificación de hábitats potenciales, el análisis de la dieta y estudios de la variabilidad genética. Además, es un método que puede ser empleado en un contexto más amplio, con otras especies de vertebrados.

ARTÍCULO ORIGINAL:

PATRICIA MARRERO, VICENTE M. CABRERA, DAVID P. PADILLA & MANUEL NOGALES. Molecular identification of two threatened pigeon species (Columbidae) using faecal samples. *IBIS* (2008), 150: 820-823.

3.4. APÉNDICE II

(a) Secuencias completas del ARNt-Glu, Región Control y ARNt-Phe del ADN mitocondrial de la Paloma Turqué (*Columba bollii*).

GenBank: DQ229348.1

Columba bollii isolate CB1 tRNA-Glu gene, D-loop, and tRNA-Phe gene, complete sequence; mitochondrial

Features	Sequence
LOCUS	DQ229348 1902 bp DNA linear VRT 30-NOV-2008
DEFINITION	Columba bollii isolate CB1 tRNA-Glu gene, D-loop, and tRNA-Phe gene, complete sequence; mitochondrial.
ACCESSION	DQ229348
VERSION	DQ229348.1 GI:156519340
KEYWORDS	.
SOURCE	mitochondrion Columba bollii (Bolle's pigeon)
ORGANISM	Columba bollii Eukaryota; Metazoa; Chordata; Craniata; Vertebrata; Euteleostomi; Archosauria; Dinosauria; Saurischia; Theropoda; Coelurosauria; Aves; Neognathae; Columbiformes; Columbidae; Columba.
REFERENCE	1 (bases 1 to 1902)
AUTHORS	Marrero,P., Cabrera,V.M. and Nogales,M.
TITLE	Identification of two sympatric endemic Columbidae species by feces DNA extraction to perform ecological studies in the relict laurel forest of the Canary Islands
JOURNAL	Unpublished
REFERENCE	2 (bases 1 to 1902)
AUTHORS	Marrero,P., Cabrera,V.M. and Nogales,M.
TITLE	Direct Submission
JOURNAL	Submitted (03-OCT-2005) Island Ecology and Evolution Research Group (IPNA) and Genetics Department (ULL), IPNA, Consejo Superior de Investigaciones Científicas and University of La Laguna, Astrofísico Francisco Sanchez, La Laguna, Santa Cruz de Tenerife 38206, Spain
FEATURES	Location/Qualifiers
Source	1..1902 /organism = "Columba bollii" /organelle = "mitochondrion" /mol_type = "genomic DNA" /isolate = "CB1" /db_xref = "taxon:286717" /dev_stage = "adult" /country = "Spain: Canary Islands"
tRNA	1..69 /product = "tRNA-Glu"
D-loop	70..1834
repeat_region	1413..1734 /rpt_type = tandem /rpt_unit_range = 1413..1479
misc_feature	1713..1734
repeat_region	/note = "incomplete repeat unit" 1756..1831

```

/rpt_type = tandem
/rpt_unit_range = 1756..1759
tRNA      1835..1902
/product = "tRNA-Phe"

```

ORIGIN

```

1 agtttctgct tggcttttct ccaggactgc ggctgaaaa accgccgttg taatctcaac
61 tacaaaaact aacgaaaaac ataggacaca atgcaggagg ccccccccc ctaccccccc
121 ctaccccccc taccocctg cacttgtgtc ctatgtacta cagtgcacg atttatttac
181 catattcatg accccatac gtattaaaa ccacatgtag ttagtcaca tgaaccataa
241 acatgtacc aggcataatta tctatttcca ggttacatac ccacataatc ctcaaacgat
301 ccattaatat atccatgtat taaggcatat atgtagacga gcaacaacct ccaggccaca
361 ttctccgtcc agaggactag aacttaatga tatctaagac ataccaaaat atttctcgt
421 actaaacca taaaccgtta acttgtgcat acaccaacc tccacacgga agtgcctaata
481 tacacactat gcttggcgta gtccataaca tgagatatct cctgaagtac ataaagcagg
541 gaccagggtta ttattgatc ttacacctca cgtgaaacca gcaactcgac gcgagaagta
601 tccatcacga ctagcttcag gccatttct tccccctaca ccctagcacg acttgctctt
661 ttgcgcctct ggttcctatg tcagggccat aagcttgcca aatcccataa cctcgcctct
721 cacagataca tctggtcggg gtcatactc accatttcag tccgtgatcg cggcatttcc
781 ccgaccttgg cgccttgggt ttttttctc tctctctccc gcagctcgcc cctcaagtgc
841 ggcggtgtaa ttggtttata ttctgcacct aaattatgcg tgaccaacta atctcgacct
901 cagggtctat tggcgttacg ggttaaagat atccggtatc accttgacac tgatgcactt
961 tgtcttccat aactcggctg aatgtaatgg attaaggaca tatagagctt cgcgcgcgag
1021 atgcacctct ctgagcatct ggttatgggtg tgtccgcaag tacctacaag tgtggcatat
1081 cagtgaatgc tcgcaggaca taaattttca tcattttacc ctatttgett cctctaactt
1141 tctaagcaac acggctaact ttcgactaaa cacccaaaat actagccaaa aatcttgtaa
1201 atttcacttt catttctctt tgatttccgc tggagttcca ttaataatc atcatacgat
1261 tcatacgat gtacgtcaat cctctgataa accattaata actcacataa ttttttcatt
1321 ctttgtttgt ttgtttttc atccttgac gcacttaata ttaaccaatt ttagccaca
1381 ctttttacca ttttctactc atcaaccaac ccaaacatta aaccaattca agccgcactt
1441 cctatcactc atcactcatc gatccttgcc ttaaacatta aaccaattca agccgcactt
1501 cctatcactc atcactcatc gatccttgcc ttaaacatta aaccaattca agccgcactt
1561 cctatcactc atcactcatc gatccttgcc ttaaacatta aaccaattca agccgcactt
1621 cctatcactc atcactcatc gatccttgcc ttaaacatta aaccaattca agccgcactt
1681 cctatcactc atcactcatc gatccttgcc ttaaacatta aaccaattca agccgcacca
1741 acaaccgcta aaaaacaaac aaacaaacaa acaacaaac aaacaaacaa acaacaaac
1801 aaacaaacaa acaacaaac aaacaaacaa aaacgtctct gtagcttacg atcaaaagcat
1861 ggcactgaag atgccaagac ggcctcacc caccagaga ca
//

```

(b) Secuencias completas del ARNt-Glu, Región Control y ARNt-Phe del ADN mitocondrial de la Paloma Rabiche (*Columba junoniae*).

GenBank: DQ229349.1

Columba junoniae isolate CJ1 tRNA-Glu gene, D-loop, and tRNA-Phe gene, complete sequence; mitochondrial

Features	Sequence
LOCUS	DQ229349 1896 bp DNA linear VRT 30-NOV-2008
DEFINITION	Columba junoniae isolate CJ1 tRNA-Glu gene, D-loop, and tRNA-Phe gene, complete sequence; mitochondrial.
ACCESSION	DQ229349
VERSION	DQ229349.1 GI:156519341
KEYWORDS	.
SOURCE	mitochondrion Columba junoniae (white-tailed laurel pigeon)
ORGANISM	Columba junoniae Eukaryota; Metazoa; Chordata; Craniata; Vertebrata; Euteleostomi; Archosauria; Dinosauria; Saurischia; Theropoda; Coelurosauria; Aves; Neognathae; Columbiformes; Columbidae; Columba.
REFERENCE	1 (bases 1 to 1896)
AUTHORS	Marrero,P., Cabrera,V.M. and Nogales,M.
TITLE	Identification of two sympatric endemic Columbidae species by feces DNA extraction to perform ecological studies in the relict laurel forest of the Canary Islands
JOURNAL	Unpublished
REFERENCE	2 (bases 1 to 1896)
AUTHORS	Marrero,P., Cabrera,V.M. and Nogales,M.
TITLE	Direct Submission
JOURNAL	Submitted (03-OCT-2005) Island Ecology and Evolution Research Group (IPNA) and Genetics Department (ULL), IPNA, Consejo Superior de Investigaciones Científicas and University of La Laguna, Astrofísico Francisco Sanchez, La Laguna, Santa Cruz de Tenerife 38206, Spain
FEATURES	Location/Qualifiers
Source	1..1896 /organism = "Columba junoniae" /organelle = "mitochondrion" /mol_type = "genomic DNA" /isolate = "CJ1" /db_xref = "taxon:286718" /dev_stage = "adult" /country = "Spain: Canary Islands"
tRNA	1..71 /product = "tRNA-Glu"
D-loop	72..1827
repeat_region	1415..1714 /rpt_type = tandem /rpt_unit_range = 1415..1475
misc_feature	1659..1714 /note = "incomplete repeat unit"
repeat_region	1764..1825 /rpt_type = tandem /rpt_unit_range = 1764..1767
tRNA	1828..1896 /product = "tRNA-Phe"

ORIGIN

```

1 agtttctgct tggcttttct ccaagaacta cggcctgaaa aaccgccggt gtaaacttca
61 actacagaaa ctaacgaaaa acataggaca caatgcaggg accccccccc taccccccca
121 cccccctgca cttgtgtcct atgtactaca gtgcatcgat ttatttacca tattcatgac
181 ccccatagct attaaaatca acatgtagtg tagtcataaa acacataaac atgtactcag
241 gcatattatc tatttctctag ttatacatcc ccatgggtttc tcaaacgatc cattaatata
301 atgcatgtat taaggcatat atgtagacga gcaacaactc cccccgtaca ttctcctgcc
361 agaggaccgg atcttaatga tatctaggac ataccagact attgtctcgc gctaaaccca
421 tgaacagtta acttatgcat aactccaaat caacacggaa gtgcttttagt acataccatg
481 cttgggtgtag tccataacat gaaatatctc ctgaaagtaca taaagcaggg accaggttat
541 ttattaatcg cacacctcac gtgaaaccag caactcgacg cgagaagtat ccatcacgac
601 tagcttcagg cccattcttt ccccctacac cctagcaciaa cttgctcttt tgcgcctctg
661 gttcctcggg caggaacata acctgttgaa ctctacaga ccttgccttt cacagatata
721 tctggctggg gtcatatctc accatctcag tccgtgatcg cggcattccc tgcaccttgg
781 cgcttttggg tttttttctc tctctctccc gcagctcgcc cctcaagtgc ggcgggtgaa
841 ttggtttata ttctgcacct aaattatgcy ttaccaacta atctcgacct cagggtgctat
901 tggcgttacg gcttaaagat aaccggtatc accttgacac tgatgcactt tgtcttccat
961 aactcggcta gatgtaatgg attaaggaca tatagagctt cgcccgcgag atgcacctct
1021 ctgagcattt gggttatggg tgtccgcaag tacctgcaat ggtgcacttc agtgaatgct
1081 cgcaggacat aaatcttcac cattttacc tatttgcttc cgctaacttt ctaaacaaca
1141 cggctaactt tgcactaac attcaaaaata ctagccaaa atcttgtaaa tttcactttt
1201 tgtttcttct tttttcttct caattggcac tggagttaca ttaataatc atcacatatt
1261 tcattcatac atacgttaat cctctgacaa accattaata tctcatcaa tttttcttgt
1321 cttttcttgt tgatttttca cctcttatg cgctcaatat taaccaattt caagccactt
1381 tttaccactt tctgtccatc aaccactct aaacatttaa ccaatttaag ccacacctcc
1441 caccaccggt ccgcccacc atcatcatc aaaaatatta accaattta gccacacctc
1501 ccaccaccg tccgcccacc gatcatcatc caaaatattt aaccaattta agccacacct
1561 cccaccacc gtccgcccac cgatcatcat ccaaaatatt taaccaattt aagccacacc
1621 tcccaccacc cgtccgccc ccgatcatca tccaaaatat ttaaccaatt taagccacac
1681 ctcccaccac ccgtccgccc accgatcatc atcccataa ttagaccaat ccaatgcaac
1741 acaataaacc aagagtcaac aagcaaaaa acaaaaaaa caaaaaaca acaaaaaaa
1801 caaaaaaca acaaaaaaa caaacatggt cccgtagctt acaatcaaa catggcactg
1861 aagatgcaa gacggcctca cactcaccg gggaca

```

//

CAPÍTULO 4

**EXTRACCIÓN DEL ADN DE LAS PALOMAS
DE CANARIAS EN EXCREMENTOS Y
SEMILLAS REGURGITADAS**

4.1. INTRODUCCIÓN

Numerosas publicaciones científicas han documentado la importancia del muestreo no invasivo en el desarrollo de la ecología molecular en las últimas décadas (ver revisiones de Piggott & Taylor, 2003; Eggert *et al.*, 2005; Waits & Paetkau, 2005). De acuerdo con la definición de Taberlet *et al.* (1999), las muestras no invasivas son aquellas que pueden ser colectadas sin necesidad de capturar o manejar a los animales, lo cual resulta de especial valor cuando tratamos con especies agresivas, raras y/o amenazadas. Diversos recursos han sido aplicados con éxito en la extracción de ADN: pelos, plumas, heces, orina, mudas de piel, etc. Sin embargo, la amplificación del ADN no es fácil, pues este tipo de muestras presentan dos principales inconvenientes: la reducida calidad y cantidad de ADN que contienen (Eggert *et al.*, 2005).

Las muestras fecales, en particular, incluyen células epiteliales del tracto digestivo de la especie en estudio, pero también ADN contaminante como el de bacterias y presas. En el caso de animales herbívoros, los compuestos secundarios de las plantas constituyen una fuente de inhibición de la PCR (Khanuja *et al.*, 1999). Por tanto, la reducción de la concentración de inhibidores aumentaría la tasa de amplificación del ADN (Morin *et al.*, 2001).

Por otra parte, los frugívoros tienen importantes efectos en la composición de las comunidades vegetales al actuar en el sistema de dispersión de semillas (McDonnell & Stiles, 1983; McClanahan & Wolfe, 1993). Estudios genéticos recientes han podido determinar la distancia de dispersión de las semillas desde su planta madre (Godoy & Jordano, 2001; Jones *et al.*, 2005) a través del análisis del endocarpo. Sin embargo, actualmente no se ha podido identificar de un modo directo el agente dispersor. Métodos indirectos incluyen la observación en el campo (Yumoto, 1999), el radio-seguimiento (Westcott & Graham, 2000; Westcott *et al.*, 2005) y el uso de trampas-cámaras (Otani, 2002), pero ninguno proporciona una identificación precisa de un evento de dispersión particular (Nathan, 2006; Jordano, 2007).

El objetivo principal de este estudio es aislar ADNmt de alta calidad usando la superficie externa de los excrementos y semillas regurgitadas de dos palomas frugívoras (*Columba bollii* y *C. junoniae*). Esta metodología permitiría reducir el riesgo de contaminación con otros ADN contenidos en los excrementos, disminuir la concentración de inhibidores, y mantener las muestras intactas para posteriores análisis. Las palomas frugívoras son capaces de tragar frutos enteros, y después de un período de tiempo relativamente corto, regurgitar las semillas intactas. Si las células de la molleja, esófago o cavidad oral quedaran adheridas a la testa de

las semillas, el ADN del ave podría ser extraído e identificado, hipótesis que se pretende comprobar en este trabajo.

4.2. MÉTODOS

En el bosque de laurisilva de Los Tiles (La Palma) se colectaron excrementos recientes ($n = 45$) y semillas presumiblemente regurgitadas ($n = 24$) por las palomas Turqué (*C. bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*). Las muestras fueron etiquetadas individualmente y almacenadas a -20°C .

El procedimiento de extracción del ADN consistió en envolver cada semilla en un papel de filtro de grosor fino (de unos 2×2 cm), añadiendo $50\text{-}100$ μl de tiocianato de guanidina (GuSCN) para que el papel se adhiriera a la testa de la semilla. El GuSCN además, provoca la lisis celular al desnaturalizar las proteínas, lo que significa que las moléculas de ADN quedan libres. Después de 30 min- 1 h, el papel se transfirió a un tubo eppendorf ($0,6$ ml) con $100\text{-}150$ μl de GuSCN (Boom *et al.*, 1990). Este tubo previamente perforado por el fondo con una aguja estéril, se introdujo en otro eppendorf ($1,5$ ml) para ser centrifugado a $13.000 \times g$ durante 10 min con el fin de recuperar la fase acuosa del papel, a la que se añadió 15 μl de sílica para limpiar y concentrar el extracto de ADN (Boom *et al.*, 1990; Höss & Pääbo, 1993). La mezcla se mantuvo a temperatura ambiente con vórtex cada 15 min. Después de centrifugar durante 2 min a $13.000 \times g$, el sobrenadante fue desechado y el sedimento de sílica fue lavado con 200 μl de solución tampón (20 mM Tris-HCl pH $8,0$; 1 mM EDTA; 200 mM NaCl y 50% etanol) y 1 ml de éter: cloroformo (v: v). Finalmente, el ADN fue extraído a 60°C durante 10 min en 50 μl TE pH $8,0$.

La eficiencia de este nuevo protocolo fue comparada con la del método usado comúnmente, en el cual se emplean trozos de excremento o bien el excremento completo durante la extracción del ADN ("extracción directa"). Para ello, cada muestra fecal se dividió en dos porciones iguales en peso. De una porción sólo se usó la superficie externa, envolviendo el trozo en papel de filtro con GuSCN y extrayendo luego el ADN del papel, tal como se hizo con anterioridad para las semillas. Por el contrario, la otra porción se usó directamente en la extracción: después de incubarla durante 30 min en GuSCN, se centrifugó durante 2 min para eliminar los residuos fecales. El sobrenadante se transfirió a un nuevo eppendorf y se siguió el mismo protocolo anterior para los extractos procedentes de ambas porciones. Los instrumentos de laboratorio se esterilizaron entre muestras y todo el proceso se realizó en una habitación pre-PCR independiente para evitar la contaminación.

La cantidad y calidad del ADN obtenido fue medido mediante espectroscopía de absorción (Ultrospec 1100 *pro*, Amersham Pharmacia Biotech). La pureza de los ácidos nucleicos se determinó mediante las medidas de absorbancia a 260 nm y 280 nm de longitud de onda. Un ratio $A_{260}/A_{280} > 1,8$ indica bajas cantidades de contaminación proteica en las muestras. La concentración de ADN se expresó en $\mu\text{g}/100 \text{ mm}^2$ de área para las semillas y como $\mu\text{g}/100 \text{ mg}$ de peso fresco para las muestras fecales.

La eficiencia en la amplificación del ADN se testó sobre un pequeño fragmento de 196-7 pb de la Región Control del ADNmt de *C. bollii* y *C. junoniae*. Los primers RA3 y CR2R fueron usados en una reacción de PCR de 10 s a 94°C, 15 s a 58°C, y 15 s a 72°C para un total de 35 ciclos (ver capítulo 3, Marrero *et al.*, 2008).

4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados indicaron que la concentración de ADN fue significativamente mayor usando el método directo de extracción con muestras fecales en comparación al método propuesto (test Kruskal-Wallis; $\chi^2_2 = 16,46$; $p < 0,001$; Figura 13). Entre los dos tipos de muestras extraídas con papel de filtro (superficie externa de heces y semillas regurgitadas) no hubo diferencias significativas (test Mann-Whitney; $Z_1 = -0,73$; $p = 0,46$). En cambio, cuando el grado de pureza del ADN fue estimado por el ratio A_{260}/A_{280} , se registraron diferencias significativas entre métodos y muestras empleadas: el extracto de ADN procedente de las semillas regurgitadas fue más puro que el de la superficie externa de los excrementos y éste a su vez más puro que el obtenido con el método de extracción directo (test Kruskal-Wallis; $\chi^2_2 = 67,24$; $p < 0,001$; Figura 13). Este resultado permitió que la tasa de amplificación fuera mayor en muestras extraídas con papel de filtro (80% de las heces y 87,5% de las semillas regurgitadas) que en muestras extraídas con el método directo (53,3% de los excrementos) ($G_2 = 11,87$; $p = 0,003$). La inhibición de la *Taq* polimerasa en las reacciones de PCR fue detectada por la ausencia de dímeros de primers, visibles en los controles negativos.

El 85,7% de los extractos amplificados de las semillas correspondieron a *C. junoniae* y el 14,3% a *C. bollii*, mientras que para el total de las muestras fecales hubo un 60% de *C. junoniae* y un 40% de *C. bollii*. Debido a que las abundancias de palomas estimadas en el área de estudio son de 3,01 aves/10 min para *C. junoniae* y de 14,83 aves/10 min para *C. bollii* (Martín *et al.*, 2000), se asumió que la pseudo-replicación de las muestras era escasamente probable

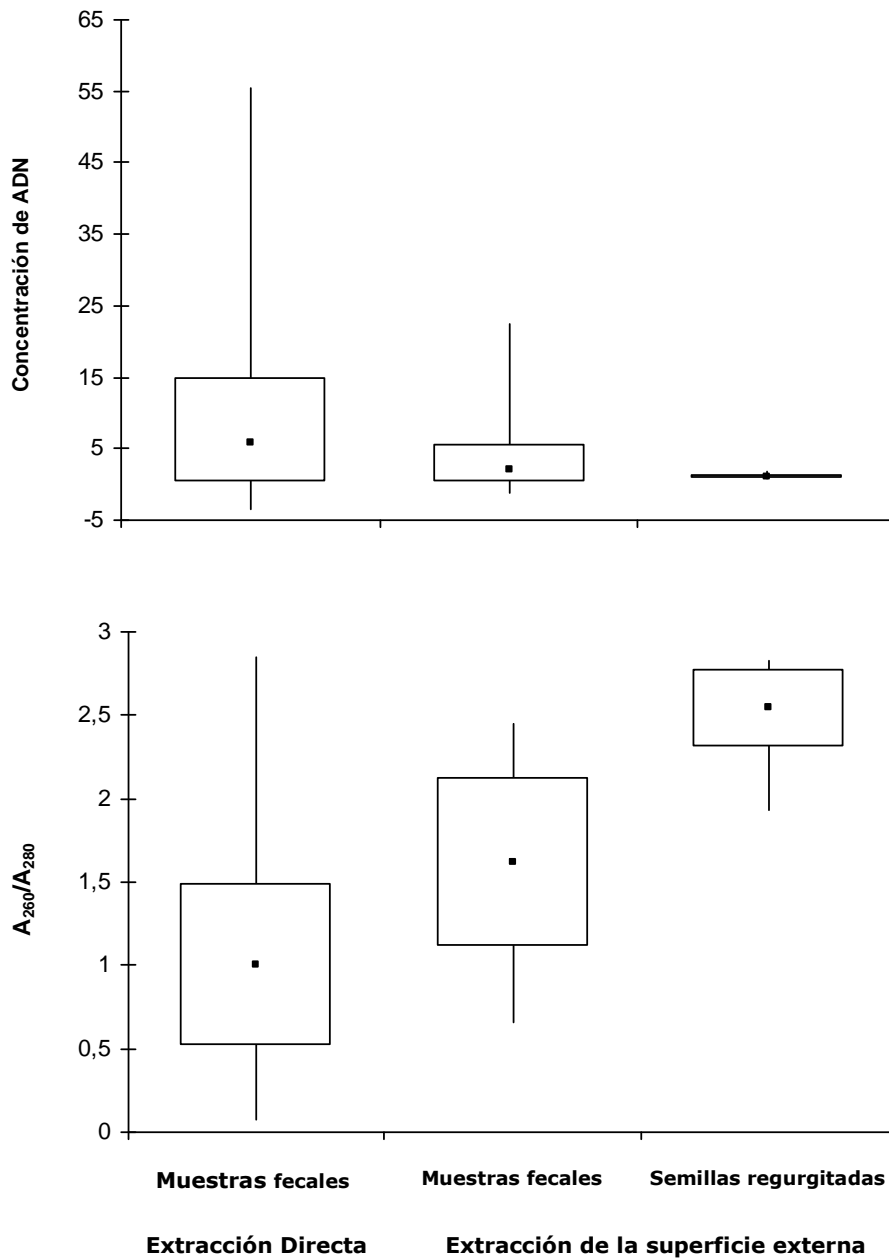


Figura 13. Concentración de ADN para muestras fecales ($\mu\text{g}/100 \text{ mg}$) y semillas regurgitadas ($\mu\text{g}/100 \text{ mm}^2$), y ratio A_{260}/A_{280} de los productos de PCR usando dos métodos diferentes para la extracción del ADN ("directo" y de superficie externa). Los rectángulos representan los valores de la media \pm desviación estándar, incluyendo los valores máximos y mínimos.

En resumen, la metodología descrita en el presente estudio aporta cuatro ventajas principales: (i) la eficiencia y pureza de los extractos de ADN obtenidos de la superficie externa de las muestras fueron significativamente mayores con respecto al método directo, en el que la muestra es empleada en su totalidad. Por consiguiente, se redujo el efecto de la inhibición en las reacciones de PCR. Por tanto, a pesar de que el protocolo de extracción directa produjo mayores cantidades de ADN total, la fuerte inhibición causó una disminución en la eficiencia de la amplificación. (ii) Una vez que la superficie externa de los excrementos ha sido testada en el análisis molecular, la muestra fecal queda intacta para posteriores estudios, como la descripción de la dieta. Mediante este nuevo método, se evita la pérdida de los elementos contenidos en las muestras. Esto es especialmente útil cuando se trabaja con especies de aves pequeñas o de distribución restringida. (iii) El ADN de las palomas extraído de las semillas regurgitadas fue de alta calidad, y aunque la concentración fue lógicamente baja, pudo ser amplificado e identificado a nivel de especie. El estudio del papel que los frugívoros tienen como dispersores o depredadores de semillas es crucial para comprender la estructura, composición y dinámica de los ecosistemas (Jordano, 2000). (iv) Las bases de este método podrían ser aplicadas utilizando muestras procedentes de otros vertebrados, como mamíferos y reptiles. Además, podría ser una herramienta muy útil en el estudio de los sistemas de dispersión de semillas, donde las aves son vectores relevantes.

ARTÍCULO ORIGINAL:

PATRICIA MARRERO, ROSA FREGEL, VICENTE M. CABRERA & MANUEL NOGALES. Extraction of high-quality host DNA from feces and regurgitated seeds: a useful tool for vertebrate ecological studies. *BIOLOGICAL RESEARCH* (2009), 42: 147-151.

CAPÍTULO 5

ESTUDIO DEL USO DEL HÁBITAT EN AVES MEDIANTE CENSOS Y MÉTODOS MOLECULARES: EL CASO DE DOS PALOMAS SIMPÁTRICAS

5.1. INTRODUCCIÓN

La distribución actual de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) es el resultado de la drástica destrucción de sus hábitats: los bosques de laurisilva y los bosques termófilos (Santos, 2000). De hecho, algunos autores han sugerido que estas especies pudieron haber evolucionado independientemente en estas áreas: *C. bollii* en la laurisilva y *C. junoniae* en el termófilo (Martín *et al.*, 2000). La intensa regresión sufrida especialmente por este último, considerado uno de los ecosistemas más amenazados de Canarias (Santos, 2000), probablemente forzó a *C. junoniae* a ocupar áreas de laurisilva (Martín *et al.* 2000). La pérdida y fragmentación del hábitat, pero también la depredación por ratas y la caza ilegal, aún afectan a las dos especies (Hernández *et al.*, 1999; Martín *et al.*, 2000).

Los mecanismos que permiten a estas aves habitar áreas en simpatria son poco conocidos, aunque diferencias en el uso del hábitat podrían explicar su coexistencia. La conducta evasiva y reservada de las palomas, conjuntamente con la escarpada orografía de estos densos bosques, dificulta en gran medida el trabajo con estas especies (Marrero *et al.*, 2008), de modo que las denominadas muestras no invasivas (plumas, excrementos, cáscaras de huevo, etc.) colectadas sistemáticamente en el campo, resultan de gran utilidad para desarrollar estudios ecológicos (Taberlet *et al.*, 1999; Piggott & Taylor, 2003; Eggert *et al.*, 2005; Rivière-Dobigny *et al.*, 2008). Los excrementos, encontrados por ejemplo, bajo posaderos a lo largo del año, nos informan de la distribución, área de campeo y selección del hábitat (Kohn & Wayne, 1997; Eggert *et al.*, 2005). No obstante, debido a la similitud morfológica entre los excrementos de Turqué y Rabiche, es necesario primero aislar y amplificar el ADN fecal para identificarlos específicamente (ver capítulo 3, Marrero *et al.*, 2008).

El objetivo de este trabajo fue evaluar los resultados de abundancia y uso del hábitat de las dos especies de palomas endémicas a lo largo del año, obtenidos a través del análisis genético del ADN fecal. En las mismas áreas de estudio y estaciones del año, se realizaron censos para poder estimar la eficiencia del método molecular.

5.2. MÉTODOS

La isla de La Palma, en el noroeste del archipiélago canario, se sitúa a unos 375 km del continente africano (28°25'-28°51' N, 17°43'-18°00' O), con un área de 708 km² y una altitud máxima de 2.426 m s.n.m. (Roque de los Muchachos).

La Palma es la isla que alberga la mayor abundancia de las dos especies de palomas endémicas de Canarias (7,19 aves/10' para Turqué y 2,06 aves/10' para Rabiche, Martín *et al.*, 2000).

El trabajo de campo se realizó, entre enero de 2006 y enero de 2007, en uno de los barrancos mejor conservados de la isla (Barranco del Agua, El Canal y Los Tiles) incluido en el Parque Natural de las Nieves, y en el que se encuentra una representación de los dos principales hábitats usados por las palomas: el bosque de laurisilva y el bosque termófilo (Figura 14).

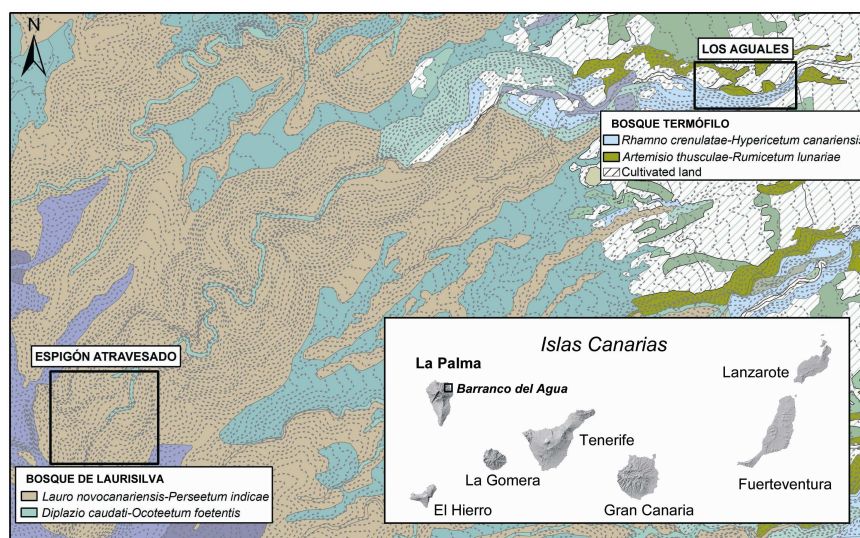


Figura 14. Mapa del Barranco del Agua (noreste de La Palma, Islas Canarias) mostrando las dos áreas de estudio, el bosque de laurisilva y el bosque termófilo, en el Espigón Atravesado y Los Aguales, respectivamente.

En Los Aguales (100 m s.n.m.), subsiste un bosque termófilo fragmentado dominado por *Apollonias barbujana* (Lauraceae), *Maytenus canariensis* (Celastraceae), *Rhamnus crenulata* (Rhamnaceae), *Smilax* spp. (Smilacaceae), *Scilla* spp. (Hyacinthaceae), *Asparagus* spp. (Convallariaceae) y *Bosea yervamora* (Amaranthaceae), mezclado con árboles frutales (*Persea americana*, Lauraceae; *Eriobotrya japonica* y *Prunus* spp., Rosaceae; *Morus nigra* y *Ficus carica*, Moraceae). La precipitación media anual es de 200-400 mm y las temperaturas medias anuales de 16-19°C (Marzol-Jaén, 1988). En el Espigón Atravesado (750 m s.n.m.), el bosque denso y húmedo se caracteriza por una copa que alcanza unos 10-30 m de altura, siendo las especies arbóreas de la familia Lauraceae las más abundantes (*Laurus azorica*, *Persea indica*, *Ocotea foetens* y *A. barbujana*), aunque también están presentes *Myrica faya* (Myricaceae), *Erica arborea*

(Ericaceae), *Ilex canariensis* (Aquifoliaceae), *Picconia excelsa* (Oleaceae), *Rhamnus glandulosa* (Rhamnaceae) y *Viburnum rigidum* (Sambucaceae). En el sotobosque existen diversas especies de helechos (ej. *Pteridium aquilinum*, *Woodwardia radicans*) y arbustos como *Gesnouinia arborea* (Urticaceae), *Sambucus palmensis* (Sambucaceae) y *Euphorbia mellifera* (Euphorbiaceae). El bosque de laurisilva es la formación vegetal de Canarias más rica en especies (Santos, 1990). La precipitación media anual es de 700 mm y la temperatura media anual de 15°C.

Muestras fecales recientes fueron colectadas en al menos 15 posaderos y puntos de agua en cada hábitat y estación del año (primavera: marzo-mayo, verano: junio-agosto, otoño: septiembre-noviembre, invierno: diciembre-febrero). En algunas ocasiones, la hojarasca impedía visualizar fácilmente las muestras, por lo que se colocaron plásticos transparentes (aprox. 1 x 3 m) debajo de algunos posaderos. Estos plásticos no influyeron en la conducta de las aves y la vegetación se recuperó rápidamente tras su retirada al finalizar el estudio. Se recogieron únicamente las muestras recientes para asegurar que correspondían a la estación del año en estudio, retirándose las antiguas. La pseudo-replicación en el muestreo se evitó tomando un máximo de 10 muestras por posadero o bebedero. Por último, se etiquetaron individualmente y almacenaron a una temperatura de -20°C. El ADN fue extraído de la superficie externa de los excrementos (ver capítulo 4, Marrero *et al.*, 2009) usando tiocianato de guanidina y partículas de sílica (Boom *et al.* 1990), lo cual reduce la inhibición en las reacciones de PCR producida por ADN bacteriano y metabolitos secundarios de las plantas. Posteriormente, los excrementos de *C. bollii* y *C. junoniae* fueron identificados mediante un test RFLP con la enzima HaeIII (5'-GG/CC-3') sobre una corta secuencia (196-7 pb) de la Región Control del ADNmt (Marrero *et al.*, 2008).

Los censos de palomas se realizaron con el objetivo de estimar las abundancias de palomas a lo largo del año y detectar sus fluctuaciones. Dichos resultados fueron comparados con los obtenidos mediante la identificación molecular específica de los excrementos colectados en las mismas áreas y períodos de tiempo. El método empleado fue el de puntos de observación, consistente en el recuento de las aves observadas dentro de un sector con un ángulo fijo de 45° (Bibby *et al.* 1993; Martín *et al.*, 2000). Se establecieron dos puntos de muestreo con una amplia visibilidad en cada una de las dos zonas de estudio (Espigón Atravesado y Los Aguales). En cada punto se contabilizó el número de palomas de cada especie que eran detectadas durante períodos de 10 min dentro de las 2 horas después del amanecer. Los censos se desarrollaron dos veces en cada estación del año, de modo que en total se realizaron 48 censos/zona de estudio/estación del año.

Los resultados de los conteos de palomas obtenidos en la identificación molecular de los excrementos fueron comparados mediante el test de razón de verosimilitud con los de los censos directos en los dos hábitats. Las variaciones estacionales en el número de palomas censadas en cada hábitat se analizaron con el test de Wilcoxon.

5.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De las 607 muestras fecales colectadas, el 63% pudieron ser identificadas específicamente mediante el análisis molecular con las enzimas de restricción. La tasa de identificación estuvo influida por las condiciones climáticas de las diferentes estaciones del año. Las muestras tomadas en invierno fueron más eficientemente identificadas (78,2%) que las de primavera (63,1%), verano (54%) u otoño (51%) ($G_3 = 35,08$; $p < 0,001$). Los resultados del análisis fecal indicaron que las dos especies de palomas están presentes en las dos áreas de estudio, el bosque de laurisilva y el bosque termófilo, aunque sus abundancias varían de modo significativo entre hábitats (Tabla 8). *Columba bollii* fue significativamente más abundante en el bosque de laurisilva que *C. junoniae*, mientras que la tendencia fue opuesta en el bosque termófilo ($G_1 = 123,35$; $p < 0,001$). La variación estacional entre las muestras fecales identificadas no fue evaluada debido al pequeño tamaño muestral.

El modelo estacional de distribución y abundancia relativa de las dos especies fue similar en la laurisilva ($G_3 = 126,71$; $p < 0,001$) y en el termófilo ($G_3 = 36,31$; $p < 0,001$), usando el método de censo puntual. En cada hábitat se observó una variación estacional significativa entre el número de individuos censados de ambas especies ($Z = -39,13$; $p < 0,001$ en la laurisilva y $Z = -5,39$; $p < 0,001$ en el termófilo). En el bosque de laurisilva, *C. bollii* fue más abundante en primavera y *C. junoniae* en invierno; en el bosque termófilo, los contactos de las dos especies fueron más frecuentes en verano.

El análisis del ADN fecal fue una herramienta importante para determinar el uso del hábitat de las palomas endémicas de las Islas Canarias. Este método no invasivo confirmó el uso más frecuente del bosque de laurisilva por *C. bollii* y del bosque termófilo por *C. junoniae*. A pesar de la dificultad en la extracción y amplificación de este tipo de muestras (Dalén *et al.*, 2004), se puede considerar que el porcentaje de excrementos identificados (63%) fue aceptable (ver Farrell *et al.*, 2000; Palomares *et al.*, 2002).

Tabla 8. Número medio y desviación estándar de contactos/10 min y porcentaje de muestras fecales identificadas de *Columba bollii* y *C. junoniae* en las dos áreas de estudio.

Especies	Censos		% Muestras fecales identificadas	
	Laurisilva	Termófilo	Laurisilva (N = 164)	Termófilo (N = 218)
<i>C. bollii</i>	10,74 ± 8,83	1,90 ± 2,62	87,2	32,6
<i>C. junoniae</i>	1,38 ± 1,85	3,23 ± 3,44	12,8	67,4

Factores como las condiciones climáticas, la edad y el tamaño de las muestras, además de las variaciones estacionales en la dieta, influyen en la calidad y cantidad del ADN (Murphy *et al.*, 2003; Piggott, 2004). No obstante, las muestras no invasivas son un recurso interesante para la gestión y conservación de las especies amenazadas (Eggert *et al.* 2005).

Los resultados de los censos se ajustaron con los obtenidos en la identificación molecular de las heces. Según estos datos, *C. bollii* y *C. junoniae* mostraron un uso diferente del hábitat lo que podría poner de manifiesto historias evolutivas distintas. El bosque termófilo con un rango altitudinal potencial de 200-500 m s.n.m. en las vertientes norte de las islas, y de 600-1000 m en las vertientes sur, parece ser el tipo de vegetación preferida por *C. junoniae*. La presencia de suelos bien desarrollados y la abundancia de agua en estas zonas favoreció el asentamiento humano, que fue más intenso después de la conquista europea del archipiélago a partir del siglo XVI (González Artiles, 2000). En la actualidad, los bosques termófilos se han reducido severamente quedando sólo pequeños fragmentos del hábitat original (Santos, 2000). La pérdida de este hábitat pudo haber tenido importantes consecuencias en la distribución de *C. junoniae*, que hoy sobrevive en áreas secundarias de bosque de laurisilva y pinar (Martín *et al.*, 2000). Por otro lado, aunque *C. bollii* habita en bosques de laurisilva maduros, también usa otros tipos de vegetación como áreas de alimentación y cría, especialmente el "fayal-breza" (*M. faya* y *E. arborea*) (Martín *et al.*, 2000).

La combinación del método molecular y la técnica de censo permitió conocer las localizaciones, abundancia y uso del hábitat de las palomas en cada estación del año. El uso desigual del hábitat de las dos especies podría explicar su actual coexistencia en simpatria como consecuencia de la profunda alteración de uno de los hábitats. Por tanto, *C. junoniae* estaría forzada a ocupar áreas subóptimas secundarias. Las diferentes características eco-morfológicas de estas aves son

probablemente indicativas de su biología evolutiva independiente. Para clarificar esta hipótesis, sería interesante el estudio de sus dietas en el bosque de laurisilva y en el bosque termófilo, sobre todo en condiciones de simpatria.

ARTÍCULO ORIGINAL:

MANUEL NOGALES, PATRICIA MARRERO, DAVID P. PADILLA & FÉLIX M. MEDINA. The study of habitat use by censuses and molecular methods in birds: the case of two sympatric pigeons. *BIRD STUDY* (2009), EN PRENSA.

CAPÍTULO 6

ESTUDIO MICROHISTOLÓGICO DE LOS ÁRBOLES DEL BOSQUE DE LAURISILVA DE LAS ISLAS MACARONÉSICAS

6.1. INTRODUCCIÓN

El bosque de laurisilva de las islas macaronésicas está constituido por unas 20 especies arbóreas (Tabla 9), además de una multitud de especies arbustivas y herbáceas en el sotobosque. Este hecho implica que diversas especies animales total o parcialmente herbívoras habiten en este ecosistema, tanto vertebrados (ej. Bannerman & Bannerman, 1965; Emmerson, 1985, 1990; Ramos, 1995, 1996; Delgado, 2000, 2002; Martín *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2002) como invertebrados (P. Oromí, com. pers.). Mientras la mayoría de los invertebrados realizan una interacción meramente herbívora con las plantas, los vertebrados intervienen con frecuencia en los sistemas de dispersión de semillas al consumir los frutos de muchos árboles (Tabla 10).

Los métodos más ampliamente usados en el estudio de la dieta de los animales herbívoros, consisten en el análisis del contenido digestivo (Herrera, 1978; Rodríguez-Luengo & Rodríguez-Piñero, 1987; Soler *et al.*, 1988; Jiménez *et al.*, 1994; Chapuis *et al.*, 2001) y la observación de campo (Snow & Snow, 1988; Rosenberg & Cooper, 1990). Estos métodos, sin embargo, tienen una serie de inconvenientes: el primero requiere el sacrificio de los animales y el segundo está determinado por las condiciones climáticas, la conducta de la especie, las características del área de estudio y la experiencia del observador.

En el presente trabajo, se sugiere la aplicación del análisis microhistológico de las epidermis vegetales contenidas en los excrementos de los herbívoros (Ralph *et al.*, 1985). Es una técnica que ha sido utilizada en numerosos estudios de mamíferos (Sherlock & Fairley, 1993; Mohammad *et al.*, 1995), pero con un uso limitado en aves frugívoras (Jordano & Herrera, 1981; Herrera, 1998) e invertebrados (Gangwere *et al.*, 1989; Ernemann, 1995). No obstante, Oliveira *et al.* (2002) demostraron, mediante pruebas experimentales con aves en cautividad, que las técnicas microhistológicas proporcionaban un nivel óptimo de resolución de la dieta de la paloma endémica de Madeira *Columba trocaz*, y señalaron que era una metodología que podría ser extensible a otros vertebrados presentes en los bosques de laurisilva. Por tanto, el objetivo de este trabajo es la elaboración de una colección microhistológica de referencia y sus claves correspondientes, para la identificación de la epidermis de hojas y frutos de los árboles del bosque de laurisilva. Se trata de una herramienta esencial para el análisis de los excrementos de los animales herbívoros que viven en este singular ecosistema.

Tabla 9. Especies de árboles presentes en el bosque de laurisilva de las islas macaronésicas.

Especies	Familia	Rango Biogeográfico	Distribución (Macaronesia)		
			Canarias	Madeira	Azores
<i>Ilex canariensis</i>	Aquifoliaceae	EMI	+	+	-
<i>Ilex perado</i>	"	EMI	+	+	+
<i>Sambucus lanceolata</i>	Caprifoliaceae	EM	-	+	-
<i>Sambucus palmensis</i>	"	EC	+	-	-
<i>Viburnum tinus</i>	"	NE	+	-	+
<i>Clethra arborea</i>	Clethraceae	EM	-	+	-
<i>Arbutus canariensis</i>	Ericaceae	EC	+	-	-
<i>Erica arborea</i>	"	NE	+	+	-
<i>Erica maderensis</i>	"	EM	-	+	-
<i>Erica scoparia</i>	"	NE	+	+	+
<i>Euphorbia mellifera</i>	Euphorbiaceae	EMI	+	+	-
<i>Apollonia barbujana</i>	Lauraceae	EMI	+	+	-
<i>Laurus azorica</i>	"	NE	+	+	+
<i>Ocotea foetens</i>	"	EMI	+	+	+
<i>Persea indica</i>	"	EMI	+	+	+
<i>Myrica faya</i>	Myricaceae	NE	+	+	+
<i>Myrica rivas-martinezii</i>	"	EC	+	-	-
<i>Heberdenia excelsa</i>	Myrsinaceae	EMI	+	+	-
<i>Picconia excelsa</i>	Oleaceae	EMI	+	+	-
<i>Rhamnus glandulosa</i>	Rhamnaceae	EMI	+	+	-
<i>Prunus lusitanica</i>	Rosaceae	NE	+	+	+
<i>Salix canariensis</i>	Salicaceae	EMI	+	+	-
<i>Visnea mocanera</i>	Theaceae	EMI	+	+	-

EC = Endémica de Canarias, EM = Endémica de Madeira, EMI = Endémica de las islas macaronésicas, y NE = Especies no endémicas

Tabla 10. Principales interacciones de la mayoría de especies de vertebrados del bosque de laurisilva de las islas macaronésicas.

Especies	Clase	Interacción con frutos o semillas			Herbivoría
		Dispersor de semillas	Depredador de semillas	Depredador de pulpa	
<i>Gallotia</i> spp.	R	+	-	?	+
<i>Columba trocaz</i>	B	+	+	-	+
<i>Columba bollii</i>	B	+	+	-	+
<i>Columba junoniae</i>	B	+	+	-	+
<i>Turdus merula</i>	B	+	-	-	-
<i>Sylvia melanocephala</i>	B	+	-	-	-
<i>Sylvia atricapilla</i>	B	+	-	-	-
<i>Parus caeruleus</i>	B	-	-	+	-
<i>Erithacus rubecula</i>	B	+	-	-	-
<i>Corvus corax</i>	B	+	-	-	-
<i>Fringilla coelebs</i>	B	?	+	?	-
<i>Serinus canarius</i>	B	?	?	-	+
<i>Pyrrhula murina</i>	B	?	+	-	+
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	M	+	?	-	+
<i>Rattus</i> spp.	M	-	+	-	+

Clase: R = Reptil, A = Ave, M = Mamífero

6.2. MÉTODOS

El número y morfología de los distintos tipos de células especializadas presentes en la epidermis vegetal revelan un importante rango de funciones y adaptaciones a las condiciones ambientales (Glover, 2000), además de ser características que ayudan a identificar a las especies de plantas.

En todas las estaciones del año entre 1996 y 2000, se colectaron muestras de las diferentes partes vegetales de cada una de las 23 especies de árboles nativos del bosque de laurisilva de Ribeira da Janela (Isla de Madeira), y de Los Tiles y Anaga (La Palma y Tenerife, respectivamente; Islas Canarias). Las muestras se almacenaron en seco o bien congeladas a -20°C .

La preparación de la colección de referencia consistió en hidratar las muestras y bajo una lupa binocular, separar el tejido epidérmico del haz y envés de las hojas y de los frutos, mediante ligeros raspados con el borde afilado de un bisturí sobre la superficie de la muestra. Los fragmentos obtenidos se montaron en glicerina sobre un portaobjetos perfectamente etiquetado, sellando el cubreobjetos con barniz de uñas.

Las características morfológicas de las epidermis se analizaron y dibujaron a escala, usando un microscopio óptico Leica DMLB con contraste interferencial Nomarski, y una cámara lúcida a 400X. Además, se usó el programa *analySIS*® (Soft Imaging System GMBH, 2002) para estimar el tamaño (media y desviación estándar) por unidad de área de las células, tricomas, pelos glandulares y estomas de especies pertenecientes al mismo género. A partir de toda la información obtenida, se elaboraron dos claves anatómicas de referencia, en base a las formas y dimensiones de las estructuras celulares de la epidermis foliar y la de los frutos, respectivamente (Apéndice III). Por su importancia para la identificación de las especies, las claves consideran primeramente la presencia o ausencia de tricomas, estomas y pelos glandulares, a continuación los tipos de complejos estomáticos, definidos como anomocítico (sin células anexas), actinocítico (varias células anexas dispuestas radialmente alrededor de las células oclusivas) y paracítico (dos células anexas con su eje longitudinal paralelo a las células oclusivas); y por último, la morfología de las células epidérmicas.

Finalmente, estas claves microhistológicas muestran las distintas características que hacen posible la identificación de las especies, aunque no todas ellas pueden visualizarse en un solo fragmento epidérmico. Es recomendable que las claves sean usadas simultáneamente con las figuras, en las que imágenes reales son representadas de forma esquemática. Además, se aconseja tener cierta experiencia en el manejo de los métodos microhistológicos

(Ernemann, 1995; Carrière, 2002). Las características macroscópicas como la consistencia, textura, o incluso olor de los tejidos, así como la presencia de semillas son también de utilidad en la identificación. Los nombres científicos de las plantas y autorías citadas en este capítulo siguen la clasificación de Hansen & Sunding (1993) e Izquierdo *et al.* (2001).

6.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En general, la identificación de los tejidos epidérmicos de las diferentes especies arbóreas presentes en el bosque de laurisilva de las islas macaronésicas, fue posible gracias a las características microhistológicas del haz y envés de las hojas y de los frutos. Este es un aspecto importante pues este estudio permitirá la identificación y la cuantificación de la dieta de los herbívoros de este ecosistema.

Las características diagnósticas para identificar la epidermis de las hojas, se basaron en la morfología de los estomas, pelos glandulares y tricomas. Algunas de estas características son propias de especies de un determinado género, como la ausencia de tricomas y pelos glandulares en *Ilex*, *Apollonias* y *Prunus*; ausencia de tricomas pero presencia de pelos glandulares en *Heberdenia*, *Picconia* y *Myrica*; presencia de tricomas constituidos por varias células en *Arbutus*, o bien por una sola célula en *Erica*, *Rhamnus*, *Persea* y *Ocotea* (tricomas cortos), y en *Clethra*, *Viburnum*, *Visnea*, *Laurus*, *Salix* y *Euphorbia* (tricomas largos).

La epidermis de los frutos son estructuralmente más simples que la de las hojas, y por tanto, más difíciles de determinar. Las características diagnósticas se basaron principalmente en la morfología de las células epidérmicas. Tricomas y pelos glandulares están ausentes en la mayoría de las epidermis de los frutos excepto en los de *Visnea*. Géneros como *Apollonias*, *Ilex*, *Prunus*, *Heberdenia* y *Picconia* tienen células de paredes gruesas, mientras que el resto de géneros, con paredes celulares delgadas, se clasificaron según la estructura de los complejos estomáticos: anomocíticos en *Ilex* y *Myrica*, paracíticos en *Viburnum* y actinocíticos en *Rhamnus*, *Arbutus*, *Ocotea* y *Laurus*. Los complejos estomáticos están ausentes en la epidermis de los frutos de *Persea*.

En algunas especies del mismo género, características como el tamaño de las células y los tricomas fueron importantes para la identificación de las especies, como ocurrió en aquellas del género *Sambucus* y *Erica* (Tablas 11 y 12). Algunas de estas especies están distribuidas en distintos archipiélagos (Tabla 9) y a veces están presentes con claras diferencias en abundancia, lo que facilita su identificación.

Tabla 11. Tamaño (μ) de las estructuras epidérmicas del haz de las hojas, medidas como longitud máxima, de las especies de árboles del mismo género presentes en el bosque de laurisilva de las islas macaronésicas.

Especies	Células				Estomas				Tricomas				Pelos glandulares				
	Media	DE	Rango	n	Media	DE	Rango	n	Media	DE	Rango	n	Media	DE	Rango	n	
<i>Sambucus lanceolata</i>	124,9	61,3	74,1-400,1	25	-	-	-	-	242,8	-	-	-	1	103,9	-	-	1
<i>Sambucus palmensis</i>	77,0	29,9	36,1-145,8	27	-	-	-	-	163,1	39,	135,4-190,7	2	132,6	-	-	1	
<i>Erica arborea</i>	23,6	5,7	13,0-36,8	65	-	-	-	-	19,4	5,5	15,8-25,8	3	-	-	-	-	
<i>Erica maderensis</i>	24,1	6,1	8,9-37,5	68	-	-	-	-	42,2	9,5	24,0-53,8	8	-	-	-	-	
<i>Erica scoparia</i>	33,6	9,0	13,7-67,4	151	-	-	-	-	41,2	7,6	31,6-52,1	8	-	-	-	-	
<i>Myrica faya</i>	21,0	4,2	10,4-36,2	201	-	-	-	-	-	-	-	-	22,4	2,7	20,6-24,3	2	
<i>Myrica rivas-martinezii</i>	24,3	6,2	7,8-41,8	86	-	-	-	-	-	-	-	-	28,1	-	-	1	

Tabla 12. Tamaño (μ) de las estructuras epidérmicas del haz de las hojas, medidas como longitud máxima, de las especies de árboles del mismo género presentes en el bosque de laurisilva de las islas macaronésicas.

Especies	Células				Estomas				Tricomas				Pelos glandulares				
	Media	DE	Rango	n	Media	DE	Rango	n	Media	DE	Rango	n	Media	DE	Rango	n	
<i>Sambucus lanceolata</i>	112,0	35,8	38,8-208,4	27	60,1	2,9	58,2-62,3	2	132,6	-	-	-	1	136,9	-	-	1
<i>Sambucus palmensis</i>	81,9	19,0	55,6-108,3	12	51,0	6,4	46,4-55,5	2	372,8	-	-	-	1	106,7	-	-	1
<i>Erica arborea</i>	37,1	8,5	18,5-58,7	85	-	-	-	-	53,8	9,6	42,5-64,9	5	-	-	-	-	
<i>Erica maderensis</i>	25,4	5,8	13,7-42,1	86	-	-	-	-	44,1	3,5	22,0-48,3	3	-	-	-	-	
<i>Erica scoparia</i>	53,1	11,3	34,2-85,3	56	-	-	-	-	38,6	10,	28,4-48,2	4	-	-	-	-	
<i>Myrica faya</i>	15,7	4,2	4,6-29,2	291	30,3	2,2	26,3-33,4	2	-	-	-	-	37,9	14,2	27,5-61,8	5	
<i>Myrica rivas-martinezii</i>	16,9	4,8	2,7-29,5	145	32,5	2,7	28,7-36,0	5	-	-	-	-	42,5	21,0	18,3-56,3	3	

A pesar del gran esfuerzo que conlleva la preparación de colecciones microhistológicas de referencia, éstas son fundamentales para el desarrollo de estudios tróficos de especies herbívoras. Es importante señalar además, que aunque con frecuencia los resultados obtenidos del análisis microhistológico de los excrementos parecen dar un aceptable nivel de precisión en la descripción de las dietas (Wagle & Feldhamer, 1997; Hewitt & Messmer, 2000; Martín *et al.*, 2000), sería conveniente evaluar la posible influencia de la digestión diferencial de los alimentos (Vavra & Holechek, 1980). Por tanto, se sugiere hacer pruebas en cautividad con alimentos presumiblemente consumidos por la especie en estudio (Oliveira *et al.*, 2002).

Por último, la información aportada en este trabajo pretende ser una herramienta útil para futuros estudios tróficos en el bosque de laurisilva.

ARTÍCULO ORIGINAL:

PATRICIA MARRERO & MANUEL NOGALES. A microhistological survey on the trees of a relict subtropical laurel forest from the Macaronesian Islands as a base for assessing vertebrate plant diet. *BOTANICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY* (2005), 148: 409-426.

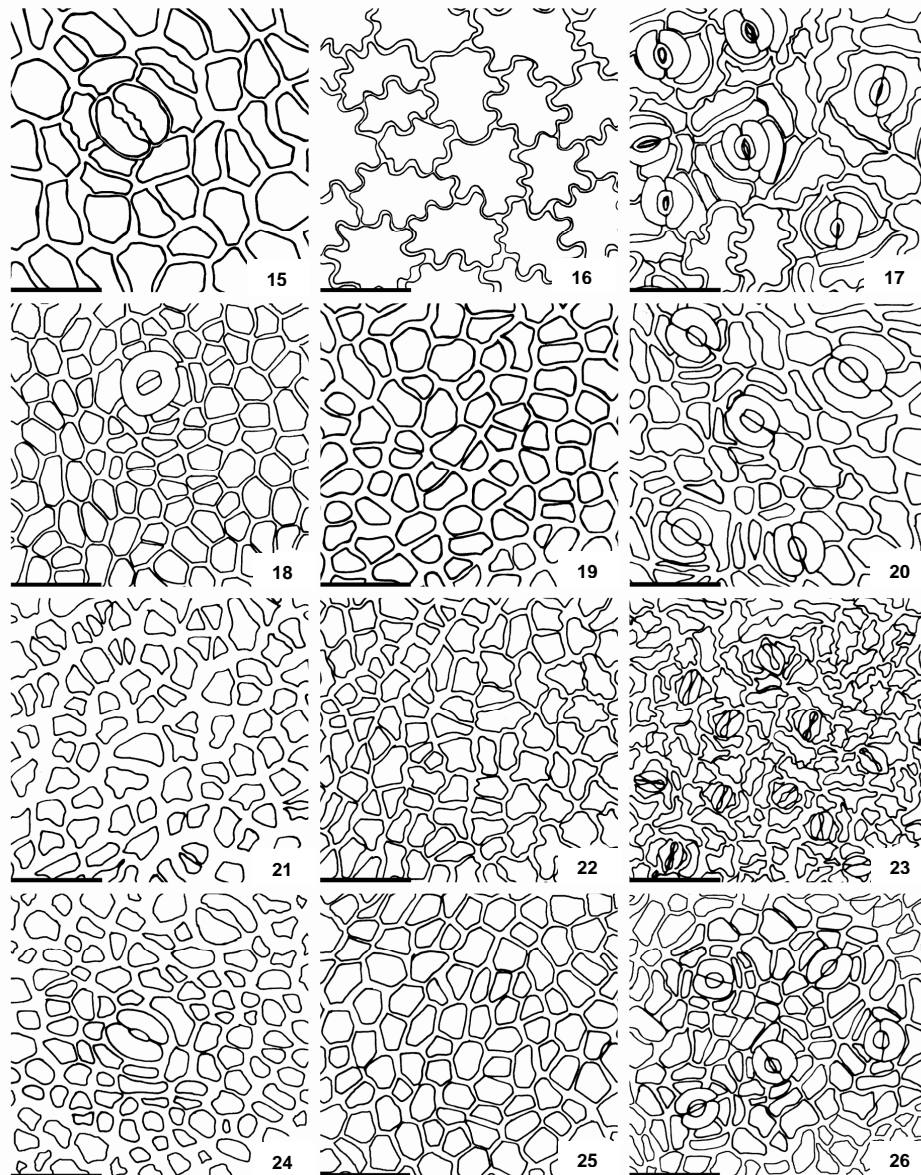
6.4. APÉNDICE III

CLAVE MICROHISTOLÓGICA DE LA EPIDERMIS DE LAS HOJAS DE LAS ESPECIES ARBÓREAS PRESENTES EN LOS BOSQUES DE LAURISILVA DE LAS ISLAS MACARONÉSICAS

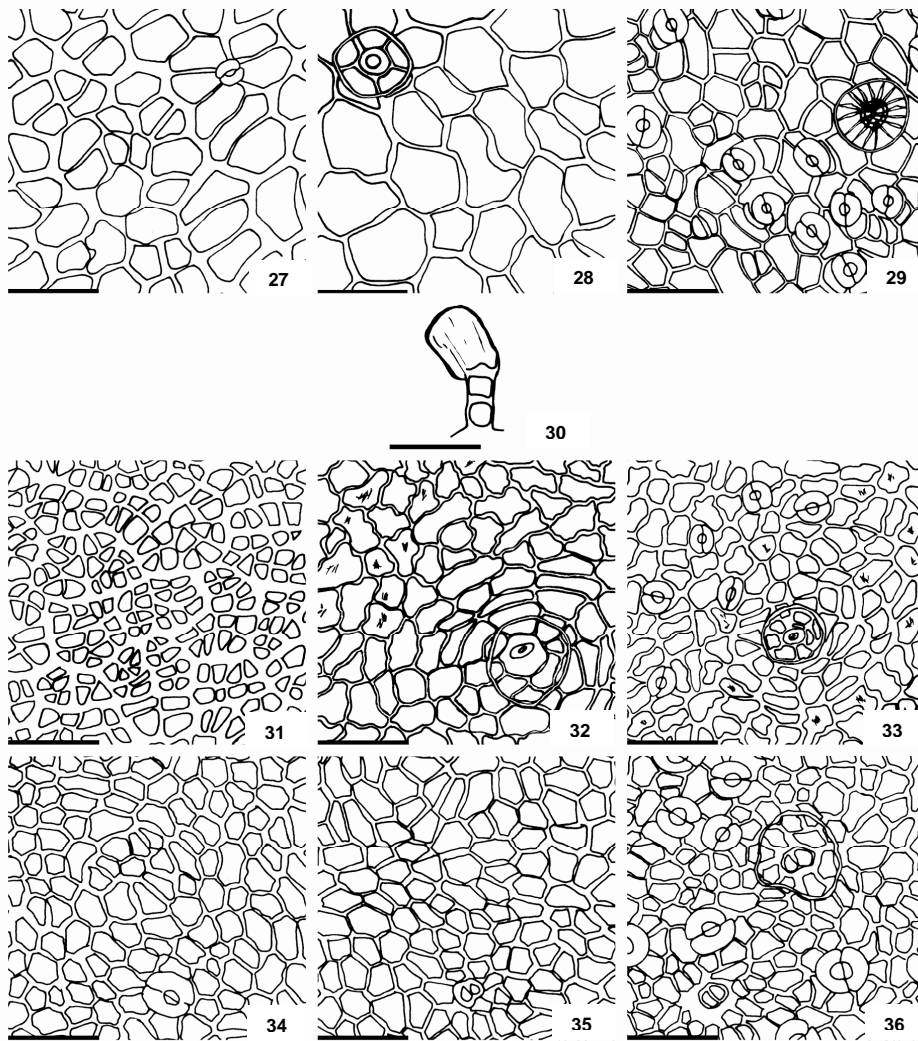
1. Tricomas ausentes
 2. Pelos glandulares ausentes
 3. Complejos estomáticos paracíticos
 4. Células lobuladas *Ilex canariensis* (Figs. 16, 17, 90)
 4. Células irregulares *Apollonias barbujana* (Figs. 22, 23, 92)
 3. Complejos estomáticos anomocíticos y grupos de dos células redondeadas en el haz de las hojas..... *Ilex perado* (Figs. 19, 20, 91)
 3. Complejos estomáticos actinocíticos y ausencia de grupos de dos células redondeadas... *Prunus lusitanica* (Figs. 25, 26, 93)
 2. Pelos glandulares presentes
 5. Pelos glandulares sésiles en forma globular con una sola célula en la base
 6. Células poligonales alargadas y pelos glandulares en forma de vesicular ovalada con pie segmentado *Heberdenia excelsa* (Figs. 28-30)
 6. Células irregulares más pequeñas con cristales de sílica en forma de aguja *Picconia excelsa* (Figs. 32, 33)
 5. Pelos glandulares sésiles en forma globular con dos células en la base
 7. *Myrica faya* (Figs. 35-36)
 7. *Myrica rivas-martinezii* (Figs. 37, 38, 97)
1. Tricomas presentes
 8. Tricomas constituidos por una sola célula
 9. Tricomas pequeños en forma de cono
 10. Complejos estomáticos ausentes, células poligonales
 11. *Erica arborea* (Figs. 39, 40, 98; ver Tablas 11 y 12)
 11. *Erica scoparia* (Figs. 43, 44, 100; ver Tablas 11 y 12)
 11. *Erica maderensis* (Figs. 41, 42, 99)
 10. Complejos estomáticos presentes, células pequeñas redondeadas..... *Rhamnus glandulosa* (Figs. 46, 47)
 9. Tricomas rectos
 12. Células irregulares en el envés de las hojas..... *Persea indica* (Figs. 49, 50, 102)
 12. Células poligonales en el haz y el envés de las hojas, y tricomas largos y flexibles con amplia base en las glándulas foliares *Ocotea foetens* (Figs. 52, 54)
 9. Tricomas largos y anchos con amplia base
 13. Pelos glandulares ausentes
 14. Complejos estomáticos anomocíticos y células poligonales *Visnea mocanera* (Figs. 56-58)
 14. Complejos estomáticos anisocíticos y células pequeñas irregulares..... *Clethra arborea* (Figs. 59-61, 105)
 13. Pelos glandulares presentes
 15. Complejos estomáticos paracíticos y células con paredes sinuosas *Viburnum rigidum* (Figs. 63-66, 106)
 9. Tricomas largos, ondulados y delgados
 16. Células pequeñas lobuladas y complejos estomáticos anomocíticos..... *Laurus azorica* (Figs. 68-70, 107)
 16. Células irregulares con estomas redondos de tipo paracítico *Salix canariensis* (Figs. 71-73, 108)
 16. Células poligonales con paredes gruesas concéntricas de fibras de esclerénquima en el envés de las hojas... *Euphorbia mellifera* (Figs. 74-76, 109)
 9. Tricomas largos en forma de cono
 17. Pelos glandulares con pie segmentado y una sola célula en la cabeza *Sambucus palmensis* (Figs. 81-84, 111)
 17. Pelos glandulares con pie segmentado y cuatro células en la cabeza *Sambucus lanceolata* (Figs. 77-80, 110)
 8. Tricomas constituidos por más de una célula *Arbutus canariensis* (Figs. 86-89, 112)

**CLAVE MICROHISTOLÓGICA DE LA EPIDERMIS DE LOS FRUTOS DE LAS ESPECIES ARBÓREAS PRESENTES EN
LOS BOSQUES DE LAURISILVA DE LAS ISLAS MACARONÉSICAS**

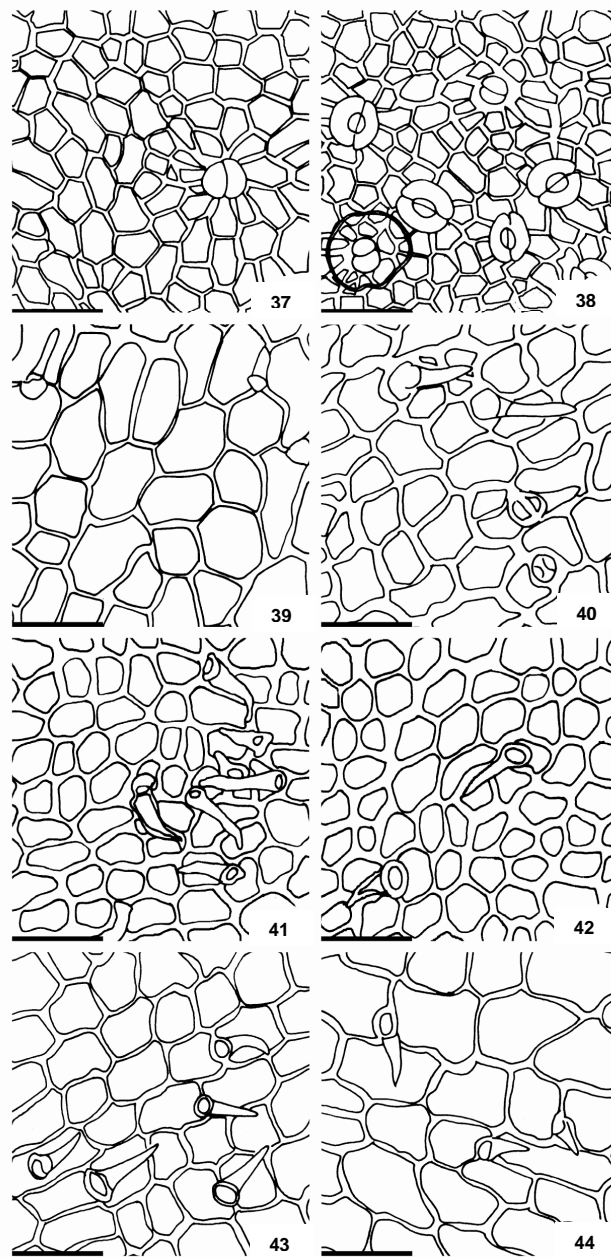
1. Tricomas ausentes
 2. Células con paredes gruesas
 3. Complejos estomáticos ausentes y células irregulares*Apollonias barbutana* (Fig. 21)
 3. Grandes estomas de tipo actinocítico..... *Ilex canariensis* (Fig. 15)
 3. Grandes estomas de tipo anomocítico y células pequeñas *Prunus lusitanica* (Fig. 24)
 3. Grupos de tres y cuatro células.....*Heberdenia excelsa* (Figs. 27, 94)
 2. Grupo de células pequeñas separadas por gruesas paredes y complejos estomáticos ausentes.....*Picconia excelsa* (Figs. 31, 95)
 2. Células sin paredes gruesas
 4. Complejos estomáticos ausentes y células poligonales de diferentes tamaños y densamente dispuestas*Persea indica* (Fig. 48)
 4. Complejos estomáticos anomocíticos
 5. Células pequeñas en grupos de dos..... *Ilex perado* (Fig. 18)
 5. Células pequeñas sin constituir grupos *Myrica faya* (Figs. 34, 96)
 4. Complejos estomáticos anomocíticos
 6. Grandes estomas y células anexas más estrechas que el resto *Rhamnus glandulosa* (Figs. 45, 101)
 6. Estomas pequeños y células anexas similares al resto ...*Arbutus canariensis* (Fig. 85)
 6. Estomas muy pequeños y escasos, fibras de esclerénquima en las paredes celulares fácilmente visibles al microscopio y no reflejadas en la figura..... *Ocotea foetens* (Figs. 51, 103)
 6. Células anexas similares en tamaño al resto y células cercanas dispuestas concéntricamente*Laurus azorica* (Fig. 67)
 4. Complejos estomáticos paracíticos y células poligonales grandes *Viburnum rigidum* (Fig. 62)
1. Tricomas presentes.....*Visnea mocanera* (Figs. 55, 58, 104)



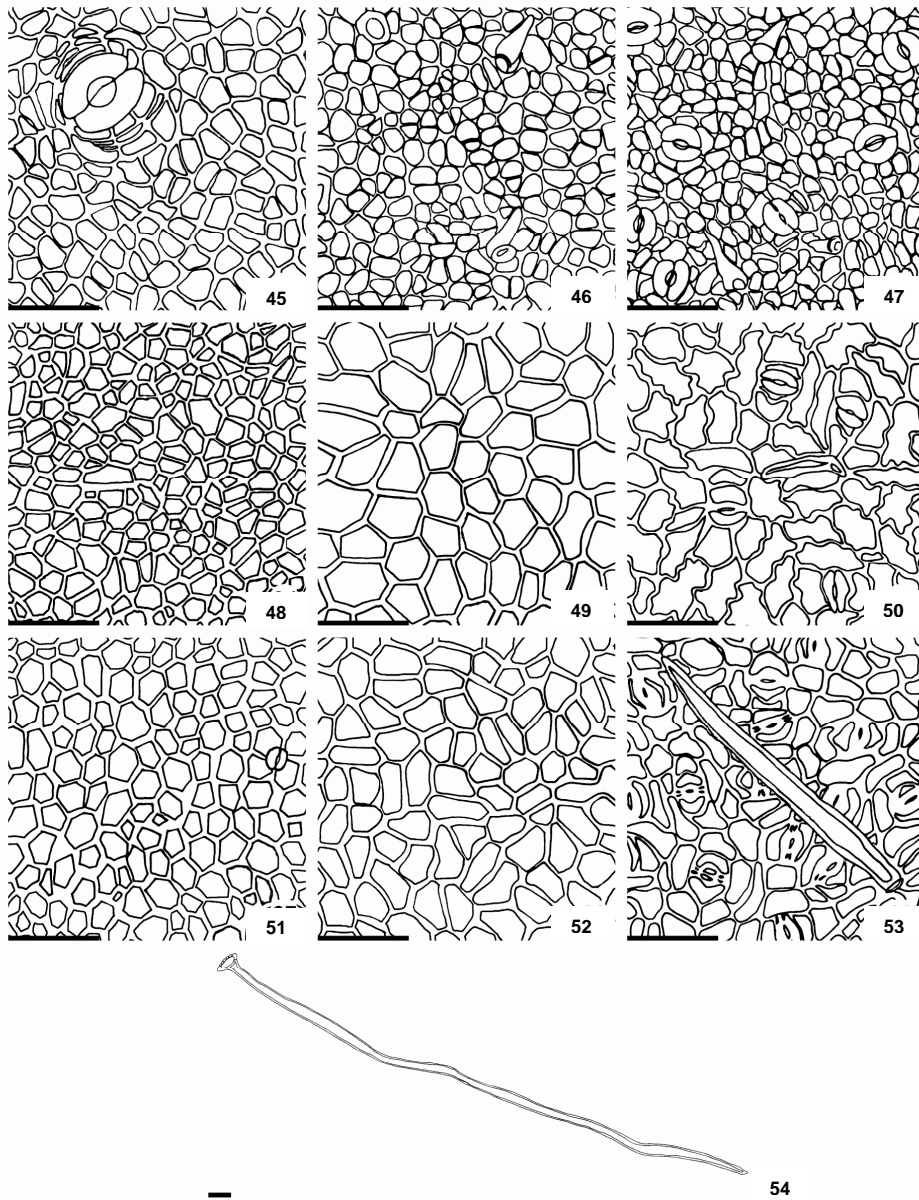
Figuras 15-26. Características del tejido epidérmico de los frutos (izquierda), y del haz (centro) y envés (derecha) de las hojas. Escala = 25 μ m. Figs. 15-17: *Ilex canariensis*, Figs. 18-20: *I. perado*, Figs. 21-23: *Apollonias barbujana*, Figs. 24-26: *Prunus lusitanica*.



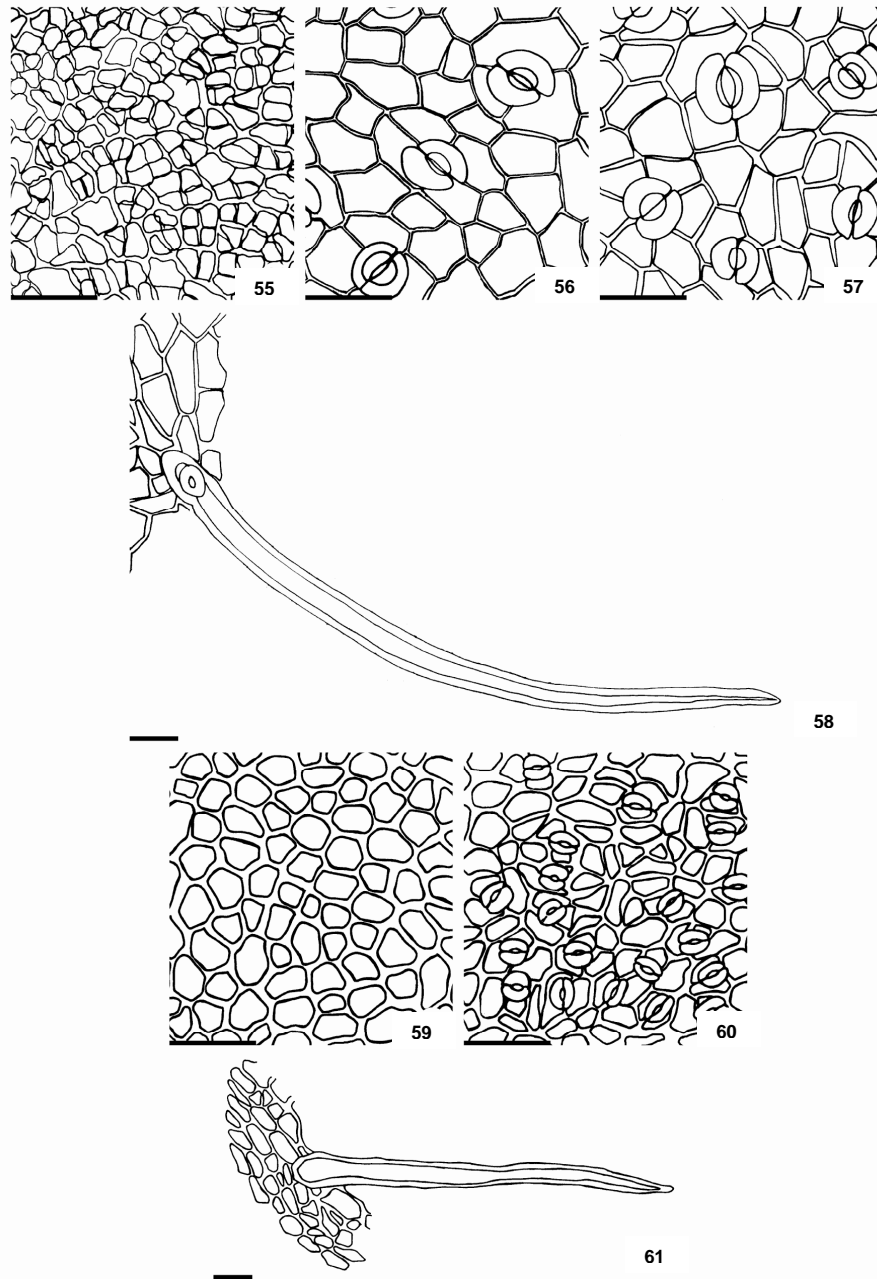
Figuras 27-36. Características del tejido epidérmico de los frutos (izquierda), y del haz (centro) y envés (derecha) de las hojas. Escala = 25 μ m. Figs. 27-29: *Heberdenia excelsa*, Fig. 30: Pelo glandular en las hojas de *H. excelsa*, Figs. 31-33: *Picconia excelsa*, Figs. 34-36: *Myrica faya*.



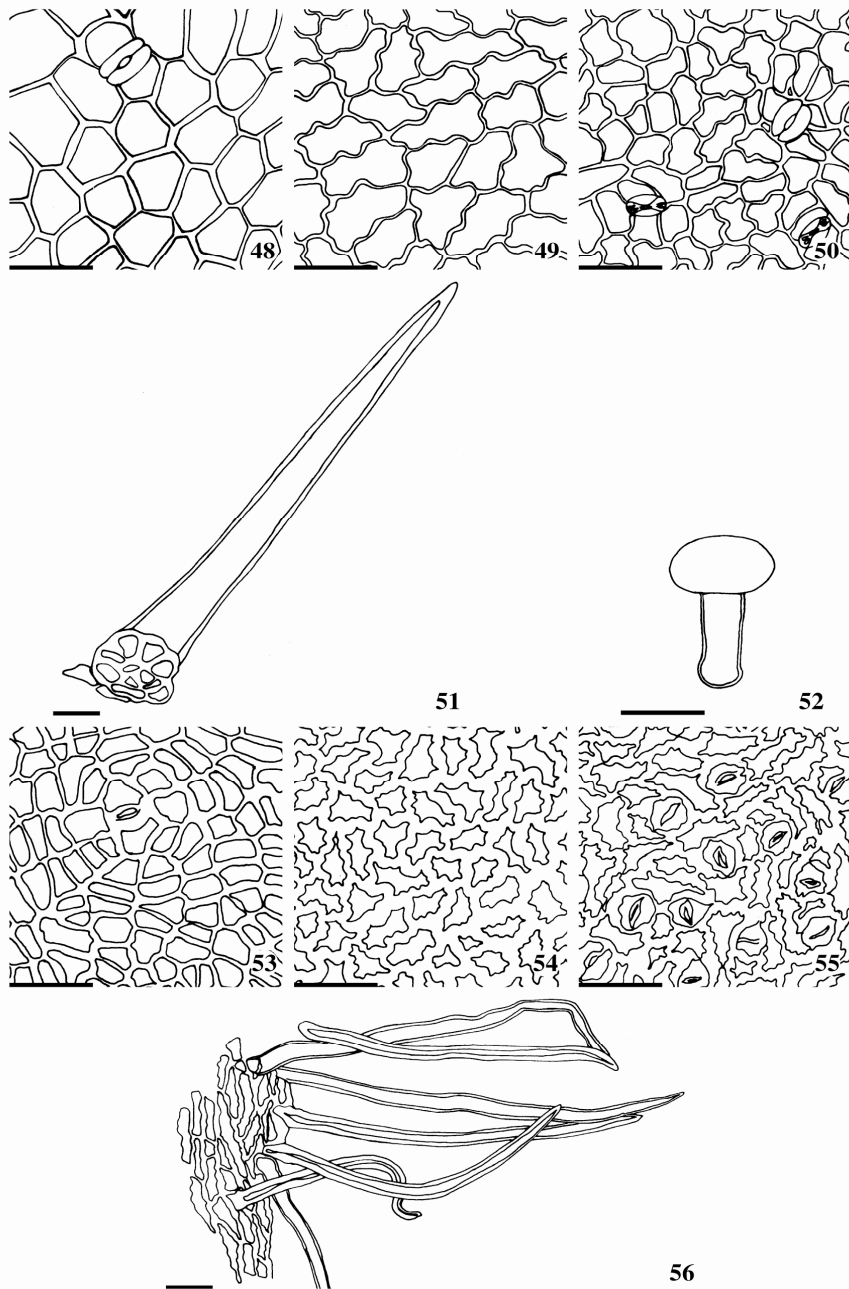
Figuras 37-44. Características del tejido epidérmico del haz (izquierda) y envés (derecha) de las hojas. Escala = 25 μ m. Figs. 37-38: *Myrica rivas-martinezii*, Figs. 39-40: *Erica arborea*, Figs. 41-42: *E. maderensis*, Figs. 43-44: *E. scoparia*.



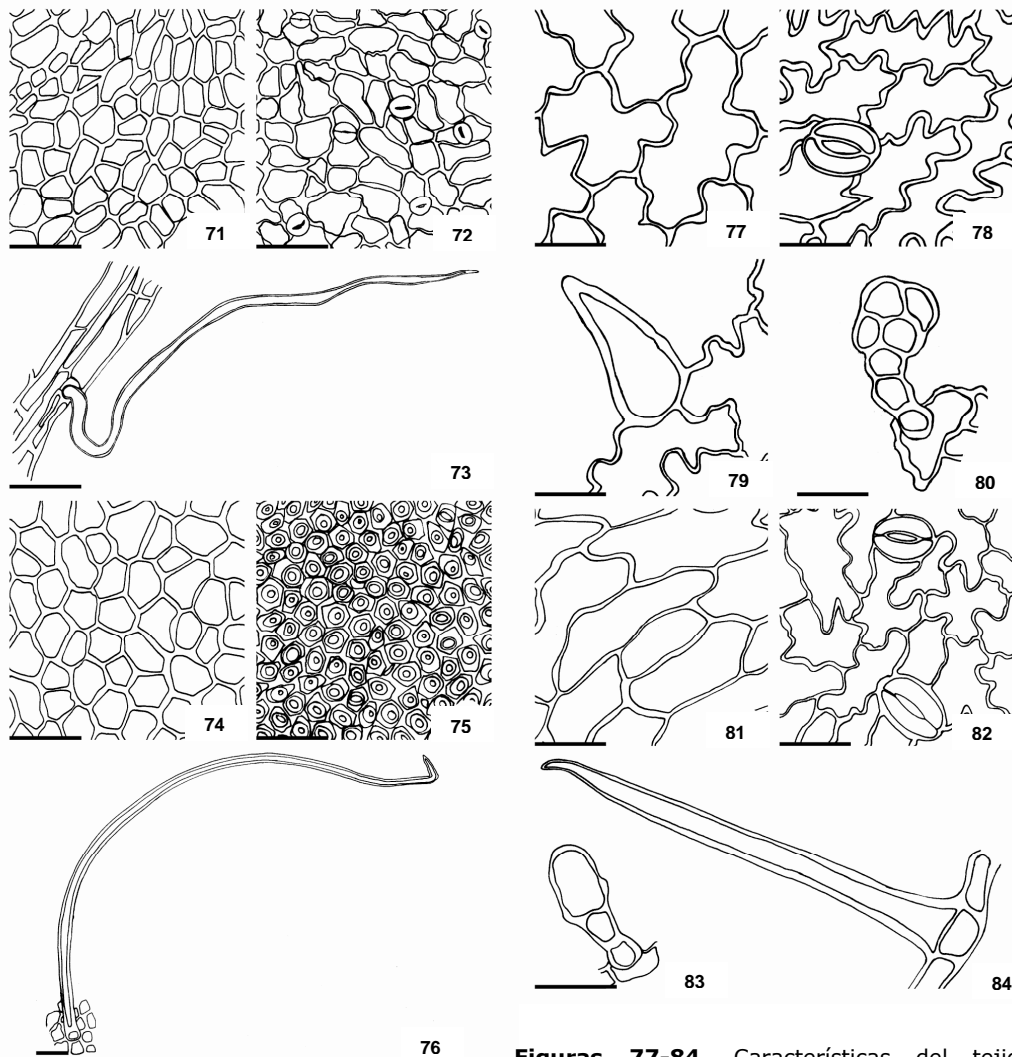
Figuras 45-54. Características del tejido epidérmico de los frutos (izquierda), y del haz (centro) y envés (derecha) de las hojas. Figs. 45-47: *Rhamnus glandulosa*, Figs. 48-50: *Persea indica*, Figs. 51-53: *Ocotea foetens* Escala = 25 μm , Fig. 54: Tricoma en hojas de *O. foetens* Escala = 8 μm .



Figuras 55-61. Características del tejido epidérmico. Figs. 55-57: Frutos (izquierda), haz (centro) y envés (derecha) de las hojas de *Visnea mocanera* Escala = 25 μm , Fig. 58: Tricoma en frutos y hojas de *V. mocanera* Escala = 20 μm , Figs. 59-60: Haz (izquierda) y envés (derecha) de las hojas de *Clethra arborea* Escala = 25 μm , Fig. 61: Tricoma en hojas de *C. arborea* Escala = 15 μm .

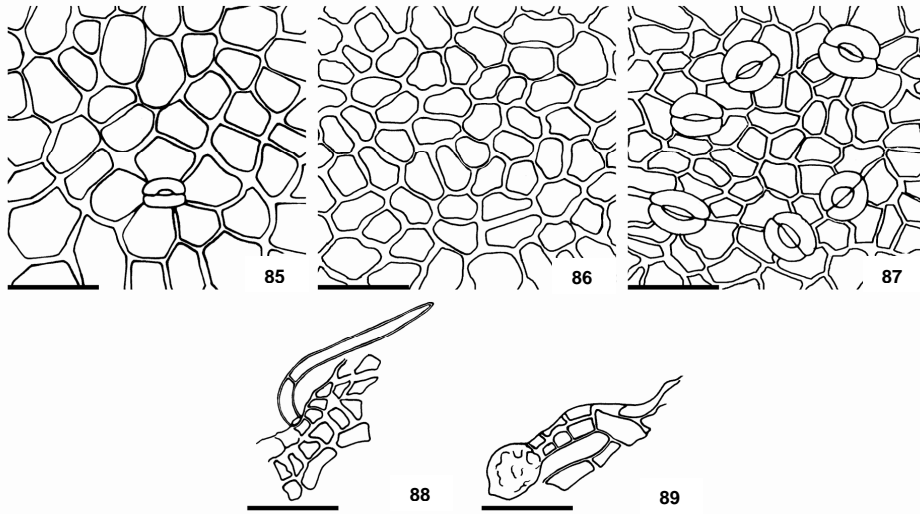


Figuras 62-70. Características del tejido epidérmico de los frutos (izquierda) y del haz (centro) y envés (derecha) de las hojas. Figs. 62-64: *Viburnum rigidum* Escala = 25 μm , Fig. 65: Tricoma en hojas de *V. rigidum* Escala = 20 μm , Fig. 66: Pelo glandular en hojas de *V. rigidum* Escala = 25 μm , Figs. 67-69: *Laurus azorica* Escala = 25 μm , Fig. 70: Tricomas en hojas de *L. azorica* Escala = 20 μm .

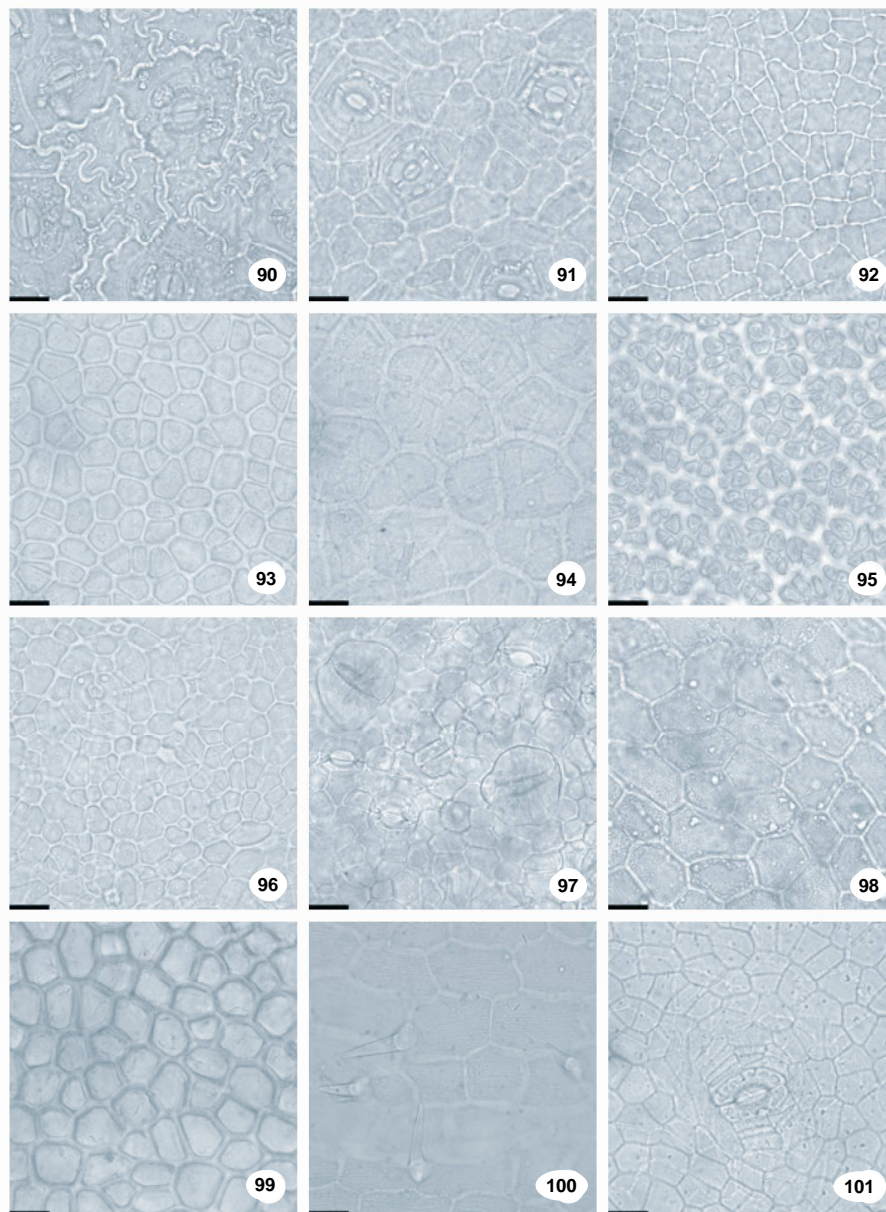


Figuras 71-76. Características del tejido epidérmico del haz (izquierda) y envés (derecha) de las hojas. Escala = 25 μ m. Figs. 71-72: *Salix canariensis*, Fig. 73: Tricoma en hojas de *S. canariensis*, Figs. 74-75: *Euphorbia mellifera*, Fig. 76: Tricoma en hojas de *E. mellifera* Escala = 15 μ m.

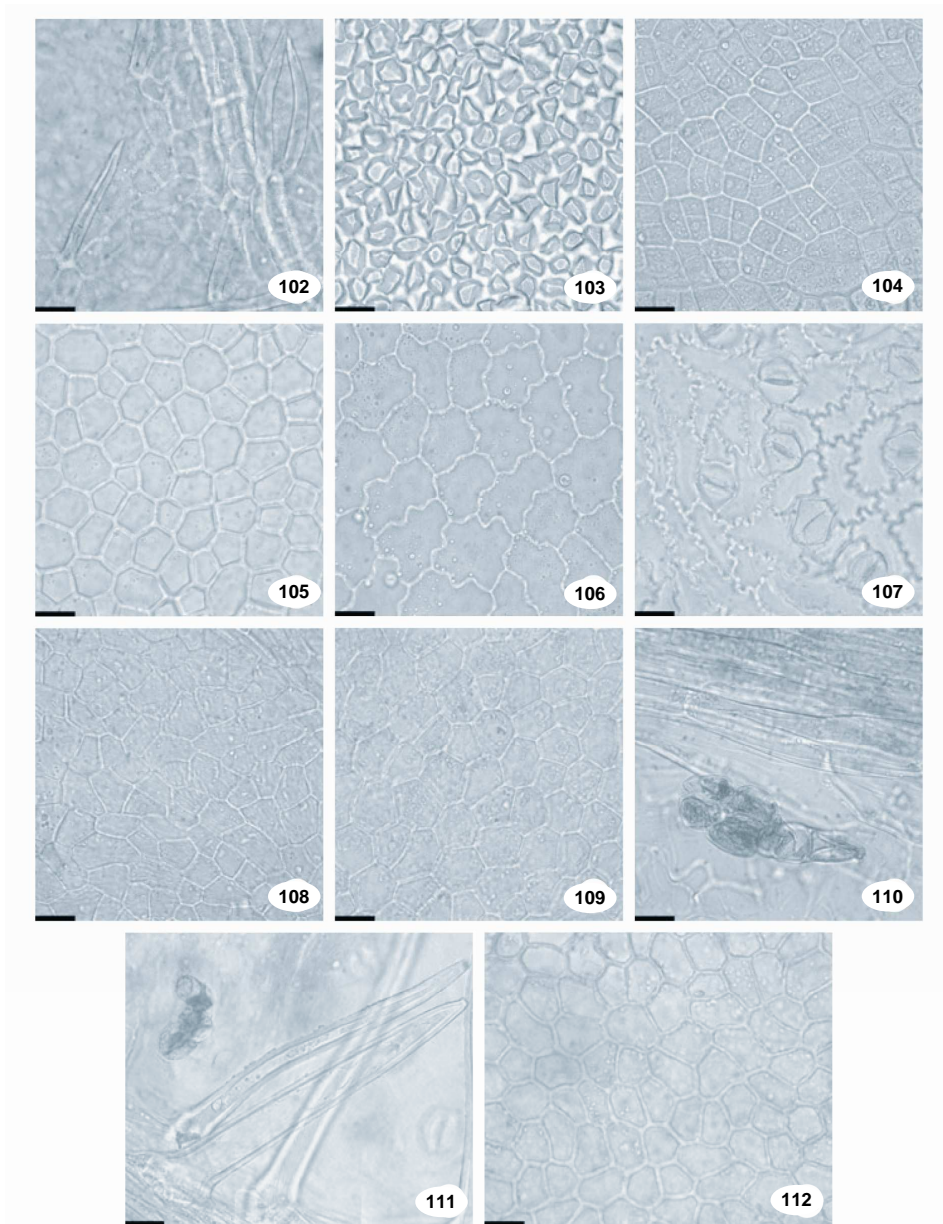
Figuras 77-84. Características del tejido epidérmico del haz (izquierda) y envés (derecha) de las hojas. Escala = 25 μ m. Figs. 77-78: *Sambucus lanceolata*, Fig. 79: Tricoma en hojas de *S. lanceolata*, Fig. 80: Pelo glandular en hojas de *S. lanceolata*, Figs. 81-82: *S. palmensis*, Fig. 83: Tricomas en hojas de *S. palmensis*, Fig. 84: Pelo glandular en hojas de *S. palmensis*.



Figuras 85-89. Características del tejido epidérmico de los frutos (izquierda) y del haz (centro) y envés (derecha) de las hojas. Escala = 25 μ m. Figs. 85-87: *Arbutus canariensis*, Fig. 88: Tricoma en hojas de *A. canariensis*, Fig. 89: Pelo glandular en hojas de *A. canariensis*.



Figuras 90-101. Escala = 25 μ m. Figs. 90-91: Envés de las hojas con complejos estomáticos, Fig. 90: *Ilex canariensis*, Fig. 91: *I. perado*, Figs. 92-93: Haz de las hojas, Fig. 92: *Apollonias barbujana*, Fig. 93: *Prunus lusitanica*, Figs. 94-96: Células epidérmicas de los frutos, Fig. 94: *Heberdenia excelsa*, Fig. 95: *Picconia excelsa*, Fig. 96: *Myrica faya*, Fig. 97: Envés de las hojas con pelos glandulares en *M. rivas-martinezii*, Figs. 98-100: Haz de las hojas, Fig. 98: *Erica arborea*, Fig. 99: *E. maderensis*, Fig. 100: *E. scoparia* con tricomas, Fig. 101: Células epidérmicas de los frutos de *Rhamnus glandulosa*.



Figuras 102-112. Escala = 15 μ m. Fig. 102. Envés de las hojas con tricomas en *Persea indica*, Figs. 103-104: Células epidérmicas de los frutos, Fig. 103: *Ocotea foetens*, Fig. 104: *Visnea mocanera*, Figs. 105-106: Haz de las hojas, Fig. 105: *Clethra arborea*, Fig. 106: *Viburnum rigidum*, Fig. 107: Envés de las hojas con complejos estomáticos en *Laurus azorica*, Figs. 108-109: Haz de las hojas, Fig. 108: *Salix canariensis*, Fig. 109: *Euphorbia mellifera*, Figs. 110-111: Envés de las hojas con tricomas, Fig. 110: *Sambucus lanceolata* con pelo glandular, Fig. 111: *S. palmensis* con pelo glandular y tricomas, Fig. 112: Haz de las hojas de *Arbutus canariensis*.

TERCERA PARTE

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

CAPÍTULO 7

**ECOLOGÍA TRÓFICA DE
LAS PALOMAS TURQUÉ Y RABICHE EN EL
PARQUE NACIONAL DE GARAJONAY
(LA GOMERA, ISLAS CANARIAS)**

7.1. INTRODUCCIÓN

El estatus de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) como endemismos íntimamente ligados a un hábitat relictivo sugiere que deben tener un papel muy importante en la estructura, composición y dinámica del bosque. Se han realizado diversas investigaciones sobre la distribución, estado de las poblaciones (Emmerson *et al.*, 1986, 1993; Martín *et al.*, 1996, 1998, 1999), y reproducción (Martín *et al.*, 1993, 1995; Hernández & Martín, 1994; Hernández, 1997; Hernández *et al.*, 1999), pero quizás sea la dieta el aspecto más desconocido de la biología de las palomas (ver Martín *et al.*, 2000).

La información obtenida por varios autores, mediante la observación de las aves en su medio natural y a través del análisis de algunos contenidos estomacales de ejemplares muertos o de excrementos, señala que las palomas se alimentan de los frutos de los árboles que constituyen el bosque de laurisilva, tanto en los árboles como en el suelo. Las especies que son citadas como más importantes son el Laurel (*Laurus azorica*), el Acebiño (*Ilex canariensis*), la Faya (*Myrica faya*), el Sanguino (*Rhamnus glandulosa*), el Til (*Ocotea foetens*) y el Viñátigo (*Persea indica*) (ej. Bolle, 1857; Reid, 1887; Meade-Waldo, 1889a, 1893; Bannerman, 1963; Emmerson, 1985; Martín *et al.*, 2000). Asimismo, también se ha constatado el consumo de hojas de la mayoría de estos árboles y de plantas fanerógamas como el Tagasaste (*Chamaecytisus proliferus*) y la Tederá (*Bituminaria bituminosa*) (Emmerson, 1985; Martín *et al.*, 2000). En la dieta de la Paloma Turqué se citan además hojas de *Galium* sp., *Viola* sp., *Erodium* sp., *Geranium canariense* y *Mercurialis annua* (Emmerson, 1985), y en la de Rabiche brotes foliares de *Hypericum* sp., gábulos de Sabina (*Juniperus turbinata*), piñones de Pino canario (*Pinus canariensis*), frutos de Zarza (*Rubus ulmifolius*) y Tasaigo (*Rubia fruticosa*), entre otros recursos (Emmerson, 1985; Martín *et al.*, 2000). Aunque las dos especies aprovechan los árboles frutales de los campos agrícolas próximos al bosque, es la Paloma Rabiche la que los utiliza con mayor frecuencia: guindas (*Prunus* gr. *avium*), aguacates (*Persea americana*), nísperos (*Eriobotrya japonica*), moras (*Morus nigra*), higos (*Ficus carica*), ciruelas (*Prunus domestica*) y albaricoques (*P. armeniaca*), así como hojas de Col (*Brassica* sp.), forman parte de su dieta (ej. Meade-Waldo, 1889b; Martín *et al.*, 2000 y referencias citadas). Emmerson (1985) también señala la presencia de diplópodos en algunos excrementos de ambas especies.

La tabla 13 presenta algunos datos no publicados sobre la dieta de estas dos especies de palomas.

Tabla 13. Datos no publicados sobre la dieta de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) en diversas localidades de las Islas Canarias. (*) Análisis microhistológico: los valores se expresan en porcentajes de campos ópticos; (d) dañadas; (s) sanas.

Origen del material	Especie	Tipo de recurso				Localidad	Isla	Fecha	Observador
		Fruto	Semilla	Hoja	Flores y/o néctar				
Buche de un ave adulta *	<i>Rhamnus glandulosa</i>	95 %	-	5%	-	TiGaiga	Tenerife	29/08/96	P. Marrero
Intestino de un ave adulta *	<i>Laurus azorica</i>	-	90% (d)	5%	-	Los Silos	Tenerife	27/11/96	P. Marrero
Excremento de un pollo *	<i>Chamaecytisus proliferus</i>	-	-	5%	-	TiGaiga	Tenerife	15/12/97	P. Marrero
Intestino de un pollo *	<i>Laurus azorica</i>	-	100% (d)	-	-	TiGaiga	Tenerife	23/12/97	P. Marrero
	<i>Chamaecytisus proliferus</i>	-	-	5%	-	TiGaiga	Tenerife		
	<i>Laurus azorica</i>	-	70% (d)	-	-	TiGaiga	Tenerife		
	<i>Persea indica</i>	-	25% (s)	-	-	TiGaiga	Tenerife	08/01/98	P. Marrero
Excremento de un pollo *	<i>Laurus azorica</i>	-	100 % (d)	-	-	TiGaiga	Tenerife	04/02/98	P. Marrero
Excremento de un ave adulta *	<i>Laurus azorica</i>	-	100 % (d)	-	-	TiGaiga	Tenerife	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Apollonias barbujana</i>	+	-	-	-	-	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Bosea yervamora</i>	+	-	-	-	Los Sauces y La Gaiga	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Maytenus canariensis</i>	+	-	-	-	Los Sauces	La Palma	06/07	A. Martín
Excremento	<i>Laurus azorica</i>	-	1 semilla (s)	-	-	Don Pedro	La Palma	19/07/07	A. Martín
Excrementos	<i>Rhamnus crenulata</i>	-	+	-	-	Bco. de Nogales	La Palma	11/07/08	A. Martín
Paloma Rabiche (<i>Columba junoniae</i>)									
Observaciones de campo	<i>Prunus gr. avium</i>	+	-	-	-	Tijarafe y Puntagorda	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Bituminaria bituminosa</i>	-	-	+	-	-	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Apollonias barbujana</i>	+	-	-	-	Puntallana, Los Sauces y Barvento	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Bosea yervamora</i>	+	-	-	-	Los Sauces y La Gaiga	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Cicer canariense</i>	+	-	+	-	Puntagorda	La Palma	2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Agave americana</i>	-	-	-	+	-	La Palma	08-09/2007-2009	A. Martín
Observaciones de campo	<i>Maytenus canariensis</i>	+	-	-	-	Los Sauces	La Palma	06/2007	A. Martín
Buche de un pollo voladero	<i>Prunus gr. avium</i>	14 frutos	-	-	-	Los Sauces	La Palma	08/06/08	A. Martín
	<i>Bituminaria bituminosa</i>	-	40 semillas (s)	-	-	Puntagorda	La Palma		
Buche y molleja de un ave adulta	<i>Apollonias barbujana</i>	5 frutos	-	-	-	-	La Palma		
	<i>Bituminaria bituminosa</i>	-	7 semillas (s)	-	-	Los Sauces	La Palma	25/05/09	A. Martín
	<i>Laurus azorica</i>	1 fruto	-	-	-	-	-		
	<i>Solanum nigrum</i>	2 frutos	60-70 semillas (s)	-	-	-	-		

No obstante, y a pesar de estos valiosos datos de historia natural, se carece de un estudio cuantitativo y sistemático sobre la ecología trófica de las palomas endémicas de Canarias. Para realizar este tipo de investigación se requiere, como se ha comentado a lo largo del presente trabajo, del desarrollo de una metodología que permita evaluar la importancia espacio-temporal de los distintos recursos que constituyen la dieta. El carácter simpátrico de estas aves aporta un valor añadido a los resultados, puesto que ayudarán a comprender cómo dos especies frugívoras coexisten en un mismo hábitat.

El estudio de la dieta de otra de las especies endémicas que habitan en la laurisilva, la Paloma Trocaz (*C. trocaz*) en la isla de Madeira, se llevó a cabo mediante el análisis microhistológico de las muestras fecales (Oliveira *et al.*, 2002; Marrero, 2003). Estos trabajos proporcionaron los primeros datos cuantitativos de la composición de la dieta a lo largo de un año. Los resultados más relevantes pusieron de manifiesto, entre otras cosas, que la Paloma Trocaz consumía preferentemente los frutos de *O. foetens*, *I. canariensis* y *L. azorica*, pero también hojas de árboles, arbustos y herbáceas. La alimentación de esta especie mostró una clara variación estacional, consumiendo frutos en el período de máxima producción (otoño e invierno), y hojas y flores cuando la abundancia de frutos era mínima (primavera y verano). El uso de las especies presentes en la dieta coincidió con su predominancia en el bosque, aunque con excepciones como *I. canariensis*, de distribución localizada en la laurisilva de Madeira, lo que indicaría las preferencias de la Paloma Trocaz por determinadas especies de plantas.

Teniendo en cuenta estos resultados, la finalidad del presente trabajo es el estudio sistemático de la ecología trófica de las dos especies de palomas de las Islas Canarias mediante los siguientes objetivos: (i) describir la composición de la dieta de las palomas Turqué y Rabiche usando las muestras fecales identificadas mediante análisis molecular, (ii) estudiar los patrones estacionales y espaciales de la dieta, (iii) comparar la dieta y distribución de las dos especies simpátricas, (iv) evaluar la relación entre la disponibilidad de frutos y su consumo, y (v) analizar el estado de las semillas encontradas en los excrementos.

7.2. MÉTODOS

Área de estudio

La Gomera se localiza a unos 30 km del suroeste de la isla de Tenerife y a unos 333 km de África (28°07' N, 17°14' O). Tiene un área de 369 km² y una altitud máxima de 1.487 m s.n.m. (Alto Garajonay). Después de La Palma, es en

La Gomera donde se han registrado los valores más elevados de abundancia de ambas especies de palomas (2,87 aves/10' para Turqué y 0,77 aves/10' para Rabiche, Martín *et al.*, 2000).

El estudio se realizó, entre mayo de 2007 y mayo de 2008, en ocho áreas localizadas en el interior del Parque Nacional de Garajonay: en el Norte (La Hoya del Teón y Meriga), al Sur (Los Pajaritos y Hierba Huerto), al Este (Los Sanguinos y Cañada de D. Pedro) y al Oeste (Ancón Negro y La Piedra Encantada) (Figura 113). Aunque todas las estaciones de muestreo presentan una vegetación de laurisilva, ésta varía en composición de especies según su orientación y topografía. En conjunto, las especies más abundantes y ampliamente distribuidas son *L. azorica*, *I. canariensis* y *M. faya*, mientras que el Naranjero Salvaje (*I. perado*) y el Barbusano (*A. barbujana*) son las más escasas y de distribución más restringida (Tabla 14).

Tabla 14. Abundancia de los árboles con frutos carnosos presentes en las áreas de estudio establecidas en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. HT = Hoya del Teón; LS = Los Sanguinos; HH = Hierba Huerto; AN = Ancón Negro; ME = Meriga; CD = Cañada de D. Pedro; LP = Los Pajaritos y LE = La Piedra Encantada.

Familia	Áreas de estudio							
	(nº árboles/ha)							
Especies	HT	LS	HH	AN	ME	CD	LP	LE
Lauraceae								
<i>Apollonias barbujana</i>	50	10	-	-	-	-	-	-
<i>Laurus azorica</i>	140	240	70	583	380	280	790	470
<i>Ocotea foetens</i>	-	-	-	-	-	-	-	120
<i>Persea indica</i>	-	-	-	-	200	60	-	70
Aquifoliaceae								
<i>Ilex canariensis</i>	410	190	10	325	110	70	81	120
<i>Ilex perado</i>	-	-	-	-	-	-	16	-
Rhamnaceae								
<i>Rhamnus glandulosa</i>	40	210	-	-	10	-	-	30
Myricaceae								
<i>Myrica faya</i>	130	140	290	50	180	80	113	150
Oleaceae								
<i>Picconia excelsa</i>	90	10	-	217	-	190	16	140
Sambucaceae								
<i>Sambucus palmensis</i>	-	-	-	-	10	10	-	140
<i>Viburnum rigidum</i>	20	10	-	150	10	260	-	-

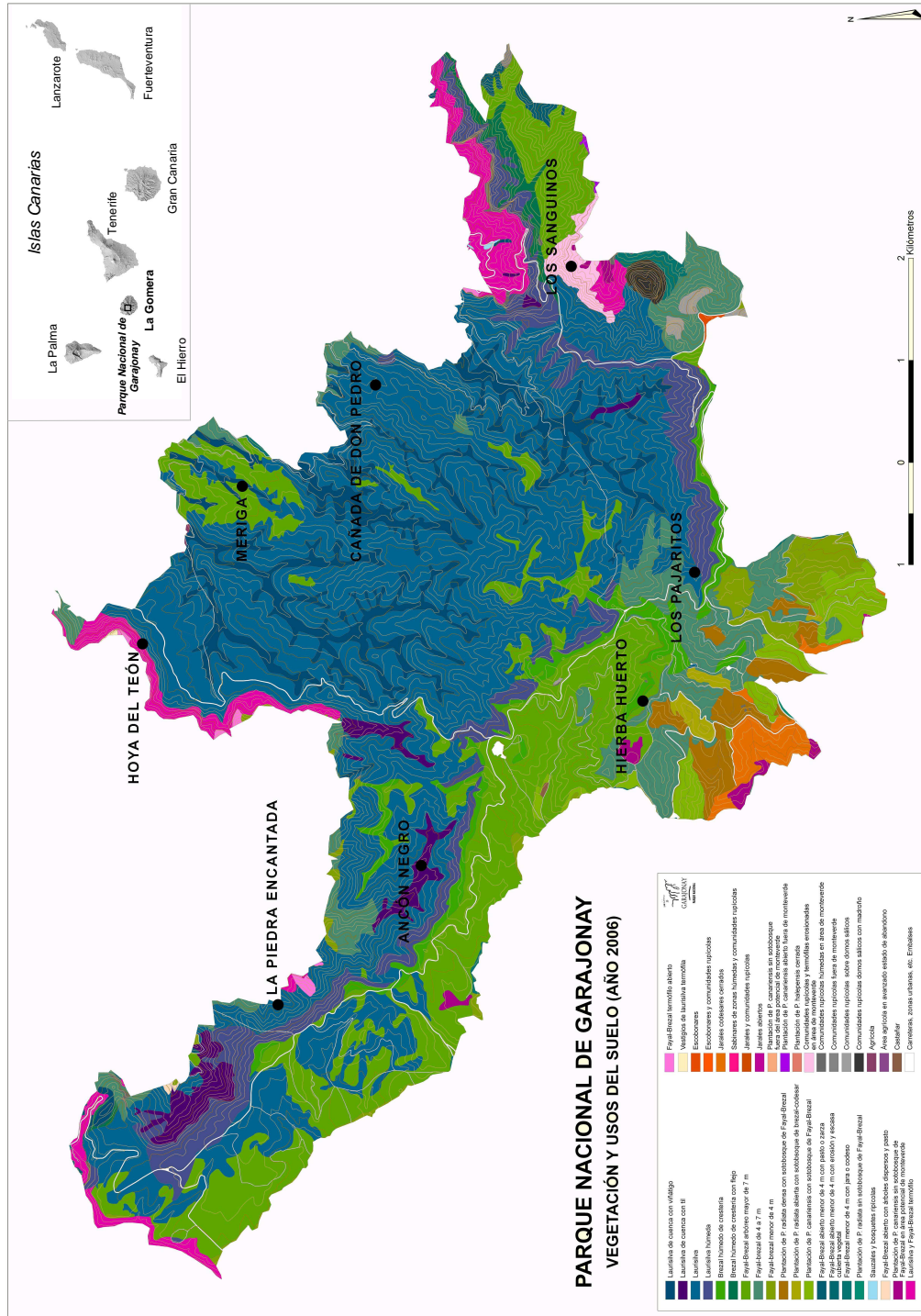


Figura 113. Mapa de vegetación del Parque Nacional de Garajonay, mostrando la localización de las ocho áreas de estudio.
Fuente bibliográfica: PN Garajonay.

Colecta de muestras

En cada una de las áreas de muestreo se colectaron plumas y excrementos de palomas dos veces en cada estación del año. Las plumas mudadas de diferentes individuos de las dos especies fueron utilizadas en el estudio genético de la diversidad inter- e intraespecífica de las poblaciones de palomas. Los excrementos, destinados al análisis de la dieta, previa identificación molecular, fueron colectados cerca de bebederos o posaderos. En algunas ocasiones, y con el fin de visualizar fácilmente las muestras fecales entre la hojarasca, se colocaron plásticos transparentes (aprox. 1 x 3 m) debajo de algunos posaderos. Estos plásticos no influyeron en la conducta de las aves y la vegetación se recuperó rápidamente tras su retirada al finalizar el estudio. Únicamente, se recogieron los excrementos recientes para asegurar que correspondían a la estación del año en estudio, retirando los antiguos. La pseudo-replicación en el muestreo se evitó tomando un máximo de 10 muestras por posadero. Por último, los excrementos fueron etiquetados individualmente y almacenados a -20°C.

Finalmente, se tomaron muestras de hojas y frutos de la mayoría de las especies de plantas presentes en las áreas de estudio para la elaboración de la colección microhistológica de referencia.

Análisis de los excrementos

Los excrementos fueron identificados usando el método molecular descrito en los capítulos 3 y 4 (Marrero *et al.*, 2008, 2009). Después de determinar la especie de procedencia, el contenido de los excrementos fue analizado para la descripción de la dieta. Los fragmentos epidérmicos de las plantas consumidas por las palomas fueron identificados mediante la comparación con una colección microhistológica de referencia de hojas (haz y envés), frutos y semillas de la mayoría de las especies de plantas, incluyendo árboles, arbustos, herbáceas y helechos presentes en las áreas de estudio. El tejido epidérmico de las plantas posee unas peculiaridades tales como el número, tamaño y forma de las células, estomas, tricomas y pelos glandulares, que son útiles para su distinción, incluso a nivel específico. Las características microhistológicas de todas las especies de plantas estudiadas fueron anotadas, dibujadas y fotografiadas (ver capítulo 6, Marrero & Nogales, 2005).

El análisis consistió en disgregar cada excremento en unos 500 µl de agua. Los excrementos presentaban con frecuencia el mismo volumen y sólo en algunos casos, hubo que suprimir o añadir 100 µl de agua, cuando eran demasiado

pequeños o grandes, respectivamente. De esta mezcla, se tomaban 2 gotas para ser examinadas con un microscopio óptico bajo el objetivo de 10x. Este proceso se repitió 5 veces para cada muestra, analizándose 10 campos ópticos seleccionados al azar para cada preparación y por tanto, haciendo un total de 50 campos ópticos/muestra. Los datos tomados de la lectura de los campos ópticos fueron expresados como la presencia/ausencia de las especies vegetales en cada muestra, respecto al número total de campos ópticos examinados (Pulido & Díaz, 1994). Del mismo modo, la frecuencia de aparición de las plantas en las heces constituye el número medio de aparición de cada especie respecto al número total de muestras fecales estudiadas.

El material que podía ser identificado a nivel macroscópico, principalmente semillas intactas y hojas enteras, era inicialmente determinado mediante la comparación con los especímenes depositados en un herbario de referencia. Dicha identificación era posteriormente verificada microscópicamente cuando fue necesario. Su cuantificación se realizó mediante una estima del porcentaje de volumen ocupado en el excremento, y transformado a campos ópticos mediante una simple regla de tres, considerando que el volumen total corresponde a 50 campos ópticos. Esto permitió obtener una unidad común para comparar los datos.

Disponibilidad de frutos

Para determinar la relación entre el consumo de frutos por las palomas Turqué y Rabiche y la disponibilidad de frutos en el bosque, se realizó un estudio sobre la composición, fenología y abundancia relativa estacional de las especies arbóreas más comunes en cada una de las áreas de estudio en el Parque Nacional de Garajonay.

El método consistió en recorrer a pie, dos veces en cada estación del año durante el período 2007/08, un transecto de unos 500 m de largo, en cada una de las áreas de estudio. Se registró la presencia/ausencia de flores y frutos en los árboles situados hasta los 2 m desde uno de los lados del transecto. Además, se estimó la proporción de frutos verdes, maduros o pasados, en la copa de los árboles mediante el uso de prismáticos. Es obvio que los resultados obtenidos en este tipo de muestreo no reflejan la producción real de frutos en toda la extensión del hábitat (Blake *et al.*, 1990). Sin embargo, proporcionan una estimación aproximada de la cantidad de frutos disponibles para *C. bollii* y *C. junoniae* en el hábitat de estudio.

Análisis de datos

Los datos de la dieta se presentan de dos formas: 1) como el porcentaje de campos ópticos que contenían una determinada especie vegetal respecto al total de campos ópticos estudiados (porcentaje total), y 2) como el número medio y desviación estándar de dichos campos ópticos respecto a las muestras que contenían esa especie (porcentaje medio). La primera medida indica la incidencia de una especie en la dieta de las palomas, mientras que la segunda señala la prevalencia de esa especie en las dietas de cada individuo. La relación entre el porcentaje total de campos ópticos y el porcentaje de presencia en las muestras fecales fue evaluada mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

La composición de la dieta (porcentajes transformados a arco seno) se examinó mediante un análisis de varianza multivariante (MANOVA), considerando como fuentes de variación las épocas del año (primavera, verano, otoño e invierno), las ocho áreas de estudio y la interacción entre ambas. La variación temporal y espacial de las principales especies de plantas en la dieta fue evaluada con un análisis de varianza univariante, mientras que el análisis independiente de los dos factores se realizó con una ANOVA de tipo I, aplicando el test de Scheffé para las comparaciones a posteriori. La influencia de las estaciones del año y las áreas de estudio sobre la composición de la dieta también fue ordenada mediante un análisis de componentes principales (PCA). Además, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico para comparar la similitud de la dieta entre las diferentes áreas de estudio, usando el método de vinculación inter-grupos y el intervalo de distancia euclídea al cuadrado.

La relación estacional entre la disponibilidad de frutos (número de frutos/ha) y el porcentaje de frutos en campos ópticos se estudió mediante el coeficiente de correlación de Pearson. El test de razón de verosimilitud fue aplicado para examinar las diferencias en el consumo de hojas y frutos de determinadas especies, así como para evaluar el estado de las semillas presentes en los excrementos.

Los componentes más relevantes de la dieta de ambas especies de palomas fueron comparados mediante la prueba de t-Student para muestras independientes. La similitud o superposición de las dietas se calculó mediante el índice de Morisita usando el porcentaje total de campos ópticos (Krebs, 1989). Los valores de este índice oscilan entre 0 (solapamiento nulo) y 1 (solapamiento completo). La amplitud de nicho trófico se evaluó, usando el porcentaje total de campos ópticos, con los índices estandarizados de Levin y de Hurlbert, donde los valores cercanos a 0 indican especialización de la dieta, y los valores próximos a 1

indican una dieta de composición diversa (Krebs, 1989). El índice de Levin considera todos los tipos de alimentos (frutos, hojas y flores), mientras que el índice de Hurlbert tan sólo los frutos (disponibles y consumidos) en cada estación del año.

Los resultados de la dieta de las Palomas Turqué y Rabiche fueron comparados con los obtenidos por Oliveira *et al.* (2002) para la Paloma Trocaz, mediante el análisis de varianza univariante y los índices de similitud y de amplitud de nicho trófico.

Todos los análisis estadísticos se desarrollaron usando los programas SPSS 15.0 (SPSS Inc., 2006) y Canoco 4.5 (Ter Braak & Šmilauer, 2002).

7.3. RESULTADOS

Análisis molecular de los excrementos

Se logró genotipar un total de 505 excrementos (53,2% de los 949 excrementos analizados), de los que 449 (89%) fueron identificados como pertenecientes a la Paloma Turqué y 56 (11%) a la Paloma Rabiche. La Paloma Turqué fue detectada en todas las áreas de estudio, mientras que la Rabiche se localizó en cinco de las ocho fuentes (Los Sanguinos, La Piedra Encantada, Hoya del Teón, Los Pajaritos y Hierba Huerto). El porcentaje de muestras fecales genotipadas fue mayor para las colectadas en verano (85,8%) y otoño (59,8%), respecto a las de invierno (40,6%) y primavera (32,5%) ($G_3 = 175,46$; $p < 0,001$).

Dieta de la Paloma Turqué

Para obtener una muestra temporal y espacialmente representativa de la dieta de la Paloma Turqué, se analizó una media de 50 excrementos por estación del año (≈ 6 por área de estudio), lo cual significó el análisis microhistológico de un total de 198 excrementos y 9.900 campos ópticos.

La dieta de la Paloma Turqué consistió en al menos 13 especies de plantas (Tabla 15). Los frutos (pulpa y semillas) representaron el 75,6% del total de campos ópticos, las hojas un 22,4% y las flores tan sólo el 0,3%. Los frutos de Laurel (*Laurus azorica*) fueron el recurso más importante en la dieta, seguido por el Viñátigo (*Persea indica*), y los frutos y hojas del Acebiño (*Ilex canariensis*), Sanguino (*Rhamnus glandulosa*) y Tederá (*Bituminaria bituminosa*).

Tabla 15. Dieta y variación estacional de la Paloma Turqué en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. Los valores se expresan como porcentajes del total de campos ópticos observados por muestra, y como media y desviación estándar de la especie respecto al total de muestras que contenía dicha especie. f = frutos, h = hojas y fl = flores. En negrita se señala la parte vegetal más consumida significativamente.

Familia Especies	Campos ópticos										
	Frecuencia de aparición					Media % ± DE (por muestra fecal)					
	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total	
Lauraceae											
<i>Apollonias barbujana</i> (f)	-	-	2,08	-	0,50	-	-	100,00±0,00	-	100,00±0,00	
<i>Laurus azorica</i> (f, h)	66,75	25,33	18,58	68,12	45,37	90,71±23,88	60,80±45,94	74,33±40,30	85,58±29,12	81,67±33,87	
<i>Ocotea foetens</i> (f)	-	0,29	6,41	4,44	2,72	-	7,00±4,24	77,00±46,00	72,66±30,35	60,00±43,97	
<i>Persea indica</i> (f)	2,64	8,00	27,16	16,08	13,21	35,00±45,74	96,00±4,90	81,50±34,27	78,80±28,46	76,94±34,86	
Aquifoliaceae											
<i>Ilex canariensis</i> (f, h, fl)	4,37	27,45	13,29	-	11,05	58,00±45,64	82,37±36,60	91,14±18,69	-	81,03±34,70	
Rhamnaceae											
<i>Rhamnus glandulosa</i> (f, h)	9,16	15,04	23,54	4,08	12,81	54,00±46,88	80,22±37,57	94,16±12,78	100,00±0,00	79,31±35,90	
Fabaceae											
<i>Bituminaria bituminosa</i> (f, h)	12,33	14,58	3,12	0,36	7,68	93,42±15,65	100,00±0,00	75,00±35,36	6,00±4,00	80,10±35,97	
<i>Chamaecytisus proliferus</i> (h)	2,18	3,79	3,29	3,71	3,22	58,00±59,40	60,66±51,43	52,66±30,55	60,66±51,15	58,00±40,06	
Rubiaceae											
<i>Galium cf. scabrum</i> (h)	0,15	1,54	0,83	1,06	0,87	8,00±0,00	37,00±24,04	40,00±0,00	52,00±0,00	34,80±20,18	
<i>Phyllis nobla</i> (h)	-	-	1,37	-	0,33	-	-	66,00±0,00	-	66,00±0,00	
Ericaceae											
<i>Erica arborea</i> (h)	-	0,04	-	0,04	0,02	-	2,00±0,00	-	2,00±0,00	2,00±0,00	
Bryophyta	0,03	0,45	0,20	0,12	0,20	2,00±0,00	5,50±7,00	5,00±0,00	6,00±0,00	5,00±5,01	
Invertebrados	4,00	4,25	-	0,12	2,13	53,00±54,37	51,00±56,58	-	3,00±1,41	42,20±49,80	
Gen. spp. indeterminadas (h)	0,11	-	-	0,04	0,04	3,00±1,41	-	-	2,00±0,00	2,66±1,15	

En cantidades minoritarias aparece el Tagasaste (*Chamaecytisus proliferus*), el Til (*Ocotea foetens*) y restos de invertebrados (órdenes Aranae, Coleoptera, Julida, Acari, Opiliones e Hymenoptera y Clase Chilopoda). Las presas animales parecen ser un recurso limitado y posiblemente accidental debido al diminuto tamaño de la mayoría de los restos encontrados.

La elevada correlación existente entre el porcentaje total de campos ópticos y la frecuencia de aparición en las muestras fecales ($r_p = 0,98$; $p < 0,001$), indicó que los resultados del análisis fecal eran representativos de la totalidad de los excrementos.

(a) Variación espacio-temporal

La composición de la dieta mostró una variación espacio-temporal significativa (Lambda de Wilks = 3,56; $p < 0,001$). Del análisis de las siete especies vegetales principales en la dieta mediante el modelo general lineal univariante, se desprende que la interacción entre las áreas de estudio y las estaciones del año resultó claramente significativa en sus efectos, excepto para el caso del Tagasaste (*C. proliferus*) (Tabla 16).

Tabla 16. Variación espacio-temporal de los principales componentes de la dieta de la Paloma Turqué en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera.

Especies	Estadísticos	
	Área*Estación	
	F	p
<i>Laurus azorica</i>	2,38	0,001
<i>Ocotea foetens</i>	2,16	0,004
<i>Persea indica</i>	4,89	< 0,001
<i>Ilex canariensis</i>	3,61	< 0,001
<i>Rhamnus glandulosa</i>	5,50	< 0,001
<i>Bituminaria bituminosa</i>	6,36	< 0,001
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	0,85	0,644

El análisis independiente de cada uno de los factores mostró que el consumo de la mayoría de las especies importantes en la dieta varió significativamente entre las diferentes estaciones del año (Tabla 17). En primavera e invierno, la

Tabla 17. Variación estacional de los principales componentes de la dieta de la Paloma Turqué durante el año 2007/08 en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. Los valores representan la media y desviación estándar del porcentaje de campos ópticos respecto al total de campos analizados por muestra en cada estación del año. P = Primavera; V = Verano; O = Otoño; I = Invierno; NS = Diferencias no significativas. Sólo se muestran las diferencias estacionales significativas (Test de Scheffé).

Especies	Estaciones				F	p	Diferencias estacionales
	Primavera n = 53	Verano n = 48	Otoño n = 48	Invierno n = 49			
<i>Laurus azorica</i>	66,75±45,24	25,33±42,08	18,58±37,92	68,12±43,34	19,21	< 0,001	P = I > V = O
<i>Ocotea foetens</i>	-	0,29±1,54	6,41±24,44	4,44±18,66	2,10	0,101	NS
<i>Persea indica</i>	2,64±14,41	8,00±26,84	27,16±43,38	16,08±34,37	6,10	< 0,001	O > P = V
<i>Ilex canariensis</i>	4,37±18,95	27,45±44,35	13,29±33,18	-	8,98	< 0,001	V > P
<i>Rhamnus glandulosa</i>	9,16±27,51	15,04±35,23	23,54±41,66	4,08±19,99	3,16	0,025	O > I
<i>Bituminaria bituminosa</i>	12,33±32,37	14,58±35,66	3,12±15,99	0,36±1,66	3,38	0,019	P = V > O = I
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	1,09±6,93	3,79±18,24	3,29±14,34	3,71±18,02	0,32	0,810	NS

dieta se centró en el consumo de frutos de *L. azorica*, encontrados en el 67,3% del total de campos ópticos analizados en estas estaciones. En verano y otoño, la dieta fue proporcionalmente más diversa, y aunque *L. azorica* siguió siendo importante (22%), se registró un alto consumo de *I. canariensis* y *B. bituminosa*, comprendiendo en conjunto el 41,5% en verano, y de *P. indica* y *R. glandulosa* en otoño (52,8%).

En la figura 114, se muestra que esta variación se basó en el uso diferencial de frutos y hojas ($G_3 = 820,82$; $p < 0,001$). Aunque los frutos fueron mayoritarios en la dieta durante todo el año, su consumo disminuyó al aumentar el uso de hojas en verano y otoño, principalmente las de *R. glandulosa* (32,1%) e *I. canariensis* (21,2%). Desde un punto de vista global, la Paloma Turqué consumió de igual modo los frutos y hojas de *I. canariensis* ($G_1 = 3,63$; $p = 0,057$), pero tomó una mayor cantidad de hojas que frutos de *R. glandulosa* ($G_1 = 673,20$; $p < 0,001$) y prefirió las semillas de *B. bituminosa* con respecto a sus hojas ($G_1 = 237,49$; $p < 0,001$).

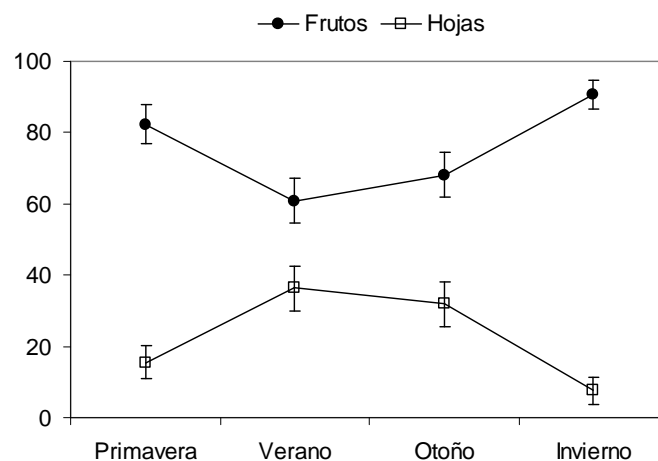


Figura 114. Variación estacional de la presencia de frutos (círculos negros) y hojas (cuadrados blancos) en la dieta de la Paloma Turqué durante el año 2007/08. Los puntos representan la media y desviación estándar del porcentaje de aparición de cada especie en los 50 campos ópticos analizados por muestra.

La presencia en la dieta de siete de las especies de plantas más importantes para la Paloma Turqué varió significativamente entre las ocho áreas de estudio (Tabla 18). *Laurus azorica* fue la única especie presente en la dieta en todas las áreas mientras que *O. foetens* y *C. proliferus* tuvieron una distribución más restringida.

Tabla 18. Variación espacial de los principales componentes de la dieta de la Paloma Turqué en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. Los valores representan la media y desviación estándar del porcentaje de campos ópticos respecto al total de campos analizados por muestra en cada área de estudio. HT = Hoya del Teón; LS = Los Sanguinos; HH = Hierba Huerto; AN = Ancón Negro; ME = Meriga; CD = Cañada de D. Pedro; LP = Los Pajaritos y LE = La Piedra Encantada; NS = Diferencias no significativas. Sólo se muestran las diferencias espaciales significativas (Test de Scheffé).

Especies	Áreas de estudio										Estadísticos		
	HT n = 24	LS n = 26	HH n = 24	AN n = 25	ME n = 24	CD n = 24	LP n = 24	LE n = 27	F	p	Diferencias espaciales		
<i>Laurus azorica</i>	32,83±45,77	20,76±37,19	56,50±48,23	53,60±49,00	40,16±45,64	66,50±48,03	65,50±47,49	30,66±45,26	3,53	0,001	NS		
<i>Ocotea foetens</i>	8,33±28,23	-	-	-	-	-	4,16±20,41	8,88±24,59	1,93	0,066	NS		
<i>Persea indica</i>	-	13,84±29,46	8,33±28,23	-	10,25±28,70	25,75±43,94	8,33±28,23	36,74±46,59	4,35	< 0,001	LE > HT=AN		
<i>Ilex canariensis</i>	0,33±1,63	-	12,50±33,78	35,36±48,15	24,58±40,15	-	16,66±38,06	0,22±1,15	5,59	< 0,001	AN > HT=LS=CD=LE		
<i>Rhamnus glandulosa</i>	44,83±49,17	19,30±39,76	-	8,00±27,68	0,33±1,63	-	4,16±20,41	24,14±40,35	7,19	< 0,001	HT > HH=AN=ME=CD=LP		
<i>Bituminaria bituminosa</i>	14,50±34,29	33,61±46,35	4,16±20,41	-	4,16±20,41	4,16±20,41	-	-	6,33	< 0,001	LS > HH=AN=ME=CD=LP=LE		
<i>Chamaecytisus profliferus</i>	-	-	1,08±5,30	-	21,91±38,13	3,58±17,55	-	-	7,26	< 0,001	ME > HT=LS=HH=AN=CD=LP=LE		

El análisis de agrupamiento representó la similitud de las dietas en dos grupos: uno que incluye a las tres áreas de estudio situadas en zonas de borde (Hoya del Teón, Los Sanguinos y La Piedra Encantada), y otro constituido por todas las áreas localizadas en el interior del bosque de laurisilva (Figura 115).

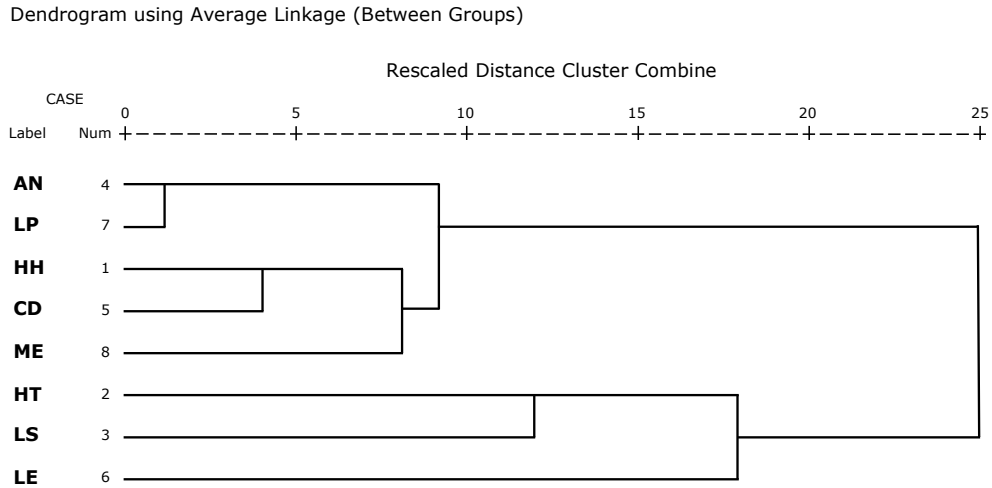


Figura 115. Agrupamiento de las áreas de estudio respecto a la similitud en la dieta de la Paloma Turqué. HT = Hoya del Teón; LS = Los Sanguinos; HH = Hierba Huerto; AN = Ancón Negro; ME = Meriga; CD = Cañada de D. Pedro; LP = Los Pajaritos y LE = La Piedra Encantada.

Por tanto, la composición botánica de la dieta de la Paloma Turqué dependió de la estación del año y el área de estudio. Los resultados del PCA muestran gráficamente la variación espacio-temporal de todos los componentes de la dieta (Figura 116). El eje I explicó el 62,2% de la varianza de los datos estacionales, mientras que conjuntamente con el eje II explicaron el 97,4%. En el caso de los datos espaciales, el eje I explicó el 42,9% de la variabilidad en la dieta y conjuntamente con el eje II constituyeron el 66,9%. La dieta en primavera e invierno fue similar, destacando un único componente importante (*L. azorica*), y diferente a la del otoño y verano, en donde fue más diversa en el uso de árboles, arbustos y algunas herbáceas. Las áreas de estudio se asociaron del mismo modo que en el análisis de agrupamiento (clúster jerárquico). La longitud de los vectores indican las diferentes especies dominantes en la dieta en cada área.

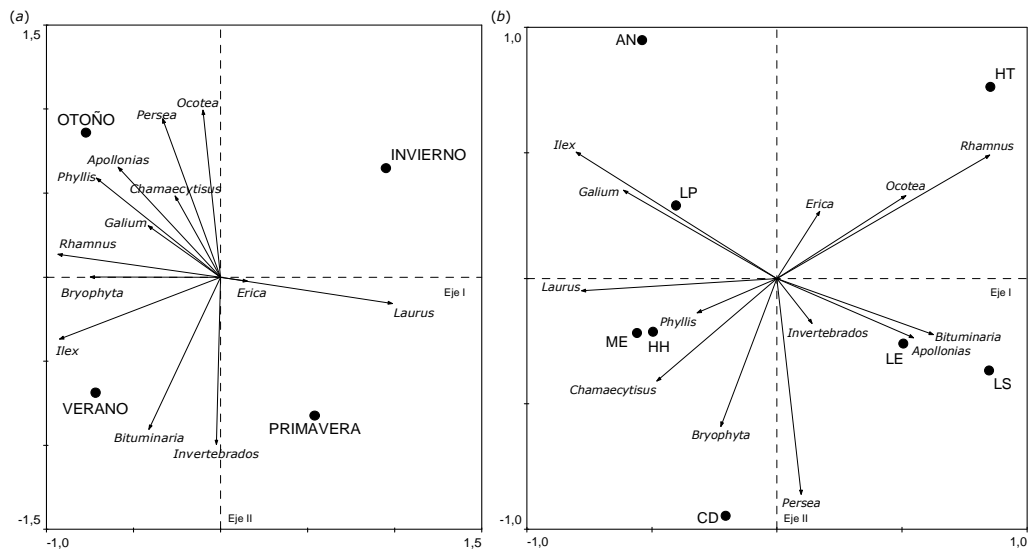


Figura 116. Análisis de componentes principales de los porcentajes de campos ópticos mostrando la influencia de (a) la estación del año y (b) las áreas de estudio sobre la dieta de la Paloma Turqué. HT = Hoya del Teón; LS = Los Sanguinos; HH = Hierba Huerto; AN = Ancón Negro; ME = Meriga; CD = Cañada de D. Pedro; LP = Los Pajaritos y LE = La Piedra Encantada.

Dieta de la Paloma Rabiche

El limitado número de excrementos genotipados ($n = 56$) no permitió la realización de ciertos análisis a nivel de los patrones espacio-temporales. Este resultado es probablemente un fiel reflejo de la reducida población de esta especie dentro del Parque Nacional de Garajonay, mencionada con anterioridad por Martín *et al.* (2000). Por tanto, se examinó el contenido del total de excrementos identificados genéticamente, lo que significó el análisis de 2.800 campos ópticos.

La dieta de la Paloma Rabiche estuvo constituida por al menos 10 especies de plantas (Tabla 19). Los frutos representaron el 93,5% del total de campos ópticos y las hojas el 6,3%. Los frutos y hojas de *R. glandulosa* y *B. bituminosa*, y los frutos de *O. foetens* y *L. azorica* fueron los alimentos principales en la dieta de la Paloma Rabiche. *Persea indica*, *Apollonias barbujana* e *I. canariensis* también fueron consumidos, aunque en menor proporción. La correlación entre el porcentaje total de campos ópticos y la frecuencia de aparición en las muestras fecales ($r_p = 0,97$; $p < 0,001$), confirma que los resultados no representan preferencias individuales.

Tabla 19. Dieta y variación estacional de la Paloma Rabiche en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. Los valores se expresan como porcentajes del total de campos ópticos observados por muestra, y como media y desviación estándar de la especie respecto al total de muestras que contenía dicha especie. f = frutos y h = hojas. En negrita se señala la parte vegetal más consumida significativamente.

Familia Especies	Campos ópticos												
	Frecuencia de aparición				Media % ± DE (por muestra fecal)								
	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total			
Lauraceae													
<i>Apollonias barbušana</i> (f)	-	-	15,06	-	4,03	-	-	56,50±50,39	-	56,50±50,39			
<i>Laurus azorica</i> (f)	12,50	-	15,86	30,28	9,82	100,00±0,00	-	79,33±29,14	53,00±53,279	68,75±42,29			
<i>Ocotea foetens</i> (f)	0,75	-	30,40	28,57	11,82	3,00±1,41	-	91,20±13,31	50,00±33,78	60,18±39,87			
<i>Persea indica</i> (f)	16,50	0,07	1,06	26,28	5,96	66,00±48,08	2,00±0,00	4,00±1,63	61,33±45,35	33,40±41,29			
Aquifoliaceae													
<i>Ilex canariensis</i> (f, h)	-	0,61	0,66	13,42	2,14	-	16,00±0,00	10,00±0,00	94,00±0,00	40,00±46,86			
Rhamnaceae													
<i>Rhamnus glandulosa</i> (f, h)	-	68,46	13,2	-	35,32	-	98,88±0,00	99,00±1,41	-	98,90±3,64			
Fabaceae													
<i>Bituminaria bituminosa</i> (f, h)	72,5	30,69	8,53	-	26,89	82,85±36,58	99,75±0,70	42,66±50,64	-	83,66±34,54			
<i>Chamaecytisus proliferus</i> (h)	-	0,23	-	-	0,10	-	6,00±0,00	-	-	6,00±0,00			
Bryophyta	0,25	-	-	-	0,03	2,00±0,00	-	-	-	2,00±0,00			
Invertebrados	0,25	-	0,26	0,28	0,14	2,00±0,00	-	4,00±0,00	2,00±0,00	2,66±1,15			
Gen. spp. indeterminadas (h)	-	-	0,26	0,28	0,10	-	-	4,00±0,00	2,00±0,00	3,00±0,00			

(a) Variación espacio-temporal

El estudio espacio-temporal de la dieta mostró diferencias significativas (Lambda de Wilks = 3,16; $p = 0,001$). No obstante, el limitado tamaño muestral podría condicionar los resultados del efecto de la interacción estación-área sobre cada una de las especies de plantas. Por tanto, se presentan los datos de la variación temporal y espacial por separado (Tablas 20 y 21, respectivamente). Se apreciaron diferencias significativas en el consumo estacional de las principales especies, excepto para *I. canariensis* (Tabla 20). En primavera y verano destacaron en la dieta los frutos de *B. bituminosa* y *R. glandulosa*, respectivamente, mientras que en los meses de otoño e invierno predominaron los frutos de las lauráceas. En general, los frutos fueron consumidos durante todo el año aunque con una ligera disminución en otoño, época en que las palomas se alimentaron de hojas de *I. canariensis* y *R. glandulosa* (Figura 117). La Paloma Rabiche hizo un uso diferencial de los recursos de determinadas especies, detectándose diferencias significativas en *I. canariensis* (hojas>frutos: $G_1 = 20,66$; $p < 0,001$), *R. glandulosa* (frutos>hojas: $G_1 = 782,35$; $p < 0,001$) y *B. bituminosa* (frutos>hojas: $G_1 = 867,67$; $p < 0,001$).

En el estudio de la variación espacial, realizado entre las dos áreas con mayor número de muestras de la Paloma Rabiche identificadas (Los Sanguinos y La Piedra Encantada), se observaron diferencias significativas en algunas de las especies más representativas de cada zona (Tabla 21). Esto indica que la estructura vegetal de las áreas determinó en gran medida la composición de la dieta de las palomas.

Los resultados del PCA muestran la influencia de las estaciones del año y las áreas de estudio sobre la composición de la dieta de la Paloma Rabiche (Figura 118). El eje I de los datos estacionales explicó el 50,0% de la varianza y conjuntamente con el eje II el 85,1%, mientras que para los datos espaciales el eje I explicó el 47,7% y con el eje II el 87,2% de la varianza. Desde el punto de vista temporal, el eje I relaciona el verano con la presencia en la dieta de especies como *R. glandulosa*, mientras que en otoño e invierno aparecen algunas lauráceas como *A. barbujana*, *O. foetens* y *L. azorica*. El análisis espacial muestra como la presencia de determinadas especies en la dieta está asociada a las áreas de estudio (Tabla 14).

Tabla 20. Variación estacional de los principales componentes de la dieta de la Paloma Rabiche durante el año 2007/08 en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. P = Primavera; V = Verano; O = Otoño; I = Invierno; NS = Diferencias no significativas. Sólo son mostradas las diferencias estacionales significativas (Test de Scheffé).

Especies	Estaciones				F	p	Diferencias estacionales
	Primavera n = 8	Verano n = 26	Otoño n = 15	Invierno n = 7			
<i>Apollonias barbujana</i>	-	-	15,06±34,82	-	3,00	0,039	NS
<i>Laurus azorica</i>	12,50±35,35	-	15,86±34,64	30,28±47,13	3,07	0,035	I > V
<i>Ocotea foetens</i>	0,75±1,48	-	30,40±45,06	28,57±35,84	5,65	0,002	O > V
<i>Persea indica</i>	16,50±35,54	0,07±0,39	1,06±1,98	26,28±41,95	4,35	0,008	I > V
<i>Ilex canariensis</i>	-	0,61±3,13	0,66±2,58	13,42±35,52	1,85	0,149	NS
<i>Rhamnus glandulosa</i>	-	68,46±46,65	13,20±34,83	-	13,36	< 0,001	V > P = V = O
<i>Bituminaria bituminosa</i>	72,50±44,78	30,69±46,95	8,53±26,04	-	5,90	0,002	P > O = I

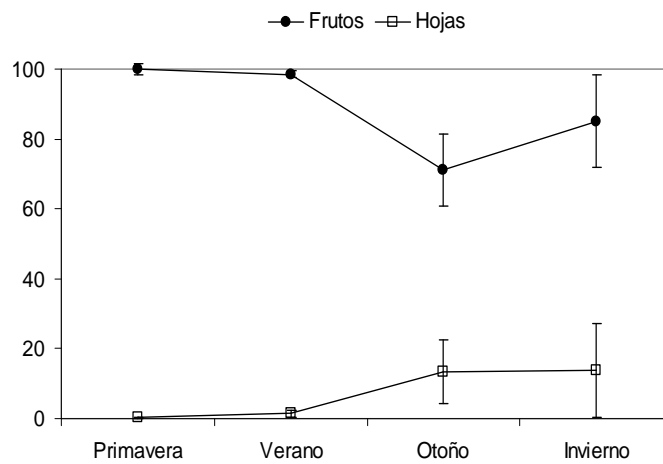


Figura 117. Variación estacional de la presencia de frutos (círculos negros) y hojas (cuadrados blancos) en la dieta de la Paloma Rabiche durante el año 2007/08. Los puntos representan la media y desviación estándar del porcentaje de aparición de cada especie en los 50 campos ópticos analizados por muestra.

Tabla 21. Variación espacial de los principales componentes de la dieta de la Paloma Rabiche en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera. LS = Los Sanguinos y LE = La Piedra Encantada; NS = Diferencias no significativas. Sólo son mostradas las diferencias espaciales significativas.

Especies	Áreas de estudio		Estadísticos		
	LS n = 34	LE n = 10	t	p	Diferencias espaciales
<i>Apollonias barbujana</i>	6,64±23,92	-	0,93	0,354	NS
<i>Laurus azorica</i>	4,29±18,65	1,40±3,77	0,19	0,848	NS
<i>Ocotea foetens</i>	-	45,60±40,63	-7,55	< 0,001	LE > LS
<i>Persea indica</i>	0,29±1,11	18,80±36,33	-3,27	0,002	LE > LS
<i>Ilex canariensis</i>	0,47±2,74	9,40±29,72	-1,64	0,108	NS
<i>Rhamnus glandulosa</i>	43,52±49,80	-	2,73	0,009	LS > LE
<i>Bituminaria bituminosa</i>	39,00±48,76	10,00±31,62	1,80	0,079	NS

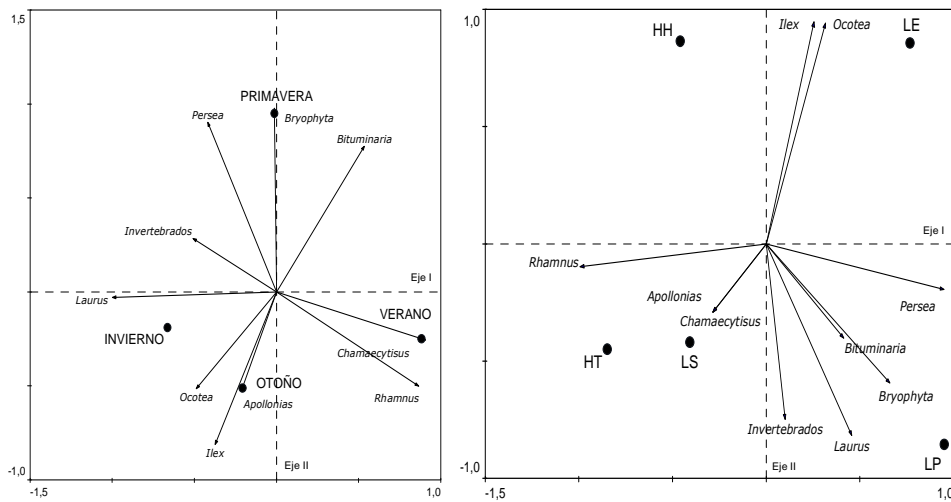


Figura 118. Análisis de componentes principales de los porcentajes de campos ópticos mostrando la influencia de (a) la estación del año y (b) las áreas de estudio sobre la dieta de la Paloma Rabiche. HT = Hoya del Teón; LS = Los Sanguinos; HH = Hierba Huerto; LP = Los Pajaritos y LE = La Piedra Encantada.

Comparación de las dietas de las palomas en hábitats de laurisilva

Las dietas de Turqué y Rabiche fueron significativamente diferentes respecto a la mayoría de las especies de plantas más consumidas (Tabla 22). La Paloma Turqué ingirió una mayor proporción de *L. azorica* e *I. canariensis*, mientras que la Paloma Rabiche lo hizo con *A. barbujana*, *O. foetens*, *R. glandulosa* y *B. bituminosa*. No obstante, al comparar la dieta de las dos palomas en Los Sanguinos y La Piedra Encantada, áreas donde se obtuvo un mayor tamaño muestral para la Rabiche, se observa que las diferencias en la dieta de ambas especies no son tan evidentes. Únicamente, se apreciaron diferencias significativas para la proporción de frutos de *O. foetens* consumidos, mayor en la Paloma Rabiche que en la Paloma Turqué, y para *L. azorica* en Los Sanguinos y cierta tendencia marginalmente significativa en La Piedra Encantada, en este caso mayor en la dieta de la Paloma Turqué que en la de la Paloma Rabiche (Tabla 23).

Tabla 22. Comparación de los principales componentes de la dieta en porcentaje de campos ópticos, de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera.

Especies	Especies				Estadísticos	
	<i>C. bollii</i>		<i>C. junoniae</i>		t	p
	Media	DE	Media	DE		
<i>Apollonias barbujana</i>	0,50	7,10	4,03	18,81	-2,35	0,019
<i>Laurus azorica</i>	45,37	47,85	9,82	28,58	5,40	< 0,001
<i>Ocotea foetens</i>	2,72	15,34	11,82	29,51	-3,08	0,002
<i>Persea indica</i>	13,21	32,40	5,96	21,10	1,45	0,147
<i>Ilex canariensis</i>	11,05	30,59	2,14	12,74	2,11	0,035
<i>Rhamnus glandulosa</i>	12,81	32,54	35,32	47,86	-4,03	< 0,001
<i>Bituminaria bituminosa</i>	7,68	26,03	26,89	43,85	-4,18	< 0,001
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	3,22	16,08	0,10	0,80	1,34	0,181

Tabla 23. Comparación de los principales componentes de la dieta en porcentaje de campos ópticos, de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) en dos localidades del Parque Nacional de Garajonay, La Gomera.

Especies	Los Sanguinos		La Piedra Encantada	
	<i>C. bollii</i> * <i>C. junoniae</i>		<i>C. bollii</i> * <i>C. junoniae</i>	
	t	p	t	p
<i>Apollonias barbujana</i>	-0,58	0,562	-	-
<i>Laurus azorica</i>	2,40	0,020	1,88	0,068
<i>Ocotea foetens</i>	-	-	-3,49	< 0,001
<i>Persea indica</i>	2,66	0,010	1,07	0,290
<i>Ilex canariensis</i>	-0,87	0,386	-1,53	0,133
<i>Rhamnus glandulosa</i>	-2,01	0,049	1,93	0,062
<i>Bituminaria bituminosa</i>	-0,41	0,684	-1,68	0,101
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	-0,87	0,386	-	-

La similitud entre la composición de la dieta de las palomas Turqué y Rabiche puede considerarse como “media”, según el valor del índice de Morisita. En cualquier caso, el índice de Levin señala que ambas dietas tienden hacia la especialización, en la que son pocas las especies centrales en la alimentación de las palomas, al menos durante el año 2007/2008 en las áreas de estudio del Parque Nacional (Tabla 24).

Tabla 24. Índices de similitud y de amplitud de nicho trófico de la dieta de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*).

Índices	Especies	
	<i>C. bollii</i>	<i>C. junoniae</i>
Morisita		
<i>C. bollii</i>	-	0,52
<i>C. junoniae</i>	0,52	-
Levin	0,21	0,31
Hurlbert	0,73	0,25

Relación de la dieta de las palomas con la disponibilidad de frutos

Las especies arbóreas con frutos carnosos presentes en la dieta de las palomas, tuvieron frutos durante la mayor parte del año, aunque la producción de frutos maduros se centró en los meses de otoño en las lauráceas, en verano en *R. glandulosa*, mientras que frutos maduros de *I. canariensis* se encontraron todo el año. Por tanto, en verano y otoño se registró el pico de producción de frutos en el total de las áreas de estudio (Figura 119). Se observó una tendencia general en las dos palomas de aumentar el consumo de frutos, cuando éstos estaban maduros en la mayoría de las especies arbóreas, teniendo en cuenta que la disponibilidad fue estimada como la abundancia estacional de frutos presentes en la copa de los árboles. Los valores del índice estandarizado de Hurlbert indicaron que la Paloma Turqué presentó una mayor amplitud de nicho respecto a la disponibilidad de frutos que la Paloma Rabiche (Tabla 24).

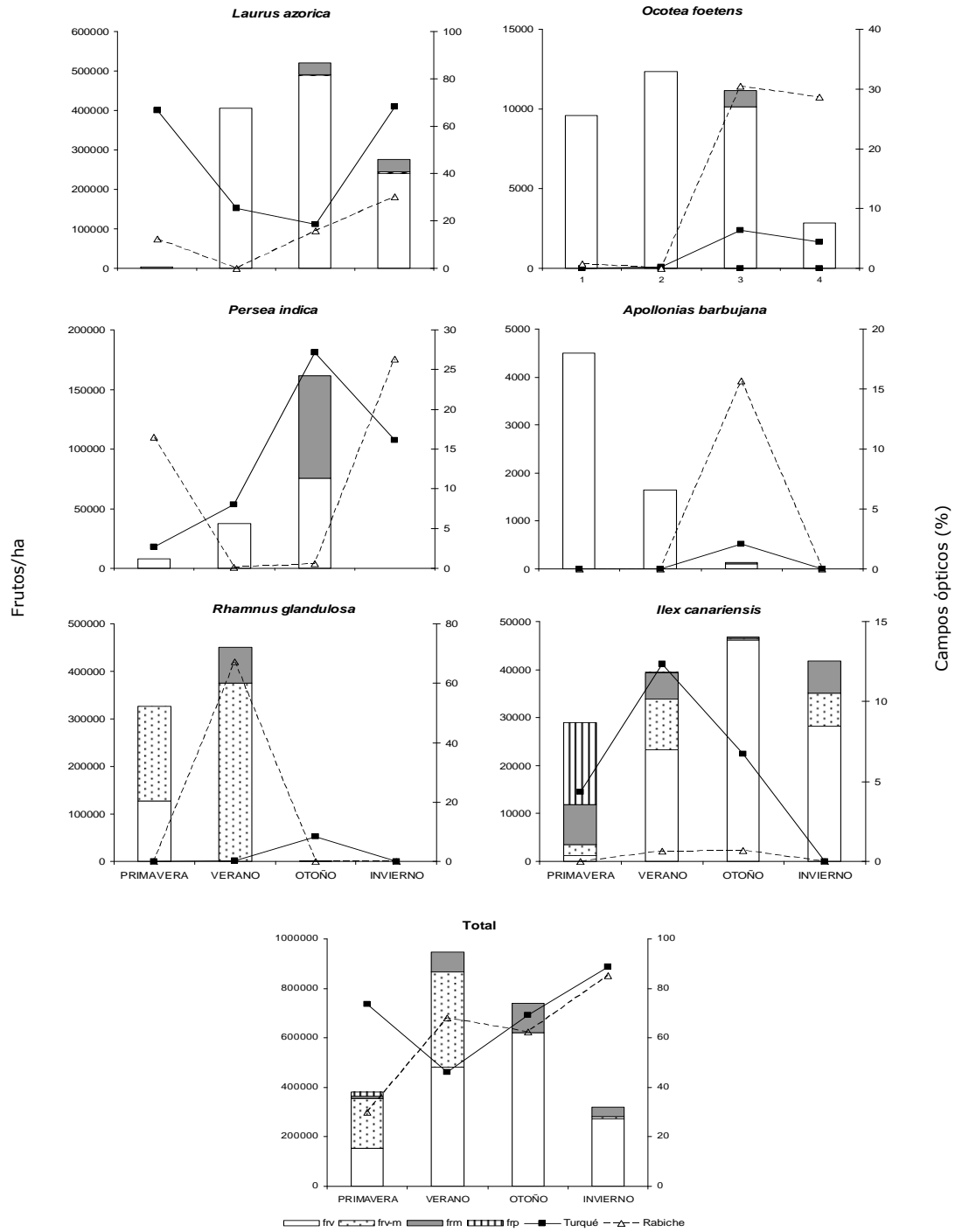


Figura 119. Relación entre la disponibilidad de frutos (barras) y dieta de las palomas Turqué (líneas negras y cuadrados) y Rabiche (líneas punteadas y triángulos) durante el año 2007/08 en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera; frv = frutos verdes; frv-m = frutos verde-maduros; frm = frutos maduros y frp = frutos pasados.

Tratamiento digestivo de las semillas

En los excrementos de las palomas Turqué y Rabiche se encontraron semillas dañadas de todas las especies de frutos presentes en la dieta. Sin embargo, algunas soportaron mejor el tratamiento digestivo, como las semillas de *I. canariensis* y *R. glandulosa*. En general, y a excepción de *B. bituminosa*, las semillas pequeñas fueron afectadas en menor medida que las de mayor tamaño durante la digestión. No se observaron diferencias significativas en el porcentaje de semillas sanas encontradas en los excrementos de ambas palomas ($p > 0,05$; Tabla 25).

Tabla 25. Tratamiento digestivo de las semillas encontradas en los excrementos de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) en el Parque Nacional de Garajonay (La Gomera) durante el año 2007/08.

Especies	% semillas sanas			
	<i>C. bollii</i>		<i>C. junoniae</i>	
	%	n	%	n
<i>Apollonias barbujana</i>	0	1	0	4
<i>Laurus azorica</i>	0	97	0	8
<i>Ocotea foetens</i>	0	9	0	11
<i>Persea indica</i>	0	19	0	8
<i>Ilex canariensis</i>	90	10	50	2
<i>Rhamnus glandulosa</i>	60	5	80	15
<i>Bituminaria bituminosa</i>	0	13	5	19

7.4. DISCUSIÓN

Análisis molecular de los excrementos

El análisis molecular de los excrementos permitió conocer la distribución de las palomas en las ocho áreas de estudio establecidas en el Parque Nacional de Garajonay, además de poner de manifiesto la abundancia relativa de sus poblaciones. A partir del número de excrementos identificados, se sugiere que la Paloma Turqué es abundante tanto en áreas localizadas en el interior del bosque como en zonas de transición, mientras que la Paloma Rabiche, mucho más escasa, se detectó principalmente en áreas de borde. Estos resultados están en consonancia con los obtenidos por Martín *et al.* (2000) para la isla de La Gomera, utilizando el método de censos.

El número de excrementos identificados fue mayor en los colectados en verano y otoño, lo que podría indicar, considerando que la pseudo-replicación en el muestreo fue baja, que la abundancia de palomas aumentó durante estos meses. Sin embargo, es un resultado que debe tomarse con precaución porque el éxito en la amplificación del ADN extraído depende de factores como el tamaño, edad, y composición de los excrementos (Idaghdour *et al.*, 2003; Piggott, 2004).

Composición de la dieta

Las palomas endémicas Turqué y Rabiche son especies básicamente frugívoras, si bien las hojas son un aporte alimentario importante en determinadas épocas del año. Aunque las dietas de estas aves no se diferenciaron respecto a la composición de las principales especies de plantas, sí se distinguieron en la proporción en las que éstas fueron ingeridas. Los frutos de *L. azorica* fueron el componente esencial en la dieta de la Paloma Turqué y consumidos tanto verdes como maduros, en todas las estaciones y áreas de estudio. Para la Paloma Rabiche, los frutos de *R. glandulosa* y *B. bituminosa* constituyeron los recursos más importantes.

Los resultados obtenidos del análisis microhistológico de las muestras fecales, con frecuencia describen de forma adecuada la dieta de los vertebrados (Jordano & Herrera, 1981; Wagle & Feldhamer, 1997; Herrera, 1998; Hewitt & Messmer, 2000). Oliveira *et al.* (2002) concluyeron, mediante pruebas de alimentación con ejemplares en cautividad, que el análisis fecal era idóneo para evaluar la dieta de la Paloma Trocaz. Los principales componentes de la dieta fueron recuperados en los excrementos en proporciones similares a las esperadas,

y la única excepción fue la subestimación de los frutos de *P. indica* (Oliveira *et al.* 2002). En cualquier caso, la fisiología digestiva de las palomas macaronésicas debe ser analizada. Las palomas son las aves frugívoras presentes en el bosque de laurisilva con un mayor tamaño corporal (una media de 37 cm y 430 g de peso), por lo que las consecuencias de su interacción con los frutos debe ser diferente a las de otras especies más pequeñas como el Mirlo (*Turdus merula*), el Petirrojo (*Erithacus rubecula*) o las currucas (*Sylvia* spp.); éstas últimas, más frecuentes en los bordes de la laurisilva.

La predominancia de la frugivoría entre las especies de colúmbidos insulares ya se puso de manifiesto en el capítulo 2, siendo las especies de lauráceas una de las más consumidas por estas aves. Desde el punto de vista nutricional, los estudios de palomas frugívoras en áreas tropicales han señalado la importancia de los frutos de esta familia en la dieta (Frith & Griffith, 1952; Crome, 1975a,b; Innis, 1989). Son frutos muy nutritivos y ricos en carbohidratos. Los frutos de *L. azorica* contienen un 35% de carbohidratos, 9% de lípidos y tan sólo un 1% de proteínas (Bolam, 1994). Estos datos son comparables con el 5-11% de lípidos y 2-6% de proteínas de la pulpa de los laureles comidos por la Dúcula australiana (*Ducula spilorrhoa*) (Crome, 1975a). En general, la pulpa de los frutos se caracteriza por tener altas concentraciones de agua y carbohidratos, y reducidos niveles de lípidos. Además, contienen vitaminas, carotenoides, aminoácidos y minerales, que aunque son componentes minoritarios, podrían jugar un importante papel en la nutrición de las aves. Sin embargo, la escasa concentración en proteínas determina que la mayoría de las aves frugívoras no puedan mantener su masa corporal con una dieta exclusiva de frutos (Levey & Martínez del Rio, 2001), y tan solo 17 familias de aves (15,6%) son consideradas como estrictamente frugívoras (Jordano, 2000; Pryor *et al.*, 2001; Herrera, 2002). Los Turacos (Musophagidae), aves endémicas de los bosques del África subsahariana y consideradas como altamente frugívoras, requieren de las hojas de las herbáceas como un importante suplemento de proteínas (Sun *et al.*, 1997). Powlesland *et al.* (1995) encontraron que el contenido en proteínas de las hojas de las herbáceas y de los brotes de las flores comidos por la Paloma Maorí (*Hemiphaga novaeseelandiae*) era mayor que el existente en las hojas de los árboles y los frutos. Esta estrategia de complementar la dieta con otros tipos de recursos también ha sido descrita en la Paloma Trocaz (Oliveira *et al.*, 2002). El uso de frutos y hojas por esta especie tuvo un marcado carácter estacional. Los frutos (57% de los campos ópticos analizados) eran consumidos en otoño e invierno coincidiendo con los picos de abundancia, mientras las hojas (38%) pasaron a constituir el principal componente de la dieta en primavera y verano. Por tanto, esta especie aparentemente suple su ingestión de proteínas mediante el uso de hojas, la

mayoría pertenecientes a herbáceas y arbustos (61%), pues no se encontraron restos de invertebrados en su dieta.

En las palomas canarias, el patrón de uso de los recursos fue distinto y no tan evidente como el de la paloma de Madeira. El consumo de frutos fue alto durante todas las estaciones del año mientras que el de hojas aumentó en verano y otoño en la Paloma Turqué, y en otoño e invierno en la Paloma Rabiche. En estos casos, las hojas correspondieron a los árboles de *R. glandulosa* e *Ilex canariensis*, así como a dos arbustos de la Familia Fabaceae, *B. bituminosa* y *C. proliferus*. Es bien conocido que las hojas de las leguminosas son ricas en proteínas. De hecho, estas dos especies han sido utilizadas por los pastores canarios desde época prehistórica, como forraje para el ganado (Morales Mateos, 2003). Son plantas que crecen en áreas abiertas, bordes de caminos y zonas rocosas, lo cual implica que las palomas se desplazan hacia zonas generalmente situadas en áreas de borde para ingerirlas. El aporte de proteínas animales no fue importante, aunque restos de invertebrados, en general muy pequeños, fueron encontrados en los excrementos de las dos especies de palomas en casi todas las estaciones del año, y principalmente en primavera y verano en la Paloma Turqué. El alto nivel de digestión de las presas no permitió su identificación a nivel de especie, y sean resultados de una insectivoría activa o más probablemente tomados accidentalmente junto con los alimentos vegetales, podrían ser recursos proteicos alternativos (ver Courts, 1998). Otra fuente significativa de proteínas serían las semillas.

Variación espacio-temporal

La dieta de las dos especies dependió de la variabilidad temporal y espacial de los recursos. Esto supone que la composición de sus dietas está asociada a los patrones estacionales en la disponibilidad de los alimentos, pero además, y dado que la topografía y orientación del terreno determina que la estructura de la laurisilva no sea uniforme en toda su extensión, que las palomas se muevan a través del monte en base a sus preferencias por determinados recursos. En este sentido, *L. azorica* es una de las especies más abundantes de la laurisilva, y su alto consumo parece estar relacionado con su predominancia en el bosque. Sin embargo, la Faya (*Myrica faya*), una especie arbórea numerosa y con una cosecha, durante el año de estudio, estimada en unos $16 \cdot 10^6$ frutos/ha, no estuvo representada en la dieta, a pesar de que ha sido citada por otros autores como un recurso para ambas especies (Emmerson, 1985; Martín *et al.*, 2000). Por el contrario, especies con una distribución más restringida y localizada como *O. foetens* y *R. glandulosa* fueron consumidas de forma importante. Por tanto, las

palomas parecen preferir ciertas especies de frutos y evitar otras. Además, estas aves tienen una gran capacidad de desplazamiento, de modo que pueden volar notables distancias en busca de alimento y agua. De hecho, Martín *et al.* (2000), utilizando puntos de observación y transectos, registraron considerables fluctuaciones estacionales en la abundancia de palomas entre diferentes zonas de estudio. A pesar de estos movimientos, los resultados expuestos señalan que las palomas permanecen en una zona durante el tiempo suficiente como para que el contenido de sus dietas reflejen claramente la composición florística de cada área de estudio. Oliveira (2003) observó una conducta similar en la Paloma Trocaz, de forma que cuando las palomas encontraban un área adecuada, aprovechaban sus recursos durante un largo período de tiempo, antes de moverse a otra área. Este comportamiento es frecuente en aves que dependen de recursos tan variables como los frutos (Pyke *et al.*, 1977; Herrera, 1985; Levey & Stiles, 1992; Powlesland *et al.*, 1997).

Similitud en la dieta de dos palomas simpátricas

El nivel de superposición entre las dietas de las palomas Turqué y Rabiche fue "medio". En áreas compartidas por ambas especies, la composición de la dieta fue muy similar y en relativa concordancia a la composición vegetal del hábitat. A pesar de estos resultados, se apreció una tendencia al uso diferencial de determinados recursos: los frutos de *L. azorica* son preferidos por la Paloma Turqué, mientras que los de *O. foetens* son significativamente más consumidos por la Rabiche. Además, parecen existir algunas diferencias entre las dos palomas respecto a la estacionalidad en que ciertos tipos de alimentos son consumidos y en la parte de la planta que es ingerida. La Paloma Turqué tiende a ser más folívora que la Rabiche. Por tanto, si existe algún grado de competencia entre las dos especies por un recurso poco abundante, parece que ciertos mecanismos temporales o espaciales podrían estar actuando para permitir su coexistencia. Por el contrario, si los recursos son abundantes, éstos no serían un factor desencadenante de la teórica competencia. Efectivamente, cuando se compara la composición de las dietas de las palomas canarias (< 15 especies), con la de la Paloma Trocaz (> 33), observamos que la similitud entre la Paloma Turqué y la Paloma Rabiche fue menor (Morisita = 0,52), a pesar de que comparten el mismo hábitat, que la existente entre Turqué y Trocaz (Morisita = 0,64), especies más estrechamente relacionadas a nivel filogenético (Duarte *et al.*, en prep.). No obstante, si se comparan únicamente las especies vegetales más representativas de las dietas de las palomas de Canarias con las de la Paloma Trocaz, encontramos diferencias significativas en la frecuencia de campos ópticos de *L.*

azorica, *O. foetens*, *I. canariensis* y *B. bituminosa* (*R. glandulosa* y *C. proliferus* no fueron incluidas en este análisis por no estar presentes en la dieta de la Paloma Trocaz) (Tabla 26). Estos resultados indican que, para ciertos componentes de la dieta, la Paloma Trocaz es más similar a la Paloma Turqué, pero para otros, es más cercana a la Paloma Rabiche.

Tabla 26. Comparación de los principales componentes de la dieta de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*C. junoniae*) en el Parque Nacional de Garajonay (La Gomera) durante el año 2007/08 y de la Paloma Trocaz (*C. trocaz*) en Ribeira da Janela (Madeira) durante el año 1996/97 (Oliveira *et al.*, 2002, Marrero, 2003). NS = Diferencias no significativas. Sólo son mostradas las diferencias significativas entre especies.

Especies	Estadísticos		
	F	<i>p</i>	Diferencias
<i>Apollonias barbujana</i>	2,755	0,065	NS
<i>Laurus azorica</i>	35,47	<0,001	Turqué > Rabiche = Trocaz
<i>Ocotea foetens</i>	17,76	<0,001	Trocaz > Turqué
<i>Persea indica</i>	2,75	0,065	NS
<i>Ilex canariensis</i>	7,75	<0,001	Trocaz > Turqué = Rabiche
<i>Bituminaria bituminosa</i>	15,05	<0,001	Rabiche > Turqué = Trocaz

Disponibilidad y consumo de frutos

La abundancia de frutos varía enormemente entre años y estaciones (dependiendo del régimen de lluvias) y también entre hábitats, lo cual generalmente conlleva a una distribución heterogénea, impredecible en el tiempo y en el espacio (Levey, 1988; Herrera, 2002), y esta variación influye en la dinámica de las comunidades de aves frugívoras (Loiselle & Blake, 1991).

La fenología muestra la duración del período de fructificación, además de los picos en que la mayoría de los individuos están en fruto. Las seis especies arbóreas consumidas por las palomas presentan diferentes patrones de fructificación, aunque la producción total correspondió a las estaciones de verano y otoño. En la mayoría de los casos, se observó que el porcentaje de campos ópticos de una especie en los excrementos aumentaba conforme la disponibilidad de frutos maduros también aumentaba, pero se observaron casos aparentemente opuestos, en el que el consumo de frutos era alto cuando su disponibilidad era mínima. La metodología utilizada en el presente trabajo para evaluar la abundancia de frutos consistió en la estimación del número de frutos en la copa

de los árboles. Sin embargo, a través de las observaciones realizadas en el campo, se pudo comprobar que cuando el pico de frutos maduros decae en la copa, gran cantidad de frutos caídos permanecen en el suelo extendiendo el período de disponibilidad al menos hasta la siguiente estación. Además, es relativamente frecuente observar a las palomas comiendo en el suelo. Por ello, en futuros trabajos sobre la disponibilidad de los recursos en el bosque de laurisilva, sería recomendable estimar la abundancia de frutos tanto en los árboles como en el sustrato.

Importantes aspectos del ciclo anual de los frugívoros, como la reproducción, muda, crecimiento o movimientos migratorios están asociados con los picos estacionales de frugivoría (Jordano, 2000). En un bosque de Costa Rica, el máximo nivel de cría del Quetzal (*Pharomachrus mocinno*) se correspondió con el período de mayor disponibilidad y riqueza de especies de lauráceas con frutos, mientras que la reproducción se retrasó en aquellos años en los que la disponibilidad fue relativamente baja (Wheelwright, 1983). Igualmente, la estación reproductora del Guácharo (*Steatornis caripensis*) estuvo estrechamente unida al máximo número de frutos de laureles (Snow, 1962). Esta relación entre la disponibilidad del alimento y la reproducción también es común entre las palomas frugívoras. Crome (1975a) encontró que en los años de mayor densidad de nidos de *D. spilorrhoea* hubo una buena producción de frutos, particularmente de especies de lauráceas, sugiriendo que el alimento podría ser un factor regulador de la población. La cantidad y calidad de ciertas especies de frutos induce, asimismo, el período de cría y la intensidad de la puesta en *H. novaeseelandiae* (Powlesland *et al.*, 1994) y *Patagioenas leucocephala* (Bancroft *et al.*, 2000), entre otras. La información disponible para la Paloma Trocaz se refiere al período entre febrero y junio como la principal época reproductora de esta especie, cuando los frutos generalmente escasean. No obstante, Zino & Bischoff (1993) examinaron el contenido del buche y el estado de las gónadas de 54 palomas en dos años, comprobando que cuando el alimento consistió principalmente en frutos de *L. azorica*, las gónadas del 76% de las palomas analizadas estaban desarrolladas, mientras que cuando las aves habían consumido plantas procedentes de los cultivos, las gónadas no estaban desarrolladas. Además, Zino & Zino (1986) sugirieron que la frecuencia de la nidificación podría estar relacionada con la disponibilidad de alimento.

Los datos para las palomas canarias señalan que aunque parecen criar durante todo el año, la actividad reproductora es máxima en primavera y verano (Hernández & Martín, 1994; Martín *et al.*, 2000). La época de cría, sin embargo, puede variar entre áreas e islas dependiendo de la producción de frutos (Emmerson, 1985). Esta relación es tan estrecha que según Martín *et al.* (1996),

la Paloma Turqué no cría en respuesta a una continuada escasez de frutos. Desafortunadamente, no tenemos datos precisos sobre la época de reproducción de las dos palomas durante el presente estudio, aunque se registraron dos nidos ocupados de Turqué (uno en Los Sanguinos en noviembre y otro en Los Pajaritos en febrero), y un huevo roto, posiblemente de Turqué, a principios de mayo en Los Pajaritos. Dada la importancia de los frutos en la dieta de ambas especies, suponemos que deben ser recursos claves en la nutrición de las palomas, aunque se desconoce si existen otros factores que puedan influir en el comienzo del período reproductor de estas aves. De hecho, en muchos casos no se puede establecer una línea causal directa entre ambos fenómenos cíclicos. Algunas aves frugívoras no crían durante el período de mayor abundancia de frutos, aunque dependen de este recurso (más energético) durante la época de muda (Loiselle & Blake, 1991). Esto sugiere que otras causas, y no sólo la disponibilidad de alimento, influyen en la variación estacional en el uso de los frutos (Wheelwright, 1988). Por último, sería muy importante, el desarrollo de estudios que contemplaran una escala espacial y temporal más amplia (serie de años) para poder comprender esta relación (Wheelwright, 1986; Blake *et al.*, 1990).

Tratamiento digestivo de las semillas

Las palomas Turqué y Rabiche parecen poseer un poder de trituración y procesamiento del alimento mayor que el de la Paloma Trocaz. La mayoría de las semillas (todas las de las lauráceas y las de *B. bituminosa*) únicamente pudieron ser identificadas a través de las características microhistológicas de la testa, e incluso algunas semillas más pequeñas y consistentes como las de *I. canariensis* y *R. glandulosa* fueron encontradas fragmentadas en los excrementos. No obstante, en algunas ocasiones, semillas grandes como las de *L. azorica*, *A. barbujana*, *P. indica* o *Picconia excelsa* han sido halladas intactas en las heces de estas aves (A. Martín y P. Marrero, obs. pers.). Además, las palomas tienen la capacidad de almacenar los frutos en el buche y luego regurgitar las semillas de mayor tamaño a cierta distancia de la planta madre. Por tanto, las palomas Turqué y Rabiche probablemente actúen como dispersantes de ciertas especies de semillas, y como depredadoras frente a otras. En cualquier caso, el papel global de estas aves en el sistema de dispersión de las distintas especies de frutos carnosos depende de muchos factores, desde las adaptaciones conductuales y fisiológicas de estas palomas hasta los componentes ambientales del hábitat (ver Pratt & Stiles, 1983; Loiselle, 1990; Whelan *et al.*, 1998). En este sentido, las características morfológicas del aparato digestivo tienen importantes implicaciones en el tratamiento de las semillas (Bhattacharyya, 1994). Por último, el efecto de la

digestión sobre la viabilidad y la germinación de las semillas, requiere ser estudiado.

Finalmente, los resultados de este estudio pretenden contribuir a comprender la relación ecológica existente entre dos especies endémicas y su hábitat relictos. La conservación de las palomas de la Laurisilva radica en la protección de los distintos ambientes que estas especies requieren para encontrar sus recursos alimentarios a lo largo del año. El conocimiento de que estas aves utilizan plantas presentes mayoritariamente en los bordes del bosque, puede ser útil para redefinir el valor de estas áreas. Por otra parte, el análisis de los distintos componentes de la dieta permitiría conocer las necesidades nutricionales de las palomas y su influencia sobre el ciclo de vida de estas aves. Sería muy interesante además, estudiar en profundidad el papel ecológico de las palomas respecto al tratamiento digestivo de las semillas de las distintas especies arbóreas del bosque, pues actúan como dispersantes de determinadas especies y como depredadoras de otras. No obstante, el efecto de la regurgitación de las semillas no ha sido evaluado, pero posiblemente tiene una función muy importante en el resultado global de las interacciones entre los frutos y las palomas. Es también fundamental, continuar con el estudio de los requerimientos de la Paloma Rabiche en áreas de distribución óptimas, y donde esta especie sea más abundante, con el objeto de confirmar sus preferencias por determinados recursos y hábitats.

CONCLUSIONES

- 1.** Las islas son los principales núcleos de diversidad para los colúmbidos. La mayor riqueza de palomas se encuentra en los archipiélagos localizados en latitudes tropicales, y especialmente en las islas de Nueva Guinea, Molucas, Filipinas y las islas menores de la Sonda.
- 2.** La frugivoría es la estrategia de alimentación adoptada por el 63% de las especies de palomas. En islas, el 90% de las especies son principalmente frugívoras, mientras que la estrategia granívora es más común en las palomas continentales (77%).
- 3.** Hasta el momento, unas 945 especies de plantas, pertenecientes a unos 513 géneros y 142 familias, han sido descritas en la dieta de las palomas frugívoras en sistemas insulares. Los principales recursos son los frutos, aunque también consumen semillas, hojas, flores, néctar, tubérculos y raíces, además de presas animales. Los frutos más consumidos son los de las familias Moraceae y Lauraceae, mientras que especies de Fabaceae son las preferidas para el consumo de hojas y flores.
- 4.** Siete géneros y 32 especies de colúmbidos son considerados extintos. Las principales causas de extinción y disminución de sus poblaciones son la fragmentación y destrucción del hábitat, la caza y la depredación por animales introducidos. De las 60 especies con alguna categoría de "Amenaza", el 63% son frugívoras y de ellas, aproximadamente el 90% son insulares.
- 5.** Las muestras fecales de las dos especies simpátricas del género *Columba*, endémicas del archipiélago canario, fueron identificadas mediante métodos moleculares. El análisis RFLP con la enzima de restricción HaeIII, generó un patrón de fragmentos de ADN fecal de diferentes longitudes para *C. bollii* y *C. junoniae*.
- 6.** El ADN de las palomas Turqué y Rabiche, extraído de la superficie externa de las muestras fecales y semillas regurgitadas fue de alta calidad, permitiendo un aumento de la eficiencia en la amplificación.
- 7.** El análisis del ADN fecal fue una herramienta básica para determinar el uso del hábitat de las palomas endémicas de las Islas Canarias. Este método no invasivo confirmó el uso más frecuente del bosque de laurisilva por *C. bollii* y del bosque termófilo por *C. junoniae*. Estos resultados moleculares fueron muy similares a los obtenidos mediante el censo de estas aves.

8. La epidermis de hojas y frutos de las diferentes especies de árboles del bosque de laurisilva de las islas macaronésicas, fueron identificadas mediante la elaboración de una colección microhistológica de referencia y sus correspondientes claves. Se trata de una herramienta esencial para el análisis de los excrementos de los animales herbívoros que viven en este ecosistema tan singular.

9. Las palomas endémicas Turqué y Rabiche son especies básicamente frugívoras, si bien las hojas constituyen un aporte alimentario que puede ser importante en determinadas épocas del año. La dieta de estas aves no se diferenció respecto a la composición de las principales especies de plantas, pero sí en la proporción en las que éstas fueron ingeridas. *Laurus azorica* fue el componente esencial para la Paloma Turqué y, *Rhamnus glandulosa* y *Bituminaria bituminosa* para la Paloma Rabiche.

10. La composición de la dieta de las dos especies dependió de la variabilidad temporal de los recursos. Los frutos fueron relevantes durante todo el año, aunque su consumo disminuyó al aumentar el uso de hojas, principalmente de *Rhamnus glandulosa* e *Ilex canariensis*, en verano y otoño por la Paloma Turqué, y en otoño e invierno por la Paloma Rabiche.

11. El análisis de los excrementos indicó que, a pesar de los desplazamientos realizados por estas aves, la composición de la dieta es en gran medida, resultado de la composición florística del hábitat.

12. El nivel de superposición de las dietas de las palomas Turqué y Rabiche puede considerarse como "medio", observándose una cierta tendencia a un uso diferencial de determinados recursos que explicaría la coexistencia de estas dos especies. Los frutos de *Laurus azorica* fueron preferidos por la Paloma Turqué, mientras que los de *Ocotea foetens* fueron significativamente más consumidos por la Paloma Rabiche.

13. El consumo de frutos se relacionó con el aumento de la abundancia de frutos maduros de la mayoría de las especies arbóreas en el hábitat.

14. Las palomas se comportaron como agentes dispersantes o depredadores de semillas dependiendo de la especie vegetal. Las semillas de *Apollonias barbujana*, *Laurus azorica*, *Ocotea foetens*, *Persea indica* (Lauraceae) y de *Bituminaria bituminosa* (Fabaceae) se encontraron dañadas en las muestras

fecales. Las semillas de *Ilex canariensis* (Aquifoliaceae) y *Rhamnus glandulosa* (Rhamnaceae), mostraron una alta resistencia a la digestión, probablemente debido a su mayor consistencia y reducido tamaño.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOVER JA, FLORIT X. 1989.** Els ocells del jaciment arqueològic de La Aldea, Gran Canaria. *Butlletí de la Institució Catalana d' Història Natural* 56 (Sec. Geol., 5): 47-55.
- ALLEN RB, LEE WG. 1992.** Fruit selection by birds in relation to fruit abundance and appearance in the naturalised shrub *Berberis darwinii*. *New Zealand Journal of Botany* 30: 121-124.
- AMERSON AB JR. 1975.** Species richness in the non-disturbed northwestern Hawaiian islands. *Ecology* 56: 435-444.
- ATKINSON IAE. 1985.** The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. *ICBP Technical Publication N° 3*.
- BÁEZ M. 1993.** Origins and affinities of the fauna of Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* Sup. N° 2: 9-40.
- BAKER A. 1992.** Food plants of the Bellbird, Tui, and New Zealand Pigeon. *Notornis* 39: 261-262.
- BAKER A. 1999.** Food plants of Bellbird (*Antbird melanura*), Tui (*Prosthemnodon novaeseelandiae*) and New Zealand Pigeon (*Hemiphaea novaeseelandiae*) in Dunedin. *Notornis* 39: 261-262.
- BAKER A. 2001.** Pigeon food sources. *Southern Bird* 5: 6-7.
- BAKER AJ, MARSHALL HD. 1997.** Mitochondrial control region sequences as tools for understanding evolution. En: Mindell DP, ed. *Avian molecular evolution and systematics*. San Diego: Academic Press, 51-82.
- BALASUBRAMANIAN P. 1996.** Interactions between fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropical dry evergreen forest of Point Calimere, South India. *Journal of the Bombay Natural History Society* 93: 428-441.
- BALOUET JC, OLSON SL. 1987.** A new extinct species of giant pigeon (Columbidae: *Ducula*) from archaeological deposits on Wallis (Uvea) Island, South Pacific. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100: 769-775.
- BALOUET JC, OLSON SL. 1989.** Fossil birds from late Quaternary deposits in New Caledonia. *Smithsonian Contributions to Zoology* 469: 1-38.
- BANCROFT GT, BOWMAN R. 1994.** Temporal pattern in diet of nestling White-crowned pigeons: Implications for conservation of frugivorous columbids. *The Auk* 111: 844-852.
- BANCROFT GT, BOWMAN R, SAWICKI RJ. 2000.** Rainfall, fruiting phenology, and the nesting season of White-crowned pigeons in the upper Florida Keys. *The Auk* 117: 416-426.
- BANNERMAN DA. 1963.** Birds of the Atlantic Islands. Vol. I. *A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages*. Edinburgh & London: Oliver & Boyd.
- BANNERMAN DA, BANNERMAN WM. 1965.** Birds of the Atlantic Islands. Vol. II. *A history of the birds of Madeira, the Desertas, and the Porto Santo Islands*. Edinburgh & London: Oliver & Boyd.

- BAÑARES A, BLANCO A, CASTROVIEJO M, FERNÁNDEZ A, BANDULLO JM, MUÑOZ L, SÁNCHEZ O, SERRADA J. 1991.** *Estudio ecológico de la laurisilva canaria*. Santa Cruz de Tenerife: ICONA, Colección Técnica.
- BAPTISTA LF, TRAIL PW, HORBLIT HM. 1997.** Family Columbidae (Pigeons and doves). En: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, eds. *Handbook of the birds of the world*. Barcelona: Lynx, 60-243.
- BARRÉ N, DE GARINE WICHATITSKY M, LECOQ R, MAILLARD J-C. 2003.** Contribution to the knowledge of the New Caledonian imperial pigeon *Ducula goliath* (Gray 1859) with emphasis on sexual dimorphism. *Notornis* 50: 155-160.
- BASCOMPTE J, JORDANO P, MELIÁN CJ, OLESEN JM. 2003.** The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 100: 9383-9387.
- BAUMGARTNER LL, MARTIN, AC. 1939.** Plant histology as an aid in squirrel food-habit studies. *Journal of Wildlife Management* 3: 266-268.
- BECKON WN. 1980.** Gizzard structure of the Pacific Pigeon, *Ducula pacifica*. *Notornis* 27: 302-303.
- BECKON WN. 1982.** A breeding record of the Whistling Dove of Kadavu, Fiji. *Notornis* 29: 1-7.
- BEICHLÉ U. 1987.** Lebensraum, bestand und nahrungsaufnahme der zahntaube, *Didunculus strigirostris*. *Journal für Ornithologie* 128: 75-89.
- BEICHLÉ U. 1991.** Status and acoustical demarcation of pigeons of western Samoa. *Notornis* 38: 81-86.
- BENSON CW, PENNY MJ. 1971.** The land birds of Aldabra. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 260: 417-527.
- BETTESWORTH D. 1981.** Chatham Island Pigeon and Possum share food. *Notornis* 28: 33.
- BEVERIDGE AE. 1964.** Dispersal and destruction of seed in central North Island podocarp forests. *Proceedings of the New Zealand Ecological Society* 11: 48-55.
- BHATTACHARYYA BN. 1994.** Diversity of feeding adaptations in certain columbid birds: A functional morphological approach. *Journal of Bioscience* 19: 415-427.
- BIBBY CJ, BURGESS ND, HILL DA. 1993.** *Bird census techniques*. London: Academic Press.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2001.** *Threatened birds of Asia: the BirdLife International Red Data Book*. Cambridge, UK: BirdLife International.
- BISCOITO M, ZINO F. 1989.** *Short report on the use of an automatic bird scarer in Madeira*. Funchal: Museo Municipal do Funchal, International Council for Bird Preservation.
- BLAKE JG, LOISELLE BA, MOERMOND TC, LEVEY DJ, DENSLOW JS. 1990.** Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 73-79.

- BLANVILLAIN C, THORSEN M. 2003.** The biology of the critically endangered Marquesan Imperial-Pigeon (*Ducula galeata*), Nuku Hiva, Marquesas archipelago (French Polynesia). *The Emu* 103: 381-386.
- BOLAM BL. 1994.** A compositional analysis of the drupes of *Laurus azorica*. Biology Project Manchester Metropolitan University. No publicado.
- BOLLE C. 1857.** Mein zweiter beitrage zur vogelkunde der canarischen inseln. *Journal für Ornithologie* 5: 305-351.
- BOOM R, SOL CJ, SALIMANS MM, JANSEN CL, WERTHEIM-VAN DILLEN PM, VAN DER NOORDAA J. 1990.** Rapid and simple method for purification of nucleic acids. *Journal of Clinical Microbiology* 28: 495-503.
- BOTTIN L, VERHAEGEN D, TASSIN J, OLIVIERI I, VAILLANT A, BOUVET JM. 2005.** Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Molecular Ecology* 14: 1979-1989.
- BRADLEY D, WOLFF T. 1958.** The birds of Rennell Island. *Natural history of Rennell Island, British Solomon Islands* 1: 85-120.
- BRAMWELL D. 1976.** The endemic flora of the Canary Islands; distribution, relationships and phytogeography. En: Kunkel G, ed. *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. The Hague: Junk, 207-240.
- BRAMWELL D, BRAMWELL ZI. 1990.** *Flores silvestres de las Islas Canarias*. Madrid: Rueda.
- BREGULLA HL. 1992.** *Birds of Vanuatu*. Oswestry, UK: Anthony Nelson.
- BREITWISCH, R. 1983.** Frugivores at a fruiting *Ficus* vine in a southern Cameroon tropical wet forest. *Biotropica* 15: 125-128.
- BRIGHTSMITH DJ, ARAMBURÚ R. 2004.** Avian geophagy and soil characteristics in southeastern Peru. *Biotropica* 36: 534-543.
- BRODKORB P. 1971.** Catalogue of fossil birds, part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bulletin Florida State Museum* 15: 163-266.
- BRONSTEIN JL, IZHAKI I, NATHAN R, TEWKSBUURY J, SPEIGEL O, LOTAN A. 2007.** Fleshy fruited plants and frugivores in desert ecosystems. En: Dennis A, Green R, Schupp E, Westcott D, eds. *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 148-177.
- BROOKE MDL, JONES PJ. 1995.** The diet of the Henderson fruit dove *Ptilinopus insularis*. Field observations of fruit choice. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 149-165.
- BROWN ED, HOPKINS MJG. 2002.** Tests of disperser specificity between frugivorous birds and rainforest fruits in New Guinea. *The Emu* 102: 137-146.
- BROWN GG, GADALETA G, PEPE G, SACCONI C, SBISÁ E. 1986.** Structural conservation and variation in the D-loop containing region of vertebrate mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Biology* 192: 503-511.
- BRUNER PL. 1972.** *Field guide to the birds of French Polynesia*. Honolulu, Hawaii: Pacific Science Information Center, Bishop Museum.

- BURROWS CJ. 1994.** Fruit types and seed dispersal modes of woody plants in Ahuriri Summit Bush, Port Hills, western Banks Peninsula, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 32: 169-181.
- BURROWS CJ. 1996.** Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Alectryon excelsus*, *Corynocarpus laevigatus*, and *Kunzea ericoides*. *New Zealand Journal of Botany* 34: 489-498.
- CARLQUIST S. 1966.** The biota of long-distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 41: 247-270.
- CARPENTER RJ, READ J, JAFFRÉ T. 2003.** Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 351-365.
- CARRIÈRE S. 2002.** Photographic key for the microhistological identification of some arctic vascular plants. *Arctic* 55: 247-268.
- CATLING PM. 2001.** Extinction and the importance of history and dependence in conservation. *Biodiversity* 2: 2-13.
- CATRY P, MELLANBY R, SULEIMAN KALI, SALIM KH, HUGHES M, MCKEAN M, ANDERSON N, CONSTANT G, HEANY V, MARTIN G, ARMITAGE M, WILSON M. 2000.** Habitat selection by terrestrial birds on Pemba Island (Tanzania), with particular reference to six endemic taxa. *Biological Conservation* 95: 259-267.
- CHAPUIS JL. 1979.** Evolution saisonniere du regime alimentaire d'*Oryctolagus cuniculus* dans differents types d'habitats, en France. En : Myers K, MacInnes CD, eds. Proceedings of the World Lagomorph Conference. Ontario, Canada: University of Guelph, 743-761.
- CHAPUIS JL, BOUSSÉS P, PISANU B, RÉALE D. 2001.** Comparative rumen and fecal diet microhistological determinations of European mouflon. *Journal of Range Management* 54: 239-242.
- CHEKE AS. 1987.** An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. En: Diamond AW, ed. *Studies of Mascarene Island birds*. UK: Cambridge University Press, 5-89.
- CHEKE AS. 2005.** Naming segregates from the *Columba-Streptopelia* pigeons following DNA studies on phylogeny. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 125: 293-295.
- CHILD P. 1960.** Birds of the Gilbert and Ellice Islands colony. *Atoll Research Bulletin* 74: 1-38.
- CHRISTOPHERSEN E. 1935.** *Flowering plants of Samoa*. Bulletin 128. Honolulu, Hawaii: Bernice P. Bishop Museum.
- CHRISTY P, CLARKE WV. 1998.** *Guide des oiseaux de Sao Tomé et Príncipe*. São Tomé: ECOFAC.
- CIORANESCU A. 2004.** *Le Canarien. Crónicas francesas de la conquista de Canarias*. Santa Cruz de Tenerife: Idea.
- CLOUT MN, HAY JR. 1989.** The importance of birds as browsers, pollinators and seed dispersers in New Zealand forests. *New Zealand Journal of Ecology* 12: 27-32.

- CLOUT MN, TILLEY JAV. 1992.** Germination of Miro (*Prumnopitys ferruginea*) seeds after consumption by New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*). *New Zealand Journal of Botany* 50: 25-28.
- CLOUT MN, GAZE PD, HAY JR. 1988.** Clutch overlap by a New Zealand Pigeon. *Notornis* 35: 59-62.
- CLUNIE F. 1984.** *Birds of the Fiji Bush*. Suva: Fiji Museum.
- COLLAR NJ, STUART SN. 1985.** *Threatened birds of Africa and related islands*. The ICBP/IUCN Red Data Book, 1ª parte, 3ª Edición. Cambridge, UK: ICBP/IUCN.
- COMPTON SG, McCORMACK G. 1999.** The Pacific banyan in the Cook Islands: have its pollination and seed dispersal mutualisms been disrupted, and does it matter?. *Biodiversity and Conservation* 8: 1707-1715.
- CONNOR EF, SIMBERLOFF D. 1978.** Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecological Monographs* 48: 219-248.
- CORBIN KW. 1968.** Taxonomic relationships of some *Columba* species. *The Condor* 70: 1-13.
- COURTS SE. 1998.** Dietary strategies of Old World fruit bats (Megachiroptera, Pteropodidae): how do they obtain sufficient protein?. *Mammal Review* 28: 185-194.
- COWLES GS, GOODWIN D. 1959.** Seed digestion by the fruit-eating pigeon *Treron*. *Ibis* 101: 253-254.
- COX PA, ELMQVIST T, PIERSON ED, RAINEY WE. 1991.** Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: A conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5: 448-454.
- CRACRAFT JL. 1988.** The major clades of birds. En: Benton MJ, ed. *The phylogeny and classification of tetrapods*. New York: Clarendon Press, 339-361.
- CRAWSHAY R. 1902.** Kikuyu: Notes on the country, people, fauna, and flora. *The Geographical Journal* 20: 24-49.
- CROME FHJ. 1975A.** The ecology of fruit pigeons in tropical northern Queensland. *Australian Wildlife Research* 2: 155-185.
- CROME FHJ. 1975B.** Breeding, feeding and status of the Torres Strait Pigeon at Low Isles, north-eastern Queensland. *The Emu* 75: 189-198.
- CRUZ A. 1981.** Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (*Dunalia arborescens*) in Jamaica. *Biotropica* 13: 34-44.
- CUMLEY RW, COLE LJ. 1942.** Differentiation of Old and New World species of the Genus *Columba*. *The American Naturalist* 76: 570-581.
- CUMLEY RW, IRWIN MR. 1944.** The correlation between antigenic composition and geographic range in the Old or New World of some species of *Columba*. *The American Naturalist* 78: 238-256.
- CURTIS O, MALAN G, JENKINS A, MYBURGH N. 2005.** Multiple-brooding in birds of prey: South African Black Sparrowhawks *Accipiter melanoleucus* extend the boundaries. *Ibis* 147: 11-16.

- DAHLGREN J. 1982.** A new method of analysing the diet of birds by crop-draining. *Ibis* 124: 535-537.
- DALÉN L, GÖTHERSTRÖM A, ANGERBJÖRN A. 2004.** Identifying species from pieces of faeces. *Conservation Genetics* 5: 109-111.
- DATE EM, FORD HA, RECHER HF. 1991.** Frugivorous pigeons, stepping stones, and weeds in northern New South Wales. En: Saunders DA, Hobbs RJ, eds. *Nature conservation 2: The role of corridors*. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons, 241-245.
- DELGADO JD. 2000.** Selection and treatment of fleshy fruits by the Ship Rat (*Rattus rattus* L.) in the Canarian laurel forest. *Mammalia* 64: 11-18.
- DELGADO JD. 2002.** Interaction between introduced rats and a frugivore bird-plant system in a relict island forest. *Journal of Natural History* 36: 1247-1258.
- DELGADO JD, ARÉVALO JR, FERNÁNDEZ-PALACIOS JM. 2001.** Fragmentación de los ecosistemas forestales. En: Fernández-Palacios JM, Martín Esquivel JM, eds. *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y conservación*. Santa Cruz de Tenerife: Publicaciones Turquesa SL, 173-179.
- DIAMOND J. 1984.** Distributions of New Zealand birds on real and virtual islands. *New Zealand Journal of Ecology* 7: 37-55.
- DIAMOND J, BISHOP KD, GILARDI JD. 1999.** Geophagy in New Guinea birds. *Ibis* 141: 181-193.
- DIAS E. 1996.** Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais. DPhil Thesis, University of the Azores.
- DOWNES CT. 2006.** Geophagy in the African Olive Pigeon *Columba arquatrix*. *Ostrich* 77: 40-44.
- DOWSETT-LEMAIRE F. 1988.** Fruit choice and seed dissemination by birds and mammals in the evergreen forests of upland Malawi. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 43: 251-285.
- DUARTE MA, GROSSO AR, BASTOS-SILVEIRA C, MARRERO P, OLIVEIRA P, PAULO OS, DIAS D.** The origin of the endemic Macaronesian species of the genus *Columba*. En preparación.
- DUFFY DC, JACKSON S. 1986.** Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds* 9: 1-17.
- DUNNE JA, WILLIAMS RJ, MARTINEZ ND. 2002.** Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 12917-12922.
- DYKE GJ, VAN TUINEN M. 2004.** The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. *Zoological Journal of the Linnean Society* 141: 153-177.
- EGGERT LS, MALDONADO JE, FLEISCHER RC. 2005.** Nucleic acid isolation from ecological samples – animal scat and other associated materials. *Methods in Enzymology* 395: 73-87.

- EHRHARDT J-P. 1978.** L'avifaune des Marquises. *Cahiers du Pacifique* 21: 389-407.
- ELLSWORTH JW, McCOMB BC. 2003.** Potential effects of Passenger Pigeon flocks on the structure and composition of presettlement forests of eastern North America. *Conservation Biology* 17: 1548-1558.
- EMERSON BC. 2002.** Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology* 11: 951-966.
- EMMERSON KW. 1985.** Estudio de la biología y ecología de la Paloma Turqué (*Columba bollii*) y la Paloma Rabiche (*Columba junoniae*) con vistas a su conservación, Vol. II. Informe final. Santa Cruz de Tenerife: Ornistudio SL. No publicado.
- EMMERSON KW. 1990.** Aves, Mamíferos. En: Pérez de Paz PL, ed. *Parque Nacional de Garajonay, Patrimonio Mundial*. Madrid: ICONA, Colección Técnica, 204-223.
- EMMERSON KW, BARONE R, LORENZO JA, NARANJO JJ. 1993.** Censo y análisis de la comunidad ornítica del Parque Nacional de Garajonay (La Gomera). Santa Cruz de Tenerife: Ornistudio SL. No publicado.
- EMMERSON KW, MARTÍN A, DELGADO G, QUILIS V. 1986.** Distribution and some aspects of the breeding biology of Bolle's Pigeon (*Columba bollii*) on Tenerife. *Vogelwelt* 107: 52-65.
- ERICSON PGP, ENVALL I, IRESTEDT M, NORMAN JA. 2003.** Inter-familial relationships of the shorebirds (Aves: Charadriiformes) based on nuclear DNA sequence data. *BMC Evolutionary Biology* 3: 1-14.
- ERNEMANN MA. 1995.** New techniques for development of plant anatomical keys. Michigan: Master of Science, Wayne State University. No publicado.
- FARRELL LA, ROMAN J, SUNQUIST ME. 2000.** Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology* 9: 1583-1590.
- FERNÁNDEZ AB. 2001.** Conservación y restauración ecológica de los bosques. En: Fernández-Palacios JM, Martín Esquivel JM, eds. *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y conservación*. Santa Cruz de Tenerife: Publicaciones Turquesa SL, 375-382.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS JM, VERA A, BRITO A. 2001.** Los ecosistemas. En: Fernández-Palacios JM, Martín Esquivel JM, eds. *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y conservación*. Santa Cruz de Tenerife: Publicaciones Turquesa SL, 157-165.
- FRANKLIN J, STEADMAN DW. 1991.** The potential for conservation of Polynesian birds through habitat mapping and species translocation. *Conservation Biology* 5: 506-521.
- FREIFELD HB. 1999.** Habitat relationships of forest birds on Tutuila Island, American Samoa. *Journal of Biogeography* 26: 1191-1213.
- FREIFELD HB, STEADMAN DW. 2001.** Landbirds on offshore islands in Samoa. *Journal of Field Ornithology* 72: 72-85.
- FRITH CB. 1979.** Feeding ecology of land birds on West Island, Aldabra Atoll, Indian Ocean: A preliminary survey. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 286: 195-210.

- FRITH HJ. 1952.** Notes on the pigeons of the Richmond River, N.S.W. *The Emu* 52: 89-99.
- FRITH HJ. 1982.** *Pigeons and doves of Australia*. Sydney: Rigby Publishers.
- FRITH HJ, GRIFFITH NSW. 1952.** Notes on the pigeons of the Richmond River, N. S. W. *The Emu* 52: 89-99.
- FRITH HJ, CROME FHJ, WOLFE TO. 1976.** Food of fruit-pigeons in New Guinea. *The Emu* 76: 49-58.
- FURNESS RW, CAMPHUYSEN CJ. 1997.** Seabirds as monitors of the marine environment. *Ices Journal of Marine Science* 54: 726-737.
- FURUICHI T. 2006.** Red-tailed monkeys (*Cercopithecus ascanius*) hunt green pigeons (*Treron calva*) in the Kalinzu forest in Uganda. *Primates* 47: 174-176.
- GANGWERE SK, MURALIRANGAN MC, MURALIRANGAN M. 1989.** Food selection and feeding in acridoids: A review. *Contributions of the American Entomological Institute* 25: 1-56.
- GARRIDO O. 1986.** *Las palomas*. La Habana: Científico-Técnica.
- GARROD AH. 1878.** Note on the gizzard and other organs of *Carpophaga latrans*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1878: 102-105.
- GAYMER R. 1967.** Observations on the birds of Aldabra in 1964 and 1965. *Atoll Research Bulletin* 118: 113-125.
- GIBBS D, BARNES E, COX J. 2001.** *Pigeons and doves*. New Haven, CT: Yale University Press.
- GILBERT MTP, WILSON AS, BUNCE M, HANSEN AJ, WILLERSLEV E, SHAPIRO B, HIGHAM TFG, RICHARDS MP, O'CONNELL TC, TOBIN DJ, JANAWAY RC, COOPER A. 2004.** Ancient mitochondrial DNA from hair. *Current Biology* 14: R463-464. Supplemental data R1-R7 <http://www.current-biology.com/cgi/content/full/14/12/r463/DC1/> (4 March 2008).
- GLOVER BJ. 2000.** Differentiation in plant epidermal cells. *Journal of Experimental Botany* 51: 497-505.
- GODMAN F. 1872.** Notes on resident and migratory birds of Madeira and the Canaries. *Ibis* 2: 209-224.
- GODOY JA, JORDANO P. 2001.** Seed dispersal by animals: exact tracking of the source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275-2283.
- GONZÁLEZ J, DELGADO CASTRO G, GARCÍA DEL REY E, BERGER C, WINK M. 2008.** Use of mitochondrial and nuclear genes to infer the origin of two endemic pigeons from the Canary Islands. *Journal of Ornithology* DOI 10.1007/s10336-008-0360-4.
- GONZÁLEZ ARTILES F. 2000.** El bosque termófilo en Gran Canaria. *Medio Ambiente Canarias* 16: 5-8.
- GOODWIN D. 1958.** Remarks on the taxonomy of some American doves. *The Auk* 75: 330-334.
- GOODWIN D. 1959A.** Taxonomic notes on the American Ground doves. *The Auk* 76: 510-516.

- GOODWIN D. 1959b.** Taxonomy of the genus *Columba*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 6: 1-23.
- GOODWIN D. 1970.** *Pigeons and doves of the world. 2nd Edition.* London: Trustees of the British Museum (Natural History).
- GOODWIN D. 1983.** *Pigeons and doves of the world.* New York: Cornell University Press.
- GOODWIN D. 1985.** *Pigeons and doves of the world.* London: British Museum (Natural History).
- GORMAN ML. 1979.** *Island ecology.* London: Chapman and Hall.
- GRANT PR. 1998.** *Evolution on islands.* Oxford: Oxford University Press.
- GRANT PR. 2001.** Reconstructing the evolution of birds on islands: 100 years of research. *Oikos* 92: 385-403.
- GRAVES GR. 1992.** The endemic land birds of Henderson Island, southeastern Polynesia: notes on natural history and conservation. *The Wilson Bulletin* 104: 32-43.
- GREEN PR, GENTLE L, PEAKE TM, SCUDAMORE RE, MCGREGOR PK, GILBERT F, DITTRICH WH. 1999.** Conditioning pigeons to discriminate naturally lit insect specimens. *Behavioural Processes* 46: 97-102.
- GREEN RE. 1994.** Diagnosing causes of bird population declines. *Ibis* 137: S47-S55.
- GRUBB P. 1971.** The growth, ecology and population structure of giant tortoises on Aldabra. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 260: 327-372.
- GUPPY HB. 1906.** *Observations of a naturalist in the Pacific between 1896 and 1899.* London: Macmillan.
- GUYOT I, THIBAUT J-C. 1987.** Les oiseaux terrestres des îles Wallis et Futuna (Pacifique sudouest). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 57: 226-250.
- HAMANN A, CURIO E. 1999.** Interactions among frugivores and fleshy fruit trees in a Philippine submontane rainforest. *Conservation Biology* 13: 766-773.
- HANSEN A, SUNDING P. 1993.** Flora of the Macaronesia. Checklist of vascular plants. 4. revised edition. *Sommerfeltia* 17: 1-295.
- HANSEN MM, JACOBSEN L. 1999.** Identification of mustelid species: Otter (*Lutra lutra*), American Mink (*Mustela vison*) and Polecat (*Mustela putorius*), by analysis of DNA from faecal samples. *Journal of Zoology* 247: 177-181.
- HARRISON CJO, WALKER CA. 1977.** Birds of the British Lower Eocene. *Tertiary Research Special Paper* 3: 1-52.
- HARTERT E. 1916.** Notes on pigeons. *Novitates Zoologicae* 23: 78-88.
- HEANEY LR. 2007.** Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography?. *Journal of Biogeography* 34: 753-757.
- HEINEKEN C. 1829.** Notice of some of the birds of Madeira. *Edinburgh Journal of Science* 2: 229-233.
- HENRY GM. 1955.** *A guide to the birds of Ceylon.* London: Oxford University Press.

- HERBST LH. 1986.** The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica* 18: 39-44.
- HERNÁNDEZ M. 1999.** Estudio de la variabilidad genética intra e interinsular de las poblaciones de las palomas de la laurisilva (*Columba bollii* y *Columba junoniae*) en base al estudio del ADN mitocondrial. Informe final. Departamento de Parasitología, Ecología y Genética, Universidad de La Laguna. No publicado.
- HERNÁNDEZ MA. 1997.** Éxito reproductor y efecto de la depredación sobre los nidos de las palomas endémicas de la laurisilva canaria, Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*Columba junoniae*), en la isla de Tenerife. Memoria de Licenciatura. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna.
- HERNÁNDEZ MA, MARTÍN A. 1994.** First breeding record of the White-tailed Laurel Pigeon *Columba junoniae* on Tenerife (Canary Islands). *Alauda* 62: 253-256.
- HERNÁNDEZ MA, MARTÍN A, NOGALES M. 1999.** Breeding success and predation on artificial nests of the endemic pigeons Bolle's Laurel Pigeon *Columba bollii* and White-tailed Laurel Pigeon *Columba junoniae* in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Ibis* 141: 52-59.
- HERRERA CM. 1978.** Datos sobre la dieta invernal del Colirrojo Tizón (*Phoenicurus ochrurus*) en encinares de Andalucía occidental. *Doñana, Acta Vertebrata* 5: 61-71.
- HERRERA CM. 1985.** Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. En: Cody ML, ed. *Habitat selection in birds*. UK: Academic Press, 341-365.
- HERRERA CM. 1998.** Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs* 68: 511-538.
- HERRERA CM. 2002.** Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera CM, Pellmyr O, eds. *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. UK: Blackwell Science Ltd, 185-208.
- HEWITT DG, MESSMER TA. 2000.** Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*) foraging in aspen stands during winter in northern Utah. *Western North American Naturalist* 60: 211-215.
- HOBSON KA. 1995.** Reconstructing avian diets using stable-carbon and nitrogen isotope analysis of egg components: patterns of isotopic fractionation and turnover. *The Condor* 97: 752-762.
- HOLDAWAY RN, WORTHY TR, TENNYSON AJD. 2001.** A working list of breeding bird species of the New Zealand region at first human contact. *New Zealand Journal of Zoology* 28: 119-187.
- HOLYOAK DT. 1974.** Les oiseaux des îles de la Societe (suit et fin). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 44: 153-184.
- HOLYOAK DT. 1975.** Les oiseaux des îles Marquises. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 45: 207-233, 341-366.
- HÖSS M, PÄÄBO S. 1993.** DNA extraction from Pleistocene bones by a silica-based purification method. *Nucleic Acids Research* 21: 3913-3914.

- HULME PE, BENKMAN CW. 2002.** Granivory. En: Herrera CM, Pellmyr O, eds. *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. UK: Blackwell Science Ltd, 132-154.
- IDAGHDOUR Y, BRODERICK D, KORRIDA A. 2003.** Faeces as a source of DNA for molecular studies in a threatened population of great bustards. *Conservation Genetics* 4: 489-792.
- INGLIS IR, ISAACSON AJ, THEARLE RJP, WESTWOOD NJ. 1990.** The effects of changing agricultural practice upon Woodpigeon on *Columba palumbus* numbers. *Ibis* 132: 262-272.
- INGLIS IR, ISAACSON AJ, SMITH GC, HAYNES PJ, THEARLE RJP. 1997.** The effect of the Woodpigeon (*Columba palumbus*) of the introduction of oilseed rape into Britain. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 61: 113-121.
- INNIS GJ. 1989.** Feeding ecology of fruit pigeons in subtropical rainforests of south-eastern Queensland. *Australian Wildlife Research* 16: 365-394.
- IUCN. 2008.** 2008 IUCN Red list of threatened species. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 14 January 2009.
- IUCN. 2009.** IUCN Red list of threatened species. Versión 2009.1 <www.iucnredlist.org> Downloaded on 01 June 2009.
- IZQUIERDO I, MARTÍN ESQUIVEL JL, ZURITA N, ARECHAVALETA M. 2001.** *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres) 2001*. Santa Cruz de Tenerife: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente Gobierno de Canarias.
- JAMES RE, CLOUT MN. 1996.** Nesting success of New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*) in response to a rat (*Rattus rattus*) poisoning programme at Wenderholm Regional Park. *New Zealand Journal of Ecology* 20: 45-51.
- JANOO A. 2005.** Discovery of isolated dodo bones (*Raphus cucullatus* (L.), Aves, Columbiformes) from Mauritius cave shelters highlights human predation, with a comment on the status of the family Raphidae Wetmore, 1930. *Annales de Paléontologie* 91: 167-180.
- JANZEN DH. 1979.** How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 13-51.
- JIMÉNEZ R, HÓDAR JA, CAMACHO I. 1994.** Diet of the Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the south of Spain during late summer. *Folia Zoologica* 43: 163-170.
- JIMÉNEZ MENDOZA CC, TEJEDOR SALGUERO ML, RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ A, FERNÁNDEZ CALDAS E. 1990.** Los suelos del Parque Nacional de Garajonay y su entorno. En: Pérez de Paz PL, ed. *Parque Nacional de Garajonay, Patrimonio Mundial*. Madrid: ICONA, Colección Técnica, 47-55.
- JOHNSON KP. 2004.** Deletion bias in avian introns over evolutionary timescales. *Molecular Biology and Evolution* 21: 599-602.
- JOHNSON KP, CLAYTON DH. 2000A.** Nuclear and mitochondrial genes contain similar phylogenetic signal for pigeons and doves (Aves: Columbiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 141-151.

- JOHNSON KP, CLAYTON DH. 2000b.** A molecular phylogeny of the dove genus *Zenaida*: mitochondrial and nuclear DNA sequences. *The Condor* 102: 864-870.
- JOHNSON KP, DE KORT S, DINWOODEY K, MATEMAN AC, TEN CATE C, LESSELLS CM, CLAYTON DH. 2001.** A molecular phylogeny of the dove genera *Streptopelia* and *Columba*. *The Auk* 118: 874-887.
- JOHNSTON RF. 1961.** The genera of American Ground doves. *The Auk* 78: 372-378.
- JOHNSTON RF. 1962.** The taxonomy of pigeons. *The Condor* 64: 69-74.
- JONES FA, CHEN J, WENG G-J, HUBBELL SP. 2005.** A genetic evaluation of seed dispersal in the neotropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). *American Naturalist* 166: 543-555.
- JONES MJ. 1990.** A survey of the distribution and habitat preferences of the long-toed pigeon, *Columba trocaz* in Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 42: 71-86.
- JORDANO P. 1983.** Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38-41.
- JORDANO P. 1988.** Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea* 76: 193-209.
- JORDANO P. 1995.** Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist* 145: 163-191.
- JORDANO P. 2000.** Fruits and frugivory. En: Fenner M, ed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 125-165.
- JORDANO P. 2007.** Frugivores, seeds and genes: analysing the key elements of seed shadows. En: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, Wescott DA, eds. *Seed dispersal: theory and its applications in a changing world*. Wallingford: CABI Publishing, 229-251.
- JORDANO P, GODOY JA. 2002.** Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, eds. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 305-321.
- JORDANO P, HERRERA CM. 1981.** The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis* 123: 502-507.
- JORDANO P, BASCOMPTE J, OLESEN JM. 2003.** Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- KERERU DISCOVERY PROJECT. 2006.** Available from <www.kererudiscovery.org.nz/Diet.html>. Accessed June 10, 2008.
- KHANUJA SPS, SHASANY AK, DAROKAR MP, KUMAR S. 1999.** Rapid isolation of DNA from dry and fresh samples of plants producing large amounts of secondary metabolites and essential oils. *Plant Molecular Biology Reporter* 17: 1-7.
- KINSKY FC, YALDWYN JC. 1981.** *The bird fauna of Niue Island, south-west Pacific, with special notes on the Whitetailed tropic bird and Golden Plover, Miscellaneous Series 2*. New Zealand: National Museum of New Zealand.

- KISOKAU K. 1974.** Analysis of avifauna stomach contents of Long and Crown Islands, Madang District. *Science in New Guinea* 2: 261-262.
- KITAMURA S, SUZUKI S, YUMOTO T, POONSWAD P, CHUAILUA P, PLONGMAI K, MARUHASHI T, NOMA N, SUCKASAM C. 2006.** Dispersal of *Canarium euphyllum* (Burseraceae), a large-seeded tree species, in a moist evergreen forest in Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22: 137-146.
- KITAMURA S, SUZUKI S, YUMOTO T, POONSWAD P, CHUAILUA P, PLONGMAI K, NOMA N, MARUHASHI T, SUCKASAM C. 2004.** Dispersal of *Aglaia spectabilis*, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest in Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 20: 421-427.
- KOHN MH, WAYNE RK. 1997.** Facts from feces revisited. *Tree* 12: 223-227.
- KORZUN LP, ERARD C, GASC J-P, DZERZHINSKY FJ. 2008.** Bill and hyoid apparatus of pigeons (Columbidae) and sandgrouse (Pteroclididae): A common adaptation to vegetarian feeding?. *Comptes Rendus Biologies* 331: 64-87.
- KREBS CJ. 1989.** *Ecological methodology*. New York: Harper Collins Publisher.
- KUSHLAN JA. 1993.** Colonial waterbirds as bioindicators of environmental change. *Colonial Waterbirds* 16: 223-251.
- LAMBERT F. 1989A.** Pigeons as seed predators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest. *Ibis* 131: 521-527.
- LAMBERT F. 1989B.** Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 401-402.
- LAMBRECHT K. 1933.** *Handbuch der palaeornithologie*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- LEGGE WV. 1880.** *A history of the birds of Ceylon*. Dehiwala: Tisara Prakasakayo.
- LEMS K. 1960.** Floristic botany of the Canary Islands. *Sarracenia* 5: 1-94.
- LEVEY DJ. 1988.** Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.
- LEVEY DJ, GRAJAL A. 1991.** Evolutionary implications of fruit-processing limitations in cedar waxwings. *The American Naturalist* 138: 171-189.
- LEVEY DJ, MARTÍNEZ DEL RIO C. 2001.** It takes guts (and more) to eat fruit: lessons from avian nutritional ecology. *The Auk* 118: 819-831.
- LEVEY DJ, STILES FG. 1992.** Resource variability and movement patterns of Neotropical landbirds: evolutionary precursors for the evolution of long-distance migration. *American Naturalist* 122: 447-476.
- LEVEY DJ, SILVA WR, GALETTI M. 2002.** *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- LIVEZEY BC. 1993.** An ecomorphological review of the Dodo (*Raphus cucullatus*) and Solitaire (*Pezophaps solitaria*), flightless Columbiformes of the Mascarene Islands. *Journal of Zoology* 230: 247-292.
- LIVEZEY BC, ZUSI RL. 2007.** Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 1-95.

- LOISELLE BA. 1990.** Seed in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- LOISELLE BA, BLAKE JG. 1991.** Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- LOISELLE BA, BLAKE JG. 2002.** Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of a tropical wet forest. En: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, eds. *Seed Dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 397-405.
- LOMOLINO MV. 2005.** Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683-1699.
- LOMOLINO MV, WEISER MD. 2001.** Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography* 28: 431-445.
- LORENZO, JA. 2007.** *Atlas de las aves nidificantes en el archipiélago canario (1997-2003)*. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad Española de Ornitología.
- MAC NALLY R, WATSON DM. 1997.** Distinguishing area and habitat heterogeneity effects on species richness: Birds in Victorian buloke remnants. *Australian Journal of Ecology* 22: 227-232.
- MACARTHUR RH, WILSON EO. 1967.** *The theory of island biogeography*. Englewood Cliffs, NJ, USA: Princeton University Press.
- MACMILLEN RE. 1990.** Water economy of granivorous birds: a predictive model. *The Condor* 92: 379-392.
- MARRERO P. 2003.** Alimentación estacional de la Paloma Trocaz, *Columba trocaz* (Heineken, 1829) en la Isla de Madeira: un estudio basado en métodos microhistológicos. Memoria de Licenciatura. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna.
- MARRERO P, MARTÍN C. 2000.** Spring food preferences of rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758) on the islet of Alegranza. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65: 246-250.
- MARRERO P, NOGALES M. 2005.** A microhistological survey on the trees of a relict subtropical laurel forest from the Macaronesian Islands as a base for assessing vertebrate plant diet. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148: 409-426.
- MARRERO P, OLIVEIRA P, NOGALES M. 2003.** Studying the diet of an insular herbivorous endemic pigeon by microhistological methods: implications on conservation. *Ecologia Mediterránea* 29: 108.
- MARRERO P, OLIVEIRA P, NOGALES M. 2004.** Diet of the endemic Madeira Laurel Pigeon *Columba trocaz* in agricultural and forest areas: implications for conservation. *Bird Conservation International* 14: 165-172.
- MARRERO P, CABRERA VM, PADILLA DP, NOGALES M. 2008.** Molecular identification of two threatened pigeon species (Columbidae) using faecal samples. *Ibis* 150: 820-823.

- MARRERO P, FREGEL R, CABRERA VM, NOGALES M. 2009.** Extraction of high-quality host DNA from feces and regurgitated seeds: a useful tool for vertebrate ecological studies. *Biological Research* 42: 147-151.
- MARSHALL JR JT. 1949.** The endemic avifauna of Saipan, Tinian, Guam and Palau. *The Condor* 51: 200-221.
- MARTÍN A, LORENZO JA. 2001.** *Aves del archipiélago canario*. La Laguna: Francisco Lemus Editor, SL.
- MARTÍN A, HERNÁNDEZ MA, NOGALES M. 1995.** Estudio sobre el éxito reproductor de las palomas de la laurisilva (*Columba bollii* y *C. junoniae*) en la isla de Tenerife. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna. No publicado.
- MARTÍN A, HERNÁNDEZ MA, RODRÍGUEZ F. 1993.** Première nidification du Pigeon Trocaz *Columba bollii* á L'Île de Hierro (Iles Canaries). *Alauda* 61: 148.
- MARTÍN A, HERNÁNDEZ MA, LORENZO JA, NOGALES M. 1996.** Estudio sobre la distribución y estado de las poblaciones de las palomas Turqué (*Columba bollii*) y Rabiche (*Columba junoniae*) en Tenerife, con especial referencia a la comarca Tacoronte-Santa Úrsula. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna. No publicado.
- MARTÍN A, HERNÁNDEZ MA, LORENZO JA, NOGALES M, GONZÁLEZ C. 2000.** *Las palomas endémicas de Canarias*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias & SEO/BirdLife. Santa Cruz de Tenerife.
- MARTÍN A, LORENZO JJ, NOGALES M, QUILIS V, HERNÁNDEZ MA. 1999.** Distribución y estado de las poblaciones de las palomas de la laurisilva (*Columba bollii* y *Columba junoniae*) en la isla de La Gomera. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna. No publicado.
- MARTÍN A, LORENZO JJ, QUILIS V, NOGALES M, HERNÁNDEZ MA. 1998.** Distribución y estado de las poblaciones de las palomas de la laurisilva (*Columba bollii* y *Columba junoniae*) en la isla de La Palma. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna. No publicado.
- MARTIN PR, MCKAY JK. 2004.** Latitudinal variation in genetic divergence of populations and the potential for future speciation. *Evolution* 58: 938-945.
- MARTÍNEZ T. 1988.** Utilisation de l'analyse micrographique des féces pour l'étude alimentaire du bouquetin de la Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia* 52: 465-473.
- MARTINS AMF. 1993.** The Azores - westernmost Europe: Where evolution can be caught red-handed. *Boletim do Museo Municipal do Funchal*, Sup. 2: 181-198.
- MARZOL-JAÉN MV. 1988.** *La lluvia: un recurso natural para Canarias*. Santa Cruz de Tenerife: Caja General de Ahorros de Canarias.
- MATTSON WJ. 1980.** Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- MAYR E, DIAMOND D. 2001.** *The birds of northern Melanesia. Speciation, ecology and biogeography*. New York: Oxford University Press.

- McCLANAHAN TR, WOLFE RW. 1993.** Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- McCONKEY KR, DRAKE DR. 2002.** Extinct pigeons and declining bat populations: Are large seeds still being dispersed in the tropical Pacific?. En: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, eds. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 381-396.
- McCONKEY K, MEEHAN HJ, DRAKE DR. 2004.** Seed dispersal by Pacific pigeons (*Ducula pacifica*) in Tonga, western Polynesia. *The Emu* 104: 369-376.
- MCDONNELL MJ, STILES EW. 1983.** The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- McEWEN WM. 1978.** The food of the New Zealand Pigeon (*Hemiphaga novaeseelandiae novaeseelandiae*). *New Zealand Journal of Ecology* 1: 99-108.
- McNAB BK. 1994.** Resource use and the survival of land and freshwater vertebrates on oceanic islands. *The American Naturalist* 144: 643-660.
- McNAB BK. 2000.** The influence of body mass, climate, and distribution on the energetics of South Pacific pigeons. *Comparative Biochemistry and Physiology* 127: 309-329.
- McNAB BK. 2002.** Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecology Letters* 5: 693-704.
- MEADE-WALDO EGB. 1889A.** Further notes on the birds of the Canary Islands. *Ibis* 6: 503-520.
- MEADE-WALDO EGB. 1889B.** Notes on some birds of the Canary Islands. *Ibis* 6: 1-13.
- MEADE-WALDO EGB. 1893.** List of birds observed in the Canary Islands. *Ibis* 6: 185-207.
- MEDWAY L, MARSHALL AG. 1975.** Terrestrial vertebrates of the New Hebrides: Origin and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 272: 423-465.
- MEEHAN HJ, HILLYARD K, GUY M. 2003.** Retention time of beads in captive Torres Imperial pigeons, *Ducula spilorrhoa spilorrhoa*. *Notornis* 50: 167-168.
- MEEHAN HJ, McCONKEY KR, DRAKE DR. 2002.** Potential disruptions to seed dispersal mutualisms in Tonga, western Polynesia. *Journal of Biogeography* 29: 695-712.
- MEEHAN HJ, McCONKEY KR, DRAKE DR. 2005.** Early fate of *Myristica hypargyrea* seeds dispersed by *Ducula pacifica* in Tonga, western Polynesia. *Austral Ecology* 30: 374-382.
- MENEZES D. 1997.** Estudo do uso da floresta laurissilva e de campos agrícolas pelo Pombo Trocaz, *Columba trocaz* (Heineken 1829). Relatório de Estágio do Curso de Biologia. No publicado.
- MERCER R. 1966.** *A field guide to Fiji birds*. Suva: Government Press.
- MILBERG P, TYRBERG T. 1993.** Naïve birds and noble savages – a review of man-caused prehistoric extinctions of island birds. *Ecography* 16: 229-250.

- MILLENER PR, POWLESLAND RG. 2001.** The Chatham Islands Pigeon (*Parea*) deserves full species status; *Hemiphaga chathamensis* (Rothschild 1891); Aves: Columbidae. *Journal of The Royal Society of New Zealand* 31: 365-383.
- MIOTTO RA, CIOCHETI G, RODRIGUES FP, GALETTI JR PM. 2007.** Identification of pumas (*Puma concolor* (Linnaeus, 1771)) through faeces: a comparison between morphological and molecular methods. *Brazilian Journal of Biology* 67: 963-965.
- MITTELBACH GG, SCHEMSKE DW, CORNELL HV, ALLEN AP, BROWN JM, BUSH MB, HARRISON SP, HURLBERT AH, KNOWLTON N, LESSIOS HA, MCCAIN CM, MCCUNE AR, MCDADE LA, MCPEEK MA, NEAR TJ, PRICE TD, RICKLEFS RE, ROY K, SAX DF, SCHLUTER D, SOBEL JM, TURELLI M. 2007.** Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- MÍLKOVSKÝ J. 2002.** *Cenozoic birds of the world, Part 1: Europe*. Prague: Ninox Press.
- MOHAMMAD AG, PIEPER RD, WALLACE JD, HOLECHEK JL, MURRAY LW. 1995.** Comparison of fecal analysis and rumen evacuation techniques for sampling diet botanical composition of grazing cattle. *Journal of Range Management* 48: 202-205.
- MORALES MATEOS J. 2003.** *De textos y semillas. Una aproximación etnobotánica a la prehistoria de Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: El Museo Canario.
- MORIN PA, CHAMBERS KE, BOESCH C, VIGILANT L. 2001.** Quantitative polymerase chain reaction analysis of DNA from noninvasive samples for accurate microsatellite genotyping of wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). *Molecular Ecology* 10: 1835-1844.
- MORRIS R. 1979.** Observations on the Chatham Island Pigeon in Cascades Gorge. *Notornis* 26: 390-392.
- MURPHY MA, WAITS LP, KENDALL KC. 2003.** The influence of diet on faecal DNA amplification and sex identification in Brown bears (*Ursus arctos*). *Molecular Ecology* 12: 2261-2265.
- MURTON RK. 1965.** *The Wood-Pigeon*. London: NMN Collins.
- MURTON RK, ISAACSON AJ, WESTWOOD NJ. 1963.** The feeding ecology of the Woodpigeon. *British Birds* 56: 345-375.
- MUSE C, MUSE S. 1982.** *The birds and birdlore of Samoa*. Washington: Walla Walla.
- NATHAN R. 2006.** Long-distance dispersal of plants. *Science* 313: 786.
- NEFF JA. 1947.** Habits, food, and economic status of the Band-tailed Pigeon. *North American Fauna* 58: 1-76.
- NEVES H, VALENTE AV, FAVILA B, SILVA I, MARQUES JC, GOUVEIA N, SILVA P, OLIVEIRA P. 1996.** *Laurissilva da Madeira. Caracterização quantitativa e qualitativa*. Funchal: Secretaria Regional de Agricultura, Florestas e Pescas. Parque Natural da Madeira.
- NOGALES M, MARRERO P, PADILLA DP, MEDINA FM. 2009.** The study of habitat use by censuses and molecular methods in birds: the case of two sympatric pigeons. *Bird Study*, en prensa.

- O'DONNELL CFJ, DILKS PJ. 1994.** Foods and foraging of forest birds in temperate rainforest, South Westland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 18: 87-107.
- OBERLE MW. 2003.** *Puerto Rico's birds in photographs. 2nd Edition.* Washington: Humanitas.
- OLESEN JM, VALIDO A. 2003.** Lizards as pollinators and seeds dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 177-181.
- OLESEN JM, ESKILDSEN LI, VENKATASAMY S. 2002.** Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic supergeneralists. *Diversity and Distributions* 8: 181-192.
- OLESEN JM, BASCOMPTE J, DUPONT Y, JORDANO P. 2006.** The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240: 270-276.
- OLIVEIRA P. 1999.** *A conservação e gestão das aves do arquipélago da Madeira.* Funchal: Secretaria Regional de Agricultura, Florestas e Pescas. Parque Natural da Madeira.
- OLIVEIRA P. 2003.** Conservation and ecology of the endemic Madeira Laurel Pigeon, *Columba trocaz*. Tesis Doctoral, The Manchester Metropolitan University.
- OLIVEIRA P, HEREDIA B. 1996.** Action plan for the Madeira Laurel Pigeon, *Columba trocaz*. En: Heredia B, Rose L, Painter M, eds. *Globally threatened birds in Europe. Action plans.* Strasbourg, France: Council of Europe Publishing, 303-309.
- OLIVEIRA P, JONES M. 1995.** Population numbers, habitat preferences and the impact of the Long-toed Pigeon, *Columba trocaz*, on agriculture. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 4: 531-542.
- OLIVEIRA P, JONES M. 2001.** *Columba trocaz* Madeira Laurel Pigeon. *BWP Update* 3: 111-117.
- OLIVEIRA P, MARRERO P, NOGALES P. 2002.** Diet of the endemic Madeira Laurel Pigeon and fruit resource availability: a study using microhistological analyses. *The Condor* 104: 811-822.
- OLIVEIRA P, MENEZES D, JONES M, NOGALES M. 2006.** The influence of fruit abundance on the use of forest and cultivated field habitats by the endemic Madeira Laurel Pigeon *Columba trocaz*: Implications for conservation. *Biological Conservation* 130: 538-548.
- OLSON SL. 1975.** *Paleornithology of St Helena Island, South Atlantic Ocean.* Washington: Smithsonian Institution Press.
- OLSON SL. 1985.** The fossil record of birds. En: Farner DS, King JR, Parkes KC, eds. *Avian biology.* New York: Academic Press, 79-238.
- OROMÍ P. 1990.** El mundo animal de Garajonay. En: Pérez de Paz PL, ed. *Parque Nacional de Garajonay, Patrimonio Mundial.* Madrid: ICONA, Colección Técnica, 181-182.
- OTANI T. 2002.** Seed dispersal by Japanese Marten *Martes melampus* in the subalpine shrubland of northern Japan. *Ecological Research* 17: 29-38.

- PALOMARES F, GODOY JA, PIRIZ A, OBRIEN SJ, JOHNSON WE. 2002.** Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian Lynx. *Molecular Ecology* 11: 2171-2182.
- PARHAM BEV. 1972.** *Plants of Samoa. Information Series 85.* New Zealand: New Zealand Department of Scientific and Industrial Research, Botany Division.
- PARRISH TL. 2002.** Krakatau: genetic consequences of island colonization. PhD. Thesis. The Netherlands: University Utrecht.
- PAXINOS E, MCINTOSH C, RALLS K, FLEISCHER R. 1997.** A noninvasive method for distinguishing among canid species: amplification and enzyme restriction of DNA from dung. *Molecular Ecology* 6: 483-486.
- PEARSON PE, CLIMO GC. 1993.** Habitat use by Chatham Island pigeons. *Notornis* 40: 45-54.
- PEH KS-H, CHONG FL. 2003.** Seed dispersal agents of two *Ficus* species in a disturbed tropical forest. *Ornithological Science* 2: 119-125.
- PEREIRA SL, JOHNSON KP, CLAYTON DH, BAKER AJ. 2007.** Mitochondrial and nuclear DNA sequences support a Cretaceous origin of Columbiformes and a dispersal-driven radiation in the Paleogene. *Systematic Biology* 56: 656-672.
- PÉREZ DE PAZ PL. 1990.** La laurisilva, un ecosistema peculiar. En: Pérez de Paz PL, ed. *Parque Nacional de Garajonay, Patrimonio Mundial.* Madrid: ICONA, Colección Técnica, 75-77.
- PÉREZ-PADRÓN F. 1983.** *Las aves de Canarias.* Santa Cruz de Tenerife: Aula de Cultura del Excmo. Cabildo Insular de Tenerife.
- PÉREZ-RIVERA RA. 1978.** Preliminary work on the feeding habits, nesting habitat and reproductive activities of the Plain Pigeon (*Columba inornata wetmorei*) and the Red-necked Pigeon (*Columba squamosa*). Sympatric species: an analysis of their interactions. *Science-Ciencia* 53: 89-98.
- PÉREZ-RIVERA RA, BONILLA G. 1983.** Nuevos informes y comentarios sobre las aves de la Isla de Mona. *Science-Ciencia* 10.3: 97-101.
- PIEPER H. 1985.** The fossil land birds of Madeira and Porto Santo. *Bocagiana* 88: 1-6.
- PIGGOTT MP. 2004.** Effect of sample age and season of collection on the reliability of microsatellite genotyping of faecal DNA. *Wildlife Research* 31: 485-493.
- PIGGOTT MP, TAYLOR AC. 2003.** Remote collection of animal DNA and its applications in conservation management and understanding the population biology of rare and cryptic species. *Wildlife Research* 30: 1-13.
- POULIN B, LEFEBVRE G, McNEIL R. 1994.** Diets of land birds from northeastern Venezuela. *The Condor* 96: 354-367.
- POWLESLAND RG, WILLANS M. 1997.** "Hard Release" of captive-reared New Zealand pigeons (*Hemiphaga n. novaeseelandiae*). *Notornis* 44: 57-59.
- POWLESLAND RG, HAY JR, POWLESLAND MH. 2000.** Bird fauna of Niue Island in 1994-95. *Notornis* 47: 39-53.

- POWLESLAND R, GRANT A, FLUX I, DILKS P. 1994.** Some aspects of the ecology and breeding biology of Parea on southern Chatham Island, July 1992 - April 1993. *Science & Research Series* 66: 1-35.
- POWLESLAND RG, DILKS PJ, FLUX IA, GRANT AD, TISDALL CJ. 1997.** Impact of food abundance, diet and food quality on the breeding of the fruit pigeon, Parea *Hemiphaga novaeseelandiae chathamensis*, on Chatham Island, New Zealand. *Ibis* 139: 353-365.
- POWLESLAND R, GRANT A, DILKS P, FLUX I, BELL M. 1995.** Some aspects of the ecology and breeding biology of Parea on southern Chatham Island, July 1993 - April 1994. *Science & Research Series* 82: 1-30.
- PRANCE GT, WHITE F. 1988.** The genera of Chrysobalanaceae: A study in practical and theoretical taxonomy and its relevance to evolutionary biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 320: 1-184.
- PRATT TK, STILES EW. 1983.** How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: Implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122: 797-805.
- PRATT TK, STILES EW. 1985.** The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. *Biotropica* 17: 314-321.
- PRESS JR, SHORT MJ. 1994.** *Flora of Madeira*. London: The Natural History Museum, HMSO.
- PRICE OF. 2004.** Indirect evidence that frugivorous birds track fluctuating fruit resources among rainforest patches in the northern territory, Australia. *Austral Ecology* 29: 137-144.
- PRYOR GS, LEVEY DJ, DIERENFELD ES. 2001.** Protein requirements of a specialized frugivore, Pesquet's Parrot (*Psitttrichas fulgidus*). *The Auk* 118: 1080-1088.
- PULIDO FJP, DÍAZ M. 1994.** Diet and prey type selection by adult and young blue tits *Parus caeruleus*: the effect of correcting for prey digestibility. *Ardeola* 41: 151-159.
- PYKE GH, PULLIAM HR, CHARNOV EL. 1977.** Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- RALPH CP, NAGATA SE, RALPH CJ. 1985.** Analysis of droppings to describe diets of small birds. *Journal of Field Ornithology* 56: 165-174.
- RAMOS JA. 1995.** The diet of the Azores Bullfinch *Pyrrhula murina* and floristic variation within its range. *Biological Conservation* 71: 237-249.
- RAMOS JA. 1996.** The influence of size, shape, and phenolic content on the selection of winter foods by Azores Bullfinch (*Pyrrhula murina*). *Journal of Zoology* 238: 415-433.
- RAMOS JJ. 2008.** *Anuario ornitológico de las islas Canarias, 2000-2006*. Santa Cruz de Tenerife: Fundación Global Nature.
- RAMSAY EP. 1864.** On the *Didunculus strigirostris*, or Toothbilled Pigeon from Upolo. *Ibis* 6: 98-100.

- RANDO JC, PERERA MA. 1994.** Primeros datos de ornitofagia entre los aborígenes de Fuerteventura (Islas Canarias). *Archaeofauna* 3: 13-19.
- REID SG. 1887.** Notes on the birds of Tenerife. *Ibis* 5: 424-435.
- REMSEN JV JR., HYDE MA, CHAPMAN A. 1993.** The diets of Neotropical Trogons, Motmots, Barbets and Toucans. *The Condor* 95: 178-192.
- RICKLEFS RE, BERMINGHAM E. 2004.** History and the species-area relationship in Lesser Antillean birds. *The American Naturalist* 163: 227-239.
- RICKLEFS RE, LOVETTE IJ. 1999.** The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68: 1142-1160.
- RIDGWAY R. 1916.** The birds of North and Middle America. *Bulletin of the United States National Museum* 50: 1-543.
- RIDLEY HN. 1930.** *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford, England: Reeve.
- RILEY J. 2003.** Population sizes and the conservation status of endemic and restricted-range bird species on Karakelang, Talaud Islands, Indonesia. *Bird Conservation International* 13: 59-74.
- RILEY J, MOLE J. 2001.** The birds of Gunung Ambang Nature Reserve, North Sulawesi, Indonesia. *Forktail* 17: 57-66.
- RINKE D. 1986.** Notes on the avifauna of Niuafou'ou Island, Kingdom of Tonga. *The Emu* 86: 82-86.
- RINKE D. 1987.** The avifauna of Eua and its off-shore islet Kalau, Kingdom of Tonga. *The Emu* 87: 26-34.
- RINKE D. 1991.** Birds of Ata and Late, and additional notes on the avifauna of Niuafou'ou, Kingdom of Tonga. *Notornis* 38: 131-151.
- RIVERA-MILÁN F. 1992.** Distribution and relative abundance patterns of columbids in Puerto Rico. *The Condor* 94: 224-238.
- RIVERA-MILÁN F. 1995.** Detectability and population density of Scaly-naped pigeons before and after Hurricane Hugo in Puerto Rico and Vieques Island. *The Wilson Bulletin* 107: 727-733.
- RIVIERE-DOBIGNY T, PHAM DOAN L, LE QUANG N, MAILLARD J-C, MICHAUX J. 2008.** Species identification, molecular sexing and genotyping using non-invasive approaches in two wild bovids species: *Bos gaurus* and *Bos javanicus*. *Zoo Biology* (DOI: 10.1002/zoo.20211).
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS MA, SANTAMARÍA L. 2006.** A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography* 33: 924-935.
- RODRÍGUEZ-LUENGO JL. 1993.** El muflón *Ovis ammon musimon* (Pallas, 1811) en Tenerife: Aspectos de su biología y ecología. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna.

- RODRÍGUEZ-LUENGO JL, RODRÍGUEZ-PIÑERO JC. 1987.** Datos preliminares sobre la alimentación del Arruí (*Ammotragus lervia*) (Bovidae) en La Palma. Islas Canarias. *Vieraea* 17: 291-294.
- ROSATI VR, BUCHER EH. 1992.** Seasonal diet of the Chacoan Cavy (*Pediolagus salinicola*) in the western Chaco, Argentina. *Mammalia* 56: 567-574.
- ROSENBERG KV, COOPER RJ. 1990.** Approaches to avian diet analysis. *Studies in Avian Biology* 13: 80-90.
- ROZAS J, SÁNCHEZ-DEL BARRIO JC, MESSEGUER X, ROZAS R. 2003.** DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19: 2496-2497.
- RUMBLE MA, ANDERSON SH. 1996.** Feeding ecology of Merriam's Turkeys (*Meleagris gallopavo merriami*) in the Black Hills, South Dakota. *American Midland Naturalist* 136: 157-171.
- SALOMON M. 2001.** Evolutionary biogeography and speciation: essay on a synthesis. *Journal of Biogeography* 28: 13-27.
- SALOMON M. 2004.** Speciation centres and sustainable development. *Journal of Biogeography* 31: 675-678.
- SANDERS TA, JARVIS RL. 2000.** Do Band-tailed pigeons seek a calcium supplement at mineral sites?. *The Condor* 102: 855-863.
- SANTANA PÉREZ L. 1990.** La importancia hidrológica de las nieblas en las cumbres del Parque Nacional de Garajonay. En: Pérez de Paz PL, ed. *Parque Nacional de Garajonay, Patrimonio Mundial*. Madrid: ICONA, Colección Técnica, 67-71.
- SANTOS A. 1990.** *Bosques de laurisilva en la región macaronésica*. Estrasburgo, Council of Europe: Colección Naturaleza y Medio Ambiente nº 49.
- SANTOS A. 2000.** La vegetación. En: Morales G, Pérez R, eds. *Gran atlas temático de Canarias*. Santa Cruz de Tenerife: Editorial Interinsular Canaria, 121-146.
- SCHIPPER C, SHANAHAN M, COOK S, THORNTON IWB. 2001.** Colonization of an Island Volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its Caldera Lake. III. Colonization by birds. *Journal of Biogeography* 28: 1339-1352.
- SCHLEUCHER E. 2002.** Metabolism, body temperature and thermal conductance of fruit-doves (Aves: Columbidae, Treroninae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 131: 417-428.
- SCHMITZ E. 1893.** Tagebuchnotizen von Madeira 1892. *Ornithologische Jahrbuecher* 4: 30-32, 141-147.
- SCHMITZ E. 1899.** Die vögel Madeira's. *Ornithologische Jahrbuecher* 10: 1-34, 41-46.
- SCHUPP EW, MILLERON T, RUSSO SE. 2002.** Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, eds. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 19-33.
- SEAMAN GA. 1959.** Land snails as food of White-crowned Pigeon. *The Auk* 76: 232.

- SERRADA J, PASCUAL L, DÍAZ G, MARRERO A, SUÁREZ C. 1990.** *Enciclopedia de la naturaleza de España, Canarias*. Madrid: Debate.
- SHANAHAN M, SO S, COMPTON SG, CORLETT R. 2001A.** Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Review* 76: 529-572.
- SHANAHAN M, HARRISON RD, YAMUNA R, BOEN W, THORNTON IWB. 2001B.** Colonization of an Island Volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its Caldera Lake. V. Colonization by figs (*Ficus* spp.), their dispersers and pollinators. *Journal of Biogeography* 28: 1365-1377.
- SHAPCOTT A. 1998.** The patterns of genetic diversity in *Carpentaria acuminata* (Arecaceae), and rainforest history in northern Australia. *Molecular Ecology* 7: 833-847.
- SHAPCOTT A. 1999.** Vagility and the monsoon rain forest archipelago of northern Australia: Patterns of genetic diversity in *Syzygium nervosum* (Myrtaceae). *Biotropica* 31: 579-590.
- SHAPIRO B, SIBTHORPE D, RAMBAUT A, AUSTIN J, WRAGG GM, BININDA-EMONDS ORP, LEE PLM, COOPER A. 2002.** Flight of the Dodo. *Science* 295: 1683.
- SHERLOCK MG, FAIRLEY JS. 1993.** Seasonal changes in the diet of Red deer *Cervus elaphus* in the Connemara National Park. *Biology and Environment. Proceedings of the Royal Irish Academy* 93: 85-90.
- SIBLEY CG, AHLQUIST JE. 1990.** *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven, CT: Yale University Press.
- SIH A. 1993.** Effects of ecological interactions on forager diets: Competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. En: Hughes RN, ed. *Diet selection. An interdisciplinary approach to foraging behaviour*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 182-211.
- SILVA L, SMITH CW. 2004.** A characterization of the non-indigenous flora of the Azores archipelago. *Biological Invasions* 6: 193-204.
- SILVIUS KM. 1995.** Avian consumers of Cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica* 27: 96-105.
- SNOW DW. 1962.** The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, West Indies. Part 2. Population, breeding, ecology and food. *Zoologica* 47: 199-221.
- SNOW DW. 1981.** Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- SNOW B, SNOW D. 1988.** *Birds and berries*. England: T & AD Poyser.
- SOFT IMAGING SYSTEM GMBH. 2002.** *AnalySIS®* (www.softimaging.net).
- SOLER M, PÉREZ-GONZÁLEZ JA, TEJERO E, CAMACHO I. 1988.** Alimentación del Zorzal Alirrojo (*Turdus iliacus*) durante su invernada en olivares de Jaén (sur de España). *Ardeola* 35: 183-196.

- SORENSEN MD, ONEAL E, GARCÍA-MORENO J, MINDELL DP. 2003.** More taxa, more characters: The Hoatzin problem is still unresolved. *Molecular Biology and Evolution* 20: 1484-1499.
- SPSS Inc. 2006.** SPSS for Windows, Rel. 11.0.1; Release 15.0.0. USA: SPSS Inc.
- STAFFORD R. 1998.** Photospot: Blue pigeons. *Bulletin of the African Bird Club* 5.2: 133-135.
- STAIR JB. 1897.** A romance of Samoan natural history; or records relating to the Manu Mea, or red birds of Samoa, now nearly, if not quite, extinct. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand 1868-1961* 31: 293-303.
- STATTERSFIELD AJ, CROSBY MJ, LONG AJ, WEGE DC. 1998.** *Endemic bird areas: priorities for biodiversity conservation*. Cambridge, UK: BirdLife International.
- STEADMAN DW. 1989.** New species and records of birds (Aves: Megapodiidae, Columbidae) from an archaeological site on Lifuka, Tonga. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102: 537-552.
- STEADMAN DW. 1992.** New species of *Gallicolumba* and *Macropygia* (Aves: Columbidae) from archaeological sites in Polynesia. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History* 36: 329-348.
- STEADMAN DW. 1997.** The historic biogeography and community ecology of Polynesian pigeons and doves. *Journal of Biogeography* 24: 737-753.
- STEADMAN DW. 2006.** An extinct species of Tooth-billed Pigeon (*Didunculus*) from the Kingdom of Tonga, and the concept of endemism in insular landbirds. *Journal of Zoology* 268: 233-241.
- STEADMAN DW, FREIFELD HB. 1999.** The food habits of Polynesian pigeons and doves: a systematic and biogeographic review. *Ecotropica* 5: 13-33.
- STIER SC, MILDENSTEIN TL. 2005.** Dietary habits of the world's largest bats: the Philippine flying foxes, *Acerodon jubatus* and *Pteropus vampyrus lanensis*. *Journal of Mammalogy* 86: 719-728.
- STRONG AM, BANCROFT GT. 1994.** Postfledging dispersal of White-crowned Pigeons: Implications for conservation of deciduous seasonal forests in the Florida Keys. *Conservation Biology* 8: 770-779.
- STRONG AM, JOHNSON MD. 2001.** Exploitation of a seasonal resource by nonbreeding plain and White-crowned pigeons: Implications for conservation of tropical dry forests. *The Wilson Bulletin* 113: 73-77.
- SUÁREZ RODRÍGUEZ C. 1994.** *Estudio de los relictos actuales del monte verde en Gran Canaria*. Las Palmas de Gran Canaria: Cabildo Insular de Gran Canaria.
- SUN C, MOERMOND TC, GIVNISH TJ. 1997.** Nutritional determinants of diet in three turacos in a tropical montane forest. *The Auk* 114: 200-211.
- SUNDING P. 1979.** Origins of the Macaronesian flora. En: Branwell D, ed. *Plants and islands*. London: Academic Press, 13-40.

- SYMES CT, NICOLSON SW, McKECHNIE AE. 2008.** Response of avian nectarivores to the flowering of *Aloe marlothii*: a nectar oasis during dry South African winters. *Journal of Ornithology* 149: 13-22.
- TABERLET P, WAITS LP, LUIKART G. 1999.** Noninvasive genetic sampling: Look before you leap. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 323-327.
- TASSIN J, BARRÉ N, BOUVET J-M. 2008.** Effect of ingestion by *Drepanoptila holosericea* (Columbidae) on the seed germination of *Santalum austrocaledonicum* (Santalaceae). *Journal of Tropical Ecology* 24: 215-218.
- TER BRAAK CJF, ŠMILAUER, P. 2002.** *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5)*. Ithaca NY: Microcomputer Power.
- THOMPSON JD, HIGGINS DG, GIBSON TJ. 1994.** ClustalW: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673-4680.
- THORNTON IWB, COMPTON SG, WILSON CN. 1996.** The role of animals in the colonization of the Krakatau Islands by fig trees (*Ficus* species). *Journal of Biogeography* 23: 577-592.
- THORNTON IWB, ZANN RA, VAN BALEN S. 1993.** Colonization of Rakata (Krakatau Is.) by non-migrant land birds from 1883 to 1992 and implications for the value of Island Equilibrium Theory. *Journal of Biogeography* 20: 441-452.
- THORNTON IWB, COOK S, EDWARDS JS, HARRISON RD, SCHIPPER C, SHANAHAN M, SINGADAN R, YAMUNA R. 2001.** Colonization of an Island Volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its Caldera Lake. VII. Overview and discussion. *Journal of Biogeography* 28: 1389-1408.
- THORSEN M, INNES J, NUGENT G, PRIME K. 2004.** Parental care and growth rates of New Zealand Pigeon (*Hemiphaga novaeseelandiae*) nestlings. *Notornis* 51: 136-140.
- TRAINOR CR. 2005.** Birds of Tapuafu Peninsula, Roti Island, Lesser Sundas, Indonesia. *Forktail* 21: 121-131.
- TRAVESET A, VERDÚ M. 2002.** A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, eds. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 339-350.
- TRAVESET A, NOGALES M, ALCOVER JA, DELGADO JA, LÓPEZ-DARIAS M, GODOY D, IGUAL JM, BOVER P. 2009.** A review on the effects of alien rodents in the Balearic (western Mediterranean Sea) and Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Biological Invasions* 11: 1653-1670.
- TRISTRAM HB. 1889.** Ornithological notes on the Island of Gran Canaria. *Ibis* 6: 13-32.
- TUIJN P. 1969.** Notes on the extinct pigeon from Mauritius, *Alectroenas nitidissima* (Scopoli 1786). *Beaufortia* 16: 163-170.
- VALENTINI A, MIQUEL C, NAWAZ MA, BELLEMMAIN E, COISSAC E, POMPANON F, GIELLY L, CRUAUD C, NASCETTI G, WINCKER P, SWENSON JE, TABERLET P. 2008.** New

- perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: The *trnL* approach. *Molecular Ecology Resources* 9: 51-60.
- VALIDO A, NOGALES M. 1994.** Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70: 403-411.
- VALIDO A, OLESEN JM. 2007.** The importance of lizards as frugivores and seed dispersers. En: Dennis A, Green R, Schupp E, Westcott D, eds. *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 124-147.
- VANDEPUTTE-POMA J. 1980.** Feeding, growth and metabolism of the Pigeon, *Columba livia domestica*: duration and role of crop milk feeding. *Journal of Comparative Physiology* 135: 97-99.
- VAVRA M, HOLECHEK JL. 1980.** Factors influencing microhistological analysis of herbivore diets. *Journal of Range Management* 33: 371-374.
- VILLARD P, DE VISSCHER M-N, BALANÇA G. 2003.** Population size, habitats and conservation of Marquesan Imperial Pigeon *Ducula galeata*. *Bird Conservation International* 13: 189-197.
- VOYSEY BC, McDONALD KE, ROGERS ME, TUTIN CEG, PARNELL RJ. 1999.** Gorillas and seed dispersal in the Lope Reserve, Gabon. I: Gorilla acquisition by trees. *Journal of Tropical Ecology* 15: 23-38.
- WAGLE ER, FELDHAMER GA. 1997.** Feeding habits of the Eastern Woodrat (*Neotoma floridana*) in Southern Illinois. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 90: 171-177.
- WAITS LP, PAETKAU D. 2005.** Noninvasive genetic sampling tools for wildlife biologists: A review of applications and recommendations for accurate data collection. *Journal of Wildlife Management* 69: 1419-1433.
- WALKER JS. 2006.** Resource use and rarity among frugivorous birds in a tropical rain forest on Sulawesi. *Biological Conservation* 130: 60-69.
- WALKER JS. 2007a.** Geographical patterns of threat among pigeons and doves (Columbidae). *Oryx* 41: 289-299.
- WALKER JS. 2007b.** Dietary specialization and fruit availability among frugivorous birds on Sulawesi. *Ibis* 149: 345-356.
- WALTER HS. 2004.** The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography* 31: 177-197.
- WATLING D. 1982.** *Birds of Fiji, Tonga and Samoa*. Wellington: Millwood Press.
- WEBB EL, STANFIELD BJ, JENSEN ML. 1999.** Effects of topography on rainforest tree community structure and diversity in American Samoa, and implications for frugivore and nectarivore populations. *Journal of Biogeography* 26: 887-897.
- WEBB PB, BERTHELOT S, MOQUIN-TANDON A. 1842.** Ornithologie Canarienne. En: Webb PB, Berthelot S., eds. *Histoire Naturelle des Iles Canaries*. Tome II. Paris: Béthune, 1-48.

- WESTCOTT DA, GRAHAM DL. 2000.** Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivores. *Oecologia* 122: 249-257.
- WESTCOTT DA, BENTRUPPERBAUMER J, BRADFORD MG, MCKEOWN A. 2005.** Incorporating disperser movement and behaviour patterns into models of seed dispersal. *Oecologia* 146: 57-67.
- WETMORE A. 1916.** Birds of Porto Rico. U.S. Department of Agriculture. Bull. No. 326.
- WHEELWRIGHT NT. 1983.** Fruits and the ecology of Resplendent Quetzal. *The Auk* 100: 286-301.
- WHEELWRIGHT NT. 1986.** A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. En: Estrada A, Fleming T, eds. *Frugivores and seed dispersal*. Boston: Dr W. Junk Publishers, 19-35.
- WHEELWRIGHT NT. 1988.** Seasonal changes in food preferences of American robins in captivity. *The Auk* 105: 374-378.
- WHEELWRIGHT NT, HABER WA, MURRAY KG, GUINDON C. 1984.** Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- WHELAN CJ, SCHMIDT KA, STEELE BB, QUINN WJ, DILGER S. 1998.** Are bird-consumed fruits complementary resources?. *Oikos* 83: 195-205.
- WHITMEE SJ. 1875.** List of Samoan birds, with notes on their habits. *Ibis* 5: 436-447.
- WHITTAKER RJ, JONES SH. 1994.** The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography* 21: 245-258.
- WHITTAKER RJ, TURNER BD. 1994.** Dispersal, fruit utilization and seed predation of *Dysoxylum gaudichaudianum* in early successional rainforest, Krakatau, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 10: 167-181.
- WHITTAKER RJ, JONES SH, PARTOMIHARDJO T. 1997.** The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: how disharmonic is the flora of Krakatau?. *Biodiversity and Conservation* 6: 1671-1696.
- WICKENS GE. 1979.** The propagules of the terrestrial flora of the Aldabra archipelago, western Indian Ocean. *Atoll Research Bulletin* 229: 1-39.
- WILEY JW, WILEY BN. 1979.** The biology of the White-crowned Pigeon. *Wildlife Monographs* 64: 1-54.
- WILSON SB. 1907.** Notes on birds of Tahiti and the Society Group. *Ibis* 9: 373-379.
- WITMER MC, VAN SOEST PJ. 1998.** Contrasting digestive strategies of fruit-eating birds. *Functional Ecology* 12: 728-741.
- WODZICKI K, LAIRD M. 1970.** Birds and bird lore in the Tokelau Islands. *Notornis* 17: 247-276.
- WOLF BO, MARTINEZ DEL RIO C. 2000.** Use of saguaro fruit by White-winged doves: isotopic evidence of a tight ecological association. *Oecologia* 124: 536-543.

- WOOD CA. 1924.** The Polynesian fruit Pigeon, *Globicera pacifica*, its food and digestive apparatus. *The Auk* 41: 433-438.
- WOODWARD W, ELLIS WA, CARRICK FN, TANIZAKI M, BOWEN D, SMITH P. 2008.** Koalas on North Stradbroke Island: diet, tree use and reconstructed landscapes. *Wildlife Research* 35: 606-611.
- WORTHY TH. 2001.** A giant flightless pigeon gen. et sp. nov. and a new species of *Ducula* (Aves: Columbidae), from Quaternary deposits in Fiji. *Journal of The Royal Society of New Zealand* 31: 763-794.
- WORTHY TH, WRAGG GM. 2003.** A new species of *Gallicolumba*: Columbidae from Henderson Island, Pitcairn Group. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 33: 769-793.
- WORTHY TH, WRAGG GM. 2008.** A new genus and species of pigeon (Aves: Columbidae) from Henderson Island, Pitcairn Group. *Terra Australis* 29: 499-510.
- WOTTON DM, LADLEY JJ. 2008.** Fruit size preference in the New Zealand Pigeon (*Hemiphaga novaeseelandiae*). *Austral Ecology* 33: 341-347.
- WRAGG GM, WORTHY TH. 2006.** A new species of extinct Imperial Pigeon (*Ducula*: Columbidae) from Henderson Island, Pitcairn Group. *Historical Biology* 18: 127-140.
- YALDWYN JC. 1952.** Notes on the present status of Samoan birds. *Notornis* 5: 28-30.
- YUMOTO T. 1999.** Seed dispersal by Salvin's Curassow, *Mitu salvini* (Cracidae), in a tropical forest of Colombia: direct measurements of dispersal distance. *Biotropica* 31: 654-660.
- ZANN RA, MALE EB, DARJONO. 1990.** Bird colonization of Anak Krakatau, an emergent volcanic island. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 328: 95-121.
- ZINO PA. 1969.** Observations sur *Columba trocaz*. *L'Oiseau et la Revue Francaise d'Ornithologie* 39: 261-264.
- ZINO F, BISCOITO M. 1993.** *Interrelation of food availability and reproduction in Columba trocaz*. Funchal: First Symposium on Fauna and Flora of the Atlantic Islands.
- ZINO F, ZINO PA. 1986.** An account of the habitat, feeding habitats, density, breeding and need of protection of the Long-toed wood Pigeon, *Columba trocaz*. *Bocagiana* 88: 1-16.
- ZWEERS GA. 1982.** Drinking of the Pigeon (*Columba livia* L.). *Behaviour* 80: 274-316.