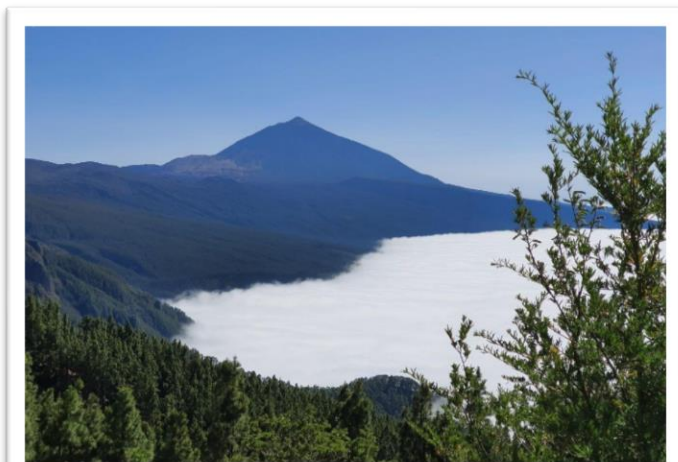


ANÁLISIS DE ENDEMICIDAD BASADO EN LAS CHECKLISTS DE LAS BIOTAS MACARONÉSICAS

**ENDEMICITY ANALYSIS BASED ON THE CHECKLISTS
OF
THE MACARONESIAN BIOTAS**



**TRABAJO DE FIN
DE GRADO**

Nayra González Hernández

Tutor José María
Fernández-Palacios

ÍNDICE

RESUMEN	1
Palabras clave	1
ABSTRACT	1
Keywords	1
INTRODUCCIÓN	2
ÁREA DE ESTUDIO	3
Azores	5
Madeira	6
Islas Salvajes	6
Canarias	6
Cabo Verde	7
OBJETIVOS	7
MATERIAL Y MÉTODOS	7
RESULTADOS	11
Azores	12
Madeira & Salvajes	15
Canarias	17
Cabo Verde	21
DISCUSIÓN	24
CONCLUSIONES	27
CONCLUSIONS	28
BIBLIOGRAFÍA	29

RESUMEN

Este estudio toma como base los datos aportados por las diferentes checklist que recogen la distribución de las especies terrestres descritas en cada uno de los archipiélagos que conforman la región macaronésica (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde). Para cada conjunto de islas se seleccionan de estos listados sistemáticos únicamente los endemismos y de ellos la investigación se centra en los EPI (endemismos pluri-insulares), aquellos que se encuentran presentes en más de una ínsula.

Los datos obtenidos se analizan y comparan con el propósito de observar similitudes y distinguir posibles patrones entre las diferentes islas y archipiélagos.

Palabras clave: biogeografía, endemidad, Macaronesia, patrones de distribución.

ABSTRACT

This study is based on the data provided by different checklists that collect the distribution of the terrestrial species described in each of the archipelagos that make up the Macaronesian region (Azores, Madeira, Savages, Canary Islands and Cape Verde). For each group of islands, only the endemics are selected from these systematic lists and of these, research is focused on the MIE (Multiple-Island Endemic), those that are present on more than one island.

The data obtained are analysed and compared in order to observe similarities and distinguish possible patterns between the different islands and archipelagos.

Keywords: biogeography, endemity, Macaronesia, distribution patterns

INTRODUCCIÓN

En los análisis biogeográficos, los investigadores suelen clasificar los endemismos en orden de área de distribución creciente, desde i) **endemismos locales**, presentes exclusivamente en una comarca de una isla concreta (como por ejemplo, podría ser en Anaga en Tenerife), ii) **endemismos insulares** presentes en varias comarcas de una isla concreta, (como en los macizos de Anaga y Teno, en Tenerife), que obviamente incluyen también a los endemismos comarcales y se conocen endemismos monoinsulares (EMIs) o SIEs por sus siglas en inglés de *Single Island Endemics (SIEs)*, iii) **endemismos pluriinsulares o archipelágicos**, que están simultáneamente presentes en más de una isla del mismo archipiélago (por ejemplo, en Tenerife y La Gomera en el caso canario) se conocen como endemismos pluri-insulares (EPIs) o *Multiple Island Endemics (MIEs)*. La suma de EMIs y EPIs da lugar a los endemismos del archipiélago, en este caso endemismos canarios, y, finalmente, iv) **los endemismos pluri-archipelágicos**, aquellos que están presentes en al menos en dos islas de dos archipiélagos diferentes (por ejemplo, en Canarias y Madeira, como ocurre con muchos árboles de la laurisilva), y que son denominados como MAEs (de *Multiple Archipelago Endemics*). Obviamente, los endemismos de Macaronesia incluyen los compartidos por dos a más archipiélagos, así como los exclusivos de uno sólo, sean EMIs o EPIs.

En este Trabajo de Fin de Grado vamos a prestar atención a los endemismos pluri-insulares (Tabla 3) de cada uno de los cuatro archipiélagos macaronésicos (ver área de estudio), con el fin de conocer mejor las razones ecológicas y biogeográficas (Tabla 1) que subyacen a esos patrones de distribución. El método más habitual de analizar la distribución de los endemismos pluri-insulares consiste en la representación de la curva PKI (Probabilidad por grupo de Islas), curva que expresa cómo se distribuyen los endemismos pluri-insulares en función de las islas en las que están presentes (Willis, 1922, Shmida & Werger, 1992). En esta curva se incluyen en abscisas el número de islas de cada archipiélago en concreto, desde 1 hasta el número total de islas, y en ordenadas la frecuencia en endemismos presentes en cada combinación de islas: 1 (EMI), 2 (EPI: endemismos presentes en diferentes combinaciones de 2 islas), 3 (endemismos presentes en diferentes combinaciones de 3 islas), y así sucesivamente hasta alcanzar los endemismos (si fuera el caso) que estuvieran presentes en todas las islas de un determinado archipiélago (Tabla 3).

La trayectoria de la curva PKI nos dará una idea del patrón que siguen los endemismos del taxón analizados. Y como vemos a ver más adelante, pueden detectarse diferentes modelos (Tabla 13), algunos de los cuales son más frecuentes y otros menos.

Comparar grupos taxonómicos diferentes dentro del mismo archipiélago nos permitirá reconocer hasta qué punto la dispersabilidad (por ejemplo, alta capacidad de dispersión, como en briófitos o helechos, o baja capacidad de dispersión como los espermatófitos o moluscos) o los requerimientos ecológicos variables de uno grupo a otro (por ejemplo, taxa más frugales, vs. taxa con mayores requerimientos), están estructurando los patrones que encontremos. Por otro lado, comparar diferentes archipiélagos para el mismo grupo taxonómico, nos permite analizar cómo pueden estar influyendo características archipelágicas diferenciales, como su homogeneidad ambiental o la distancia interinsular media dentro de un mismo archipiélago.

Finalmente, hemos elegido la región biogeográfica de Macaronesia para abordar este estudio de los endemismos pluri-insulares, por tres razones fundamentales.

1. La primera, es que existe una información muy rigurosa de la distribución de las especies endémicas, materializada en una serie de listados de especies o Checklist (Tabla 2) por archipiélago que están a disposición de los investigadores.
2. En segundo lugar, porque la Macaronesia es el punto caliente de biodiversidad más importante de la Unión Europea.
3. En tercer lugar, porque este Trabajo de Fin de Grado se enmarca junto a otro, recientemente finalizado centrado en los EMIs, y en uno que se desarrollará próximamente, centrado en los endemismos multi-archipelágicos, en una línea de investigación novedosa desarrollada por el grupo de investigación del director de este TFG (González García, J., Fernández-Palacios, J.M. TFG (2019)).

ÁREA DE ESTUDIO

El término Macaronesia (del griego μακάρων νήσοι = Islas Afortunadas) se emplea para referirse a una región biogeográfica que engloba los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde (Figura 1). Este conjunto de islas se encuentra situado en el Atlántico nororiental, entre los 15° N de Cabo Verde y los 40° N de Azores. Todas ellas son de origen volcánico y han emergido en los últimos 25 millones de años. Están bajo la influencia de los vientos Alisios, así como de la corriente fría de Canarias y la rama oriental de la corriente de El Golfo.

La Macaronesia se caracteriza por su rica biodiversidad, no en vano es uno de los “hotspots” del planeta (Tabla 1), presentando un alto grado de endemidad (Myers et al. 2000). Existe, especialmente entre los geobotánicos, un gran consenso a la hora de considerar a la Macaronesia como una entidad independiente y bien diferenciada dentro del Reino Holártico (Báez & Sánchez-Pinto, 1983; Santos-Guerra, 1990; Fernández-Palacios & Dias, 2001). Así la idea más aceptada es que constituye una de las nueve regiones en las que se subdivide este reino floral tal y como recoge la clasificación de Takhtajan. Sin embargo, otros autores discrepan y señalan que la información actual no permite tratar a la Macaronesia como una única región biogeográfica (Rivas Martínez, 2008). Aún entre los que defienden su existencia no hay una total conformidad sobre sus límites, pues, aunque para ciertos autores la Macaronesia engloba únicamente la serie de grupos de islas a la que ya se ha hecho referencia (Báez & Sánchez-Pinto, 1983), para otros se debería añadir en ella una amplia franja costera africana (Sunding, 1979), y además el Algarve en el extremo meridional de Portugal (Kunkel, 1993). En el presente trabajo el término Macaronesia se usará para designar solamente a los cinco archipiélagos ya nombrados (Figura 1).

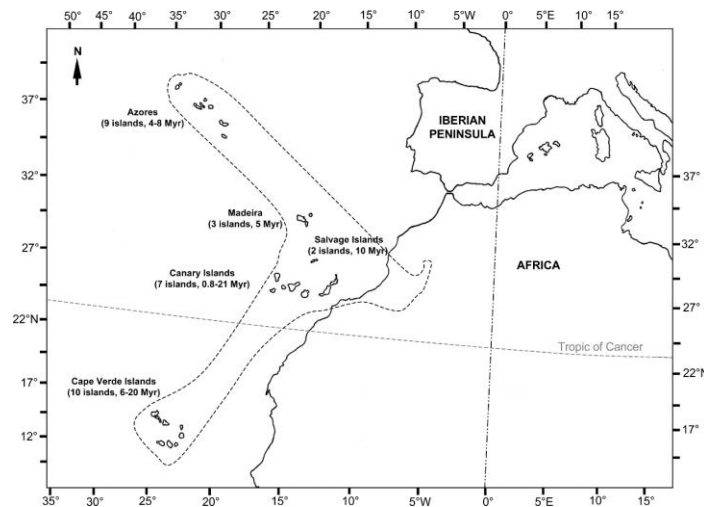


Figura 1. Mapa de la Región Macaronésica.

El análisis de la distribución de las especies endémicas ha atraído de siempre el interés de muchos autores, pues a partir de ellos no solo se pueden descifrar procesos biogeográficos esenciales como la colonización, especiación, dispersión, vicarianza, extirpación o extinción de grupos taxonómicos determinados, sino también profundizar en los requisitos ecológicos de las especies analizadas.

Principales datos biogeográficos de los archipiélagos macaronésicos

Los diferentes conjuntos de islas que constituyen esta región presentan altos índices de endemidad (Tabla 1). En algunos de estos taxa un porcentaje considerable de las especies

endémicas se distribuyen por más de una isla (Tabla 4). El mayor o menor número de EMIs viene determinado por distintos factores, como, por ejemplo, el número de islas del archipiélago y la distancia entre ellas, así como la edad de las mismas.

Parámetros	Azores	Madeira & Salvajes	Canarias	Cabo Verde
Nº islas	9	4	7	12
Rango latitudinal (°N)	37-40	30-33	27-29	15-17
Distancia mínima al continente (km)	1369	377	96	571
Distancia media interinsular (km)	220	160	197	141
Altitud máxima (m)	2351	1861	3718	2829
Riqueza artrópodos endémicos (EMI)	247 (112)	966 (846)	2879 (1637)	318 (188)
Riqueza en briófitos endémicos	6 (2)	11 (10)	8 (4)	6 (1)
Riqueza en espermatófitos endémicos	58 (4)	142 (103)	538 (310)	43 (15)
Riqueza en helechos endémicos	5 (1)	8 (0)	2 (1)	1 (0)
Riqueza en hongos endémicos	30 (22)	36 (0)	108 (83)	0 (0)
Riqueza en líquenes endémicos	3 (0)	7 (0)	38 (23)	6 (0)
Riqueza en moluscos endémicos	47 (11)	209 (194)	232 (207)	9 (3)
Riqueza en vertebrados endémicos	14 (4)	15 (11)	23 (8)	11 (0)

Tabla 1. Datos geográficos y biológicos de interés. Fuente: Fernández-Palacios et al. (2017).

DESCRIPCIÓN DE LOS ARCHIPIÉLAGOS MACARONÉSICOS

A continuación, vamos a hacer una somera descripción de los diferentes archipiélagos analizados, basándonos en Fernández-Palacios et al. (2017).

Azores

Con una superficie de 2.332 km² este archipiélago portugués es el más septentrional, el más alejado del continente más próximo y el más joven de los que conforman la región macaronésica. Situado a aproximadamente 1400 kilómetros al oeste de Lisboa está constituido por nueve islas que se ubican a ambos lados de la dorsal meso-atlántica, siendo estas de mayor a menor superficie: São Miguel, Pico, Terceira, São Jorge, Faial, Flores, Santa Maria, Graciosa y Corvo. De ellas Santa Maria, emergida hace unos 8.12 Ma, es la más antigua. Utilizando la clasificación climática de Köppen el tipo de clima predominante en la mayor parte del archipiélago se corresponde con el templado sin estación seca con verano templado (Cfb). Estas islas presentan el índice de precipitación más alto de la Macaronesia pudiéndose alcanzar en las más húmedas, valores superiores a 4000 mm/año. Por su parte los

índices de endemidad muestran aquí valores bajos (Figura 3). La homogeneidad de su fauna y flora es debida a su juventud, tamaño y escasa diversidad ambiental.

Madeira

Este archipiélago atlántico perteneciente a Portugal se ubica a unos 770 kilómetros al sureste de la isla azoreña de Santa María, a unos 900 km al suroeste de Lisboa y a menos de 500 km de Canarias. La gran mayoría de sus 807 km² corresponden a la isla de Madeira. El resto de su superficie se divide entre la isla de Porto Santo y las islas Desertas, un conjunto de tres pequeños islotes deshabitados (Ilhéu Chão, Deserta Grande y Bugio). Porto Santo fue la primera en emerger hace 14 millones de años. La orografía de la isla de Madeira es abrupta y un macizo montañoso domina su parte central. Entre sus ecosistemas destaca el bosque de laurisilva, el cual ocupa un área destacable de la isla. En contraste el relieve de Porto Santo es mucho más suave y sus suelos son arenosos y pobres en nutrientes. Atendiendo a la clasificación de Köppen el clima preponderante en Madeira es el mediterráneo con influencia oceánica (Csb) y en Porto Santo el semiárido cálido (BSh). Madeira se caracteriza por su rica biodiversidad, contando con un gran número de especies endémicas (Figura 6).

Islas Salvajes

Administrativamente forma parte de la Región Autónoma de Madeira, encontrándose situadas a 280 kilómetros al sur de este archipiélago y a tan solo 165 km al norte de la isla canaria de Tenerife. El más pequeño de los archipiélagos macaronésicos, con tan solo 2,73 km², lo componen tres islas principales (Salvaje Grande, Salvaje Pequeña y Ilhéu de Fora) y numerosos islotes aun de menor tamaño. Es además el más antiguo de esta región, Salvaje Grande emergió hace en torno a 27 Ma. Constituyen una reserva natural y están consideradas como un santuario para las aves marinas. Las Salvajes guardan una rica biodiversidad, presentando el porcentaje más elevado de endemismos por unidad de superficie de la Macaronesia.

Canarias

Este archipiélago español con sus 7.447 km² es el más extenso y poblado de la Macaronesia, estando compuesto por ocho islas habitadas (Tenerife, Fuerteventura, Gran Canaria, Lanzarote, La Palma, La Gomera, El Hierro y La Graciosa) y cinco islotes deshabitados (Alegranza, Lobos, Montaña Clara, Roque del Este y Roque del Oeste). De ellas Fuerteventura es la más antigua, con una edad aproximada de 20 Ma. Solamente 97 kilómetros separan esta isla de la costa africana lo que convierte a Canarias además en el archipiélago de la región más cercano a tierra continental. En Tenerife el pico del Teide alcanza los 3718

msnm, máxima altura de todos los territorios insulares atlánticos. A grandes rasgos se puede decir que el clima de las islas es subtropical, pero resulta difícil definir unas condiciones climáticas específicas pues estas sufren notables variaciones en cortas distancias, siendo característicos los microclimas. Canarias atesora una gran diversidad biológica y es con diferencia el más rico en endemismos de esta región de biogeográfica (Figura 8).

Cabo Verde

El archipiélago de Cabo Verde se sitúa 570 kilómetros al oeste de la costa de Senegal y es el único de la Macaronesia que constituye un estado soberano. Sus 4.033 km² se dividen entre doce islas (Santiago, Santo Antão, Boavista, Fogo, São Nicolau, Maio, São Vicente, Sal, Brava, Santa Luzia, Raso y Branco) y una decena de islotes entre los que destacan el grupo de los Ilhéus Secos. Las investigaciones apuntan a que su origen se remonta unos 16 Ma y la primera en aparecer habría sido la isla de Sal. Las precipitaciones son escasas mientras que las temperaturas son suaves a pesar de la latitud. Se puede definir su clima como árido tropical-subtropical y según la clasificación climática de Köppen la mayor parte de las islas se incluirían en un clima árido cálido (BWh). El número de endemismos por kilómetro cuadrado es menor aquí en comparación con el resto de los archipiélagos (Figura 12).

OBJETIVOS

El objetivo central de este TFG será analizar las distribuciones dentro de cada archipiélago macaronésico los endemismos pluri-insulares de ocho grupos taxonómicos diferentes (hongos, líquenes, briófitos, helechos, espermatófitos, artrópodos, moluscos y vertebrados) para compararlos entre ellos y entre los diferentes archipiélagos en busca de patrones biogeográficos y ecológicos que permitan interpretar dichas distribuciones.

MATERIAL Y MÉTODOS

En primer lugar, para llevar a cabo este estudio era necesario conocer el número de endemismos terrestres existentes en la Macaronesia. Para ello se hizo uso de las siguientes Checklist elaboradas por diferentes autores:

Archipiélago	Checklist utilizada
Azores	Borges et al., 2010
Madeira & Salvajes	Borges et al., 2008
Canarias	Arechavaleta et al., 2010
Cabo Verde	Arechavaleta et al., 2015

Tabla 2. Checklist utilizadas para el análisis de cada archipiélago.

Es importante realizar una serie de puntualizaciones sobre estos listados empleados. A pesar de ser archipiélagos independientes Madeira y Salvajes están incluidos en una sola checklist. En ella, este último archipiélago se considera una única unidad respecto a la distribución de las especies, no haciendo distinciones entre sus diferentes islas. Asimismo, en la checklist de Canarias solamente están incluidas las siete islas mayores, quedando por tanto fuera de este estudio las correspondientes al Archipiélago Chinijo y el islote de Lobos. En cuanto a Cabo Verde, se incluyen doce islas y no así la decena de islotes menores del archipiélago, entre los que destacan los Ilhéus Secos.

La información de estos listados sistemáticos se trasladó a ficheros Excel con objeto de facilitar su manejo, creando de esta forma una base de datos para cada archipiélago (Figura 2). Se añadieron a estos ficheros información aportada por las checklist, estructurada de la siguiente manera:

- Las primeras columnas corresponden a las diferentes categorías taxonómicas (reino, familia, género, especie, etc.).
- Seguidamente en las sucesivas columnas se recoge la situación de la especie, es decir, si esta es endémica o no, o bien su género es endémico, así como su procedencia y capacidad de dispersión.
- Por último, se señala su localización, las islas en las que se encuentra presente, teniendo cada una de las islas asignadas a una columna.

Una vez realizado el traslado de fichero, se filtran las especies únicamente nativas seguras (NS), descartando las no endémicas, las subespecies (spp.), las especies ya extintas, las introducidas y aquellas de dudosa procedencia, para elaborar el estudio.

Así bien, cada clasificación taxonómica se encuentra ocupando una columna distinta, al igual que cada isla en la que se encuentra la especie en cuestión, siendo así una forma efectiva de búsqueda dentro de la base de datos realizada (Figura 2). Aplicando un etiquetado para cada columna, se hace posible seleccionar o deseleccionar aquello que se quiera localizar o datar. Bien, para comenzar a obtener datos del estudio, se puede realizar de dos maneras, es posible seleccionar todas aquellas especies que sean endémicas y por ende obtener la información en las islas en las que se encuentran a su vez, o, por el contrario, de una forma más ordenada, se comienza seleccionando una única isla obteniendo los endemismos presentes (EMI), y se creará una nueva tabla con esta información.

Se realiza el mismo ejercicio para todas las islas, esta vez, seleccionando dos islas y generando los endemismos presentes de ambas (EPI), se repite este mecanismo para tres islas y así sucesivamente hasta obtener el resultado de endemismo en todas las islas a la vez.

A	B	C	D	E	F	G
ID	Dominio	Reino	Filo/División	Subdivisión	Clase	Orden
611	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
624	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
625	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
627	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
634	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
637	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
649	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Xylariales
652	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Ascomycota	Subdivisión	Clase	Orden Incertae
885	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Basidiomycota	Subdivisión	Clase	Orden Agaricales
978	FUNGI (sensu lato)	Reino Fungi	División Basidiomycota	Subdivisión	Clase	Orden Agaricales

H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
Familia	Género	Especies	e	RO	ENDE	CLASIF	Hierrc	Palm	Gomet	Tenerif	Gran	Fu	La
Diatrypaceae		<i>Eutypella euphorbiae</i> Urries	E		*	NS						C	
Xylariaceae		<i>Daldinia macaronesica</i> M. Stc	E		*	NS		P	G	T	C		
Xylariaceae		<i>Daldinia palmensis</i> M. Stadler	E		*	NS		P					
Xylariaceae		<i>Hypoxyton canariensis</i> J. Fourn	E		*	NS	H	P	G	T	C		
Xylariaceae		<i>Hypoxyton resinosum</i> Urries	E		*	NS		P					
Xylariaceae		<i>Hypoxyton urriesii</i> J. Fournier	E		*	NS				T			
Xylariaceae	Incertae	<i>Griphosphaerella canariensis</i>	E		*	NS				T			
Thyridiaceae		<i>Thyridium nobile</i> Petr.	E		*	NS				T			
Hygrophoraceae		<i>Hygrocybe monteverdeae</i> Bañ	E		*	NS		P					
Marasmiaceae		<i>Clitocybula wildpretii</i> (Bañare	E		*	NS		P	G	T			

Figura 2. Tablas empleadas para base de datos

La base de datos posibilita conocer fácilmente los distintos endemismos por islas. De ellos parte serán EMIs (Endemismos Mono-Insulares), aquellos presentes en una única isla, y otros EPIs (Endemismos Pluri-Insulares), endemismos localizados en dos o más islas. Estos últimos son el objeto de estudio y para su identificación se ha utilizado la fórmula estadística de combinación sin repetición. Se analizó así todas las posibles combinaciones existentes entre las islas dentro de cada archipiélago recogiendo los endemismos comunes en cada uno de los casos, según la fórmula:

$$\text{Nº de combinaciones} = [n! / (n-x)! x!]$$

Siendo n = el número total de islas de un archipiélago; x = el número de islas para el que queremos conocer cuantas posibles combinaciones existirían y, finalmente, ! = el símbolo de factorial, mientras que el total de combinaciones de dos o más islas por archipiélago resultó de la suma de todas las combinaciones parciales desde dos a todas las islas de este. La siguiente tabla recoge el número posible de combinaciones de dos o más islas para cada archipiélago.

Archipiélago	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Total
Azores	36	84	126	126	84	38	9	1	-	-	-	502
Madeira + Salvajes	6	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	11
Canarias	21	35	35	21	7	1	-	-	-	-	-	120
Cabo Verde	66	220	495	792	924	792	495	220	66	12	1	4083

Tabla 3. Combinaciones de un determinado número de islas para cada uno de los archipiélagos estudiados.

Para calcular el número total de endemismos por taxón y archipiélago se han sumado, por un lado, los endemismos monoinsulares y por otro, los pluri-insulares, teniendo en cuenta que estos pueden aparecer de muy diversas formas, en función de las islas en las que estos estén representados.

El análisis de las combinaciones permite conocer los EPIs y su distribución por archipiélago, con estos datos se procede a elaborar una tabla para cada taxón en estudio, tablas de ocupación (Tablas 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 y 12). En ellas la primera columna se reserva a los endemismos existentes por islas de forma individual, los EMIs, mientras que en las sucesivas se anotan las combinaciones de islas con presencia de algún endemismo común, es decir, los EPIs. Así en la segunda columna se recogen todas aquellas agrupaciones de dos islas con presencia de algún EPI, indicando su número. En la tercera los comunes a tres islas y así sucesivamente, obteniendo un total de posibles combinaciones (tabla 1). Se añade a estas tablas también el correspondiente porcentaje de ocupación, la relación entre las combinaciones de EPIs y las combinaciones totales obtenidas (Tablas 3).

$$\% \text{ de ocupación} = \frac{N^{\circ} \text{ combinaciones (EPI) con presencia del taxón}}{\text{Combinaciones totales posible}} \times 100$$

Una vez obtenidas las combinaciones, se ha elaborado las tablas de ocupación, agrupando las especies en taxa y poder efectuar comparación entre los mismos (Tabla 4).

Aproximación a un diseño de modelo nulo para el análisis de las distribuciones de los EPI

Llegados a este punto con este modelo de estudio se puede establecer un modelo nulo de EPI bi- (o multi-) insular, para así, testar las distribuciones llamativas, y profundizar en las causas biogeográficas o ecológicas involucradas, que se alejaran de lo esperado.

Para ello se habría de considerar con las distancias que existen entre las islas dentro de un mismo archipiélago o frente a un segundo, estableciendo de esta forma las multi-insulares. Se debe tener en cuenta que, a menor distancia entre islas, mayor probabilidad de colonización de una a otra, y se acepta que, una fusión de estas (una mínima distancia, por ejemplo, por el descenso del nivel del mar) se consideraría una distancia nula.

Además, se debe considerar el área de la isla más pequeña, ya que cuanto mayor área presente esta, mayor será la probabilidad que las diferentes islas de ese archipiélago compartan especies entre ellas. Del mismo modo, la altitud también influirá en el estudio, puesto que, cuanto mayor altura presente la isla más baja, se distribuirá un mayor número de hábitats y por ende un mayor número de especies en ese archipiélago. Por otro lado, generalmente, cuanto más antigua sea una isla mayor número de especies presentará, pero igualmente tendrá una mayor probabilidad de que estas especies hayan evolucionado hacia endemismos monoinsulares o se hayan extinguido, por lo que no entrarían en el estudio final.

La capacidad de dispersión de las especies es muy importante para poder perpetuarse en el tiempo, y tener así una mayor distribución, por esto si una especie presenta un alto grado de endemidad, la vigilancia será muy baja.

Tras obtener los EPIs, éstos deben dividirse entre el número total de combinaciones posibles en función de su probabilidad, para concluir si existen o no diferencias significativas entre ellas. Estas diferencias deben de poder interpretarse en términos biogeográficos, a nivel insular entre distancias, aproximaciones de nivel del mar, regímenes eólicos dominantes, etc.

RESULTADOS

En primer lugar, se expone un resumen (Tabla 2) del grado de ocupación de las diferentes combinaciones existentes en el estudio. Se puede apreciar que Canarias es el único archipiélago de la Macaronesia que tiene representación de EPIs en todos los taxa elegidos. Le sigue Azores y Cabo Verde con presencia de algún endemismo pluri-insular en todas los taxa excepto en uno. Cabo Verde no tiene representación de EMI ni EPIs en hongos, mientras que Azores si presenta EMI en líquenes, pero ninguno de ellos es pluri-insular. Además, al contrario de Canarias ambas presentan unos porcentajes bajos, especialmente Cabo Verde. Por último, el conjunto de Madeira y Salvajes, formado por un menor número de islas, es el que presenta los porcentajes más altos para artrópodos y espermatófitos, teniendo una buena representación también en moluscos. Pero, sin embargo, no tiene representación en EPIs para helechos, hongos y líquenes.

% de ocupación de los EPI sobre el total de combinaciones	Azores (9)	Madeira y Salvajes (4)	Canarias (7)	Cabo Verde (12)
Artrópodos	12,00	82,00	69,00	3,00
Briófitos	0,6	9,0	3,00	0,1
Espermatófitos	4,6	36,00	33,00	0,7
Helechos	0,4	0	0,8	0,02
Hongos	1,00	0	11,00	0
Líquenes	0	0	11,00	0,1
Moluscos	4,00	27,00	11,00	0,1
Vertebrados	0,6	9,00	6,00	0,2

Tabla 4. Porcentajes de ocupación de los EPIs sobre el total de combinaciones posibles.

Debido a que no es posible incluir cada combinación estudiada por motivos de extensión, se presenta a continuación cuatro gráficas generales de cada archipiélago con los correspondientes EPIs, seguido de una selección de tablas y gráficas, escogidas como mejor representación de cada uno de los archipiélagos.

Azores

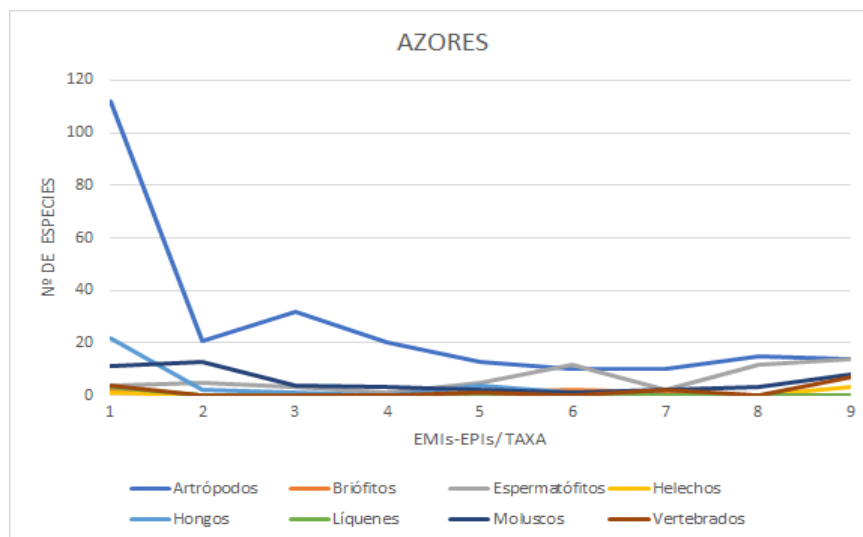


Figura 3. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de los taxa en Azores.

Como se puede ver en la gráfica (Figura 3) con claridad en este archipiélago la mayor parte de los EPIs son artrópodos. Este grupo aglutina 112 de los 247 endemismos multi-insulares, lo que representa el 45,3 % del total. No obstante, la representación de la curva PKI de los artrópodos de las Azores no se diferencia de la del resto de los archipiélagos oceánicos del mundo, formando un claro tobogán o J invertida, muy claro. El escaso número de briófitos endémicos, lógico si tenemos en cuenta su importante capacidad de dispersión, impide hacer un análisis de su PKI. En todo caso, es llamativo que los grupos 5-6-7 islas tenga el doble de

especies que los MIEs (2 sp.), que por ello contribuyen a la endemidad total solo con un 33,3%.

La distribución de espermatófitos endémicos de Azores es llamativa debido a su diferencia abismal con el resto de las curvas PKI de este taxón en archipiélagos oceánicos. Debido a esto ha sido la gráfica seleccionada para esta localización junto a la de los helechos, grupo que no sigue el patrón esperado y que se comentará más adelante.

Pese al alto poder de dispersión que cabría esperar de los hongos, dispersados por esporas, es el taxón con el tobogán más pronunciado de los azoreños. La contribución de sus MIEs (22 sp.) sobre el total de endemismos (30 sp.) es muy importante (73.3%), pero el hecho de que una isla (Terceira) contribuya con 9 sp. endémicas, podría hacer pensar que se trata de un artefacto ligado a un mejor conocimiento que se posee de esta isla respecto a las demás.

Los vertebrados, básicamente compuesto por aves, puesto que no existen anfibios ni reptiles endémicos en Azores, y solo un mamífero (el nóctulo de Azores), presenta de nuevo el patrón idiosincrático de este archipiélago con valores más altos para las especies presentes en todas las islas (7 sp.) que en una única isla (4 sp.). Los MIEs contribuyen con un 28.6% de la endemidad total (14 sp.).

Espermatófitos de Azores

SIE (9 casos)	2 MIE (36 comb.)	3 MIE (84 comb.)	4 MIE (126 comb.)	5 MIE (126 comb.)	6 MIE (84 comb.)	7 MIE (36 comb.)	8 MIE (9 comb.)	9 MIE (1 comb.)	Total EPI = 54
SMR (2)	COR- FLO (3)	FLO-PIC- SJG (1)	FLO-PIC- SJG-TER (1)	FAI-PIC- SJG-TER- SMG (2)	COR-FLO- FAI-PIC-SJG- SMG (5)	FLO-FAI-PIC- SJG-TER-SMG- SMR (1)	exc. Gr (9)	All (14)	PIC (48)
SMG (1)	FLO- TER (1)	PIC-SJG- TER (1)		FLO-FAI- PIC-TER- SMG (1)	FLO-FAI-PIC- SJG-TER- SMG (3)	FAI-PIC-Gr-SJG- TER-SMG-SMR (1)	exc. SMR (2)	ESPERMA TOFITOS	FAI (46)
PIC (1)	FAI-TER (1)	PIC-SMG- SMR (1)		COR-FAI- SJG-TER- SMG (1)	FAI-PIC-SJG- TER-SMG- SMR (1)		exc. SMG (1)	4.6% OCCUP	SJG (46)
				FAI-PIC- SJG-TER- SMR (1)	FLO-FAI-PIC- Gr-TER-SMG (1)			AZORES	FLO (44)
					COR-FLO- FAI-PIC-SJG- TER (1)				SMG (43)
					COR-FLO- FAI-PIC-SJG- SMG (1)				TER (43)
									COR (37)
									SMR (29)
									SMG (19)
EMI = 4	5	3	1	5	12	2	12	14	EPI = 54

Tabla 5. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Espermatófitos en Azores



Figura 4. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Espermatófitos en Azores

La curva PKI (Figura 4) de la distribución de espermatófitos endémicos de Azores es excepcional por su diferencia abismal con el resto de las curvas PKI de este taxón en archipiélagos oceánicos. Existen dos picos acusados (Tabla 5) en las 6 islas (posiblemente las seis mayores, sin Corvo, Graciosa y Santa Maria) y 8-9 islas (el archipiélago en su conjunto, o el archipiélago excepto Graciosa, donde muchas especies han desaparecido por la actividad humana, lo que probablemente ha suavizado aún más este llamativo patrón). La proporción de MIEs (4 sp.) respecto al total de especies endémicas es ínfima (6.9%).

Moluscos de Azores

SIE (9 casos)	2 MIE (36 comb.)	3 MIE (84 comb.)	4 MIE (126 comb.)	5 MIE (126 comb.)	6 MIE (84 comb.)	7 MIE (36 comb.)	8 MIE (9 comb.)	9 MIE (1 comb.)	Total EPI (36)
TER (3)	COR-FLO (1)	COR-FLO- SMR (1)	COR-FLO- SMG-SMR (1)	FAI-PIC- SJG-TER- SMG (1)	FLO-FAI- PIC-SJG- TER-SMG (1)	COR-FLO- FAI-PIC-SJG- TER-SMG (1)	FLO-FAI-PIC- GRA-SJG- TER-SMG- SMR (3)	COR-FLO-FAI- PIC-GRA-SJG- TER-SMG-SMR (8)	TER (18)
SMR (8)	FAI-PIC (2)	FLO-PIC- SMG (1)	FAI-PIC- SJG-TER (1)	FAI-SJG- TER-SMG- SMR (1)		FLO-FAI- PIC-GRA- SJG-SMG- SMR (1)			SMG (26)
	FAI-SJG (2)	FLO-SMG- SMR (1)	FAI-PIC- SMG-SMR (1)					MOLUSCOS	PIC (23)
	FAI-SMG (1)	FAI-SJG- SMR (1)						4% ocupación	FAI (24)
	PIC-TER (1)								SJG (21)
	PIC-SMG (1)								FLO (19)
	GRA-TER (1)								SMR (21)
	SJG-SMG (1)								GRA (13)
	SMG-SMR (3)								COR (12)
TOTAL EMI : 11	13	4	3	2	1	2	3	8	EPI: 36

Tabla 6. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Moluscos en Azores

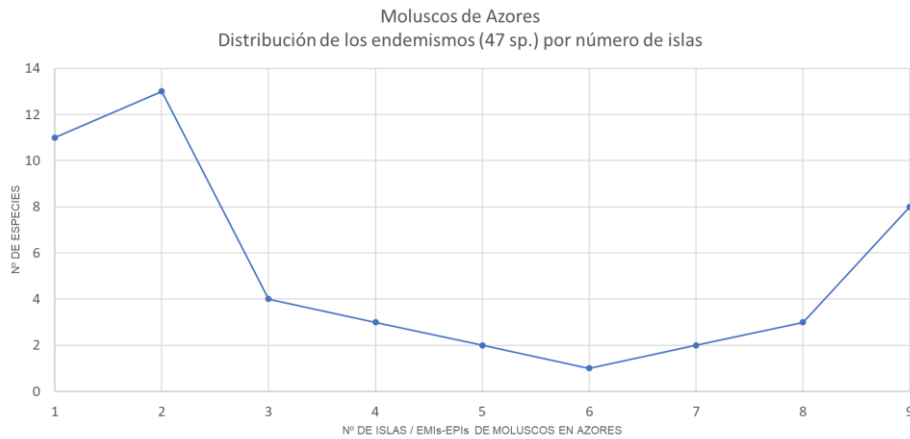


Figura 5. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Moluscos en Azores

Gráfica muy interesante (Figura 5) con dos máximos para 1-2 islas (24 sp.) y para todo el archipiélago (8 sp.). Los MIEs (11 sp.) contribuyen menos de una cuarta parte (23.4%) del número total de los endemismos (47 sp.). Es muy llamativa la baja contribución (Tabla 6) de los MIEs (por ejemplo, en términos comparativos con lo que ocurre en Canarias) y también el incremento final hacia un mayor número de islas.

Madeira & Salvajes

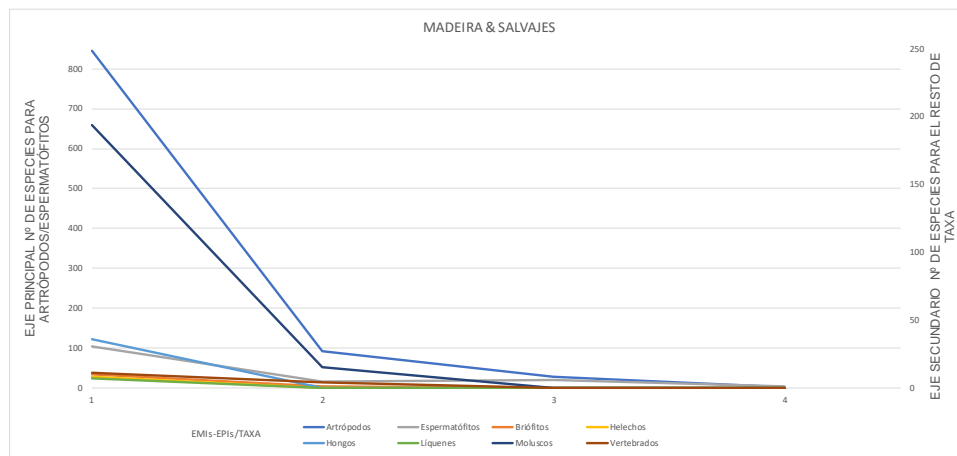


Figura 6. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de los taxa en Madeira & Salvajes.

En este archipiélago se cuenta con un menor número de islas, por lo que la distribución que se puede apreciar (Figura 6) no es tan amplia como se pueda esperar. Al obtener datos muy dispersos, se ha utilizado una gráfica de doble eje, donde en el eje principal se ha incluido a los espermátófitos y los artrópodos por ser una taxa numerosa y el resto de taxa se ubican en el eje secundario. Este modo de representación se ha empleado tanto para Madeira y Salvajes (Figura 6), Canarias (Figura 8) y para Cabo Verde (Figura 12). La curva PKI en forma de tobogán abrupto la presenta la taxa de Artrópodos, con una brutal contribución de los EMIs

(87.6%), algo que sin duda tiene que ver con las características geográficas de este archipiélago con una isla más grande y alta que el resto, más pequeñas y bajas.

Los briófitos, poco numerosos, presentan un tobogán muy abrupto con una contribución de EMIs de más del 90%, con una única especie compartida por más de una isla.

Los helechos presentan un abrupto tobogán con un 100% de la endemidad, aunque en esta gráfica tan general es un poco difícil de apreciar, se puede intuir que la representación es máxima en los EMIs.

Los hongos presentan una PKI con una forma de abrupto tobogán con todas las especies endémicas, EMIs, (35 sp.) presentes en una única isla (Madeira). La taxa de líquenes presenta un patrón similar a los anteriores de abrupto tobogán con toda la endemidad del taxón (7 sp.) en forma de endemismos monoinsulares, casi siempre de Madeira. Los moluscos forman una curva con formato de tobogán, como casi todo el resto de taxa, en donde la endemidad monoinsular vuelve a ser muy importante (92,8%).

Por último, los vertebrados toman forma de tobogán con alta contribución de EMIs (73.3%) sobre el total de las especies endémicas (15 sp.).

Espermatófitos de Madeira y Salvajes

SIE (4 cases)	2 MIE (6 cases)	3 MIE (4 cases)	4 MIE (1 case)	Total EPI 41
M (88)	M-D (11)	M-PS-D (20)	All (3)	M (39)
S (7)	M-PS (5)		Espermatófitos	D (34)
PS (6)			36 % occup.	PS (30)
D (2)				S (5)
Total EMI = 103	16	20	3	Total EPI = 41

Tabla 7. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Espermatófitos en Madeira & Salvajes

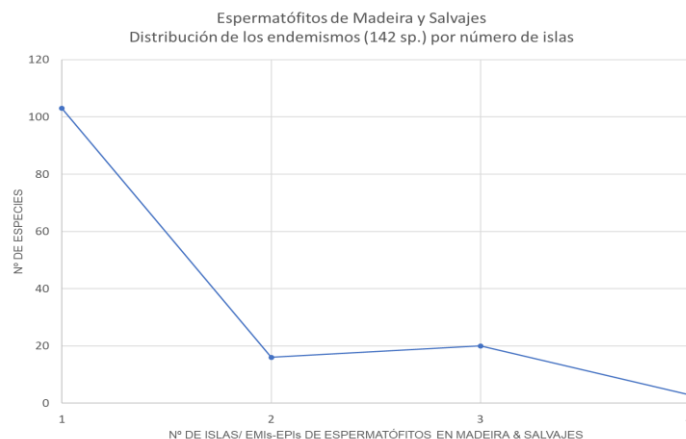


Figura 7. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Espermatófitos en Madeira & Salvajes

Los espermatófitos (Tabla 7) son la taxa escogida en este archipiélago ya que presentan una curva PKI (Figura 7) con un patrón de tobogán con ligerísimo pico en tres islas, en donde los EMIs contribuyen con un 72,5% del total de especies endémicas (142 sp.).

Canarias

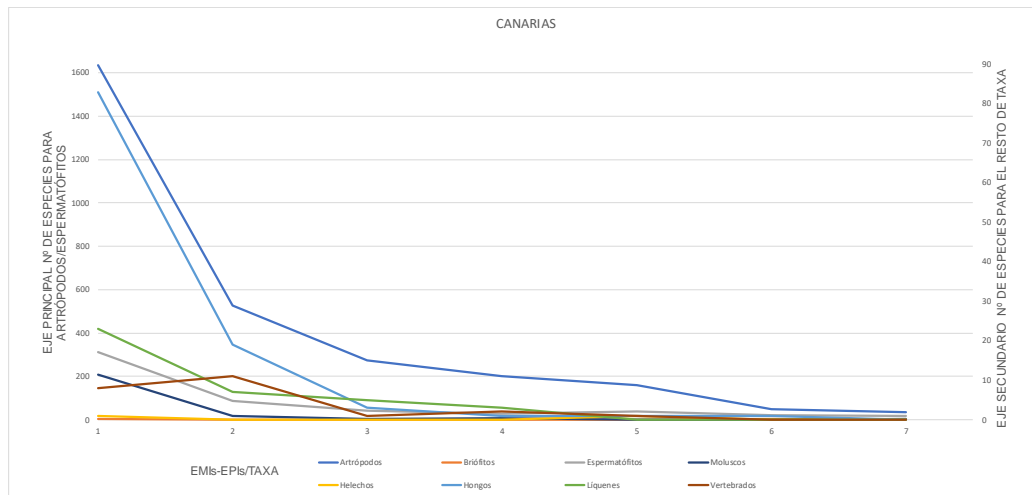


Figura 8. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de las taxa en Canarias

Canarias presenta (Figura 8) un mayor número de EMIs frente a los EPIs esperados, cada taxa toma una similitud con una J invertida, salvo el caso de los briófitos siguen un patrón asimilable a un tobogán con picos, aunque la endemividad es suficientemente baja como para concluir algo. Los EMIs (4 sp.) contribuyen con la mitad de la endemividad total. La taxa de los helechos muestra una gráfica muy débil, insuficiente número de endemismos, esperado por la alta dispersabilidad de los helechos, por lo que no es posible concluir nada.

La endemividad de los hongos es escasa, probablemente debido a su dispersión por esporas, sin embargo, de forma contraria a lo que cabría esperar los hongos presentan una curva con forma de tobogán modélica con 83 endemismos monoisulares EMIs y 25 endemismos pluri-insulares, representando los EPIs un altísimo 76.8% del total, algo a todas luces inesperado.

Los líquenes aproximan una Curva PKI con forma de suave tobogán, en donde los EPIs contribuyen con un 60,5% de la endemividad total (38 sp.) No hay líquenes endémicos representados en más de cuatro islas simultáneamente.

La curva PKI de los moluscos endémicos de Canarias responde a un tobogán muy pronunciado con una preponderancia total de los EMIs, que contribuyen con el 89.2% del total de la endemividad. Aunque los moluscos tienen una dispersión que les permite llegar a prácticamente todos lados, su distribución intra-archipelágica demuestra su limitada dispersión una vez colonizado el archipiélago.

Artrópodos de Canarias

SIE (total = 1637)	2 MIE (21 comb.)	3 MIE (35 comb.)	4 MIE (35 comb.)	5 MIE (21 comb.)	6 MIE (7 comb.)	7 MIE (1 comb.)	EPI (total = 1242)
T (636)	FL (121)	PTC (55)	PGTC (73)	HPGTC (109)	HPGTCTF (17)	HPGTCTFL (36)	T (1000)
C (324)	TC (104)	PGT (52)	HPGT (36)	GTCTFL (11)	HPGTCL (16)		C (659)
G (210)	PT (92)	GTC (50)	HPTC (23)	PGTCTF (9)	PGTCTFL (11)	ARTRÓPODOS	P (649)
P (200)	GT (78)	HPT (25)	HGTC (18)	PTCTFL (6)	HPGTFL (2)	69 % celdas ocupadas	G (647)
F (103)	HG (28)	HTC (19)	TCFL (17)	HPGTL (5)	HGTCFL (2)		H (430)
H (82)	PG (17)	HGT (18)	PTCF (5)	HGTCTF (4)	HPTCTFL (1)		F (315)
L (82)	HT (16)	TFL (8)	PTCL (4)	PGTCL (4)			L (288)
	HP (16)	TCF (7)	GCFL (4)	HTCTFL (3)			
	CF (11)	HPG (6)	GTCL (4)	HPTCL (2)			
	GC (10)	PTF (6)	GTCF (3)	HGTCL (2)			
	TL (10)	TCL (6)	HPTL (2)	HPTCTF (2)			
	TF (8)	GTF (4)	HPGC (2)	HPTFL (1)			
	PC (6)	GTL (3)	HTCL (2)	HGTFL (1)			
	HC (4)	CFL (2)	HGTF (1)				
	GL (1)	HTF (2)	HGTL (1)				
	CL (1)	PFL (2)	HGCF (1)				
	HF (1)	PGC (1)	GTFL (1)				
	HL (1)	HGF (1)	PGFL (1)				
	PF (1)	PGL (1)	HTFL (1)				
		HTL (1)					
		GCF (1)					
		PTL (1)					
		HPC (1)					
		HGC (1)					
Total EMI: 1637	525	273	200	159	49	36	EPI 1242

Tabla 8. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Artrópodos en Canarias

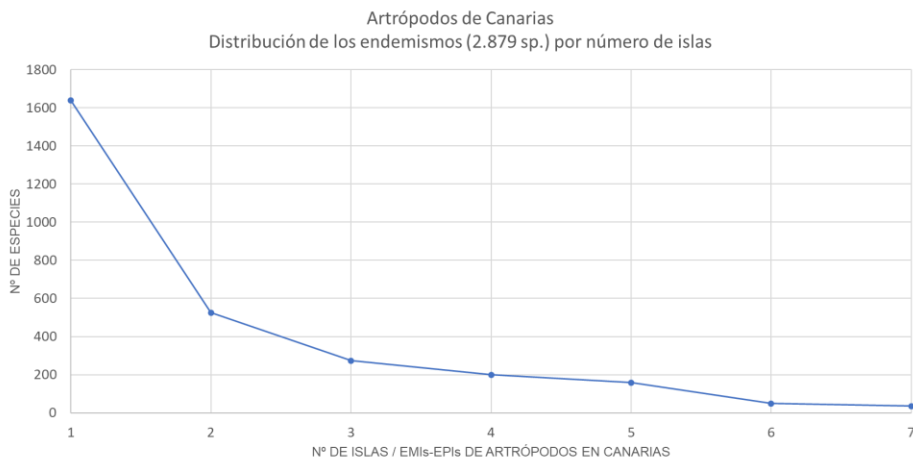


Figura 9. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Artrópodos en Canarias

Los artrópodos de Canarias (Figura 9) presentan una curva PKI en forma de marcado tobogán con un suave descenso, propio de islas oceánicas. Los MIEs (1.637 sp.) contribuyen (Tabla 8) por encima de la mitad (56,9%) a la endemidad global (2.879 sp.).

Espermatófitos de Canarias

SIE (total = 310)	2 MIE (21 comb.)	3 MIE (35 comb.)	4 MIE (35 comb.)	5 MIE (21 comb.)	6 MIE (7 comb.)	7 MIE (1 comb.)	EPI (total = 228)
T (108)	PT (24)	GTC (10)	HPGT (7)	HPGTC (32)	HPGTCF (11)	HPGTCFL (17)	T (176)
C (88)	FL (20)	PGT (8)	PGTC (7)	GTCFL (2)	PGTCFL (4)		P (140)
G (40)	TC (17)	HPG (6)	TCFL (3)	HPTFL (1)	HPGTCL (3)	ESPERMATOFITOS	G (137)
P (37)	GT (13)	PTC (5)	HPTC (3)	HGTFC (1)	HGTFCFL (2)	33% celdas ocupadas	C (121)
H (15)	HP (3)	HGT (5)	HGTC (2)	PGTCF (1)			H (102)
L (12)	HT (3)	HPT (3)	PGTF (1)				F (69)
F (10)	PG (2)	CFL (2)	HPTL (1)				L (57)
	HG (2)	TFL (1)	HPCF (1)				
	TL (1)		GTCF (1)				
	CF (1)						
	CL (1)						
	HC (1)						
Total EMI: 310	88	40	26	37	20	17	EPI: 228

Tabla 9. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Espermatófitos en Canarias

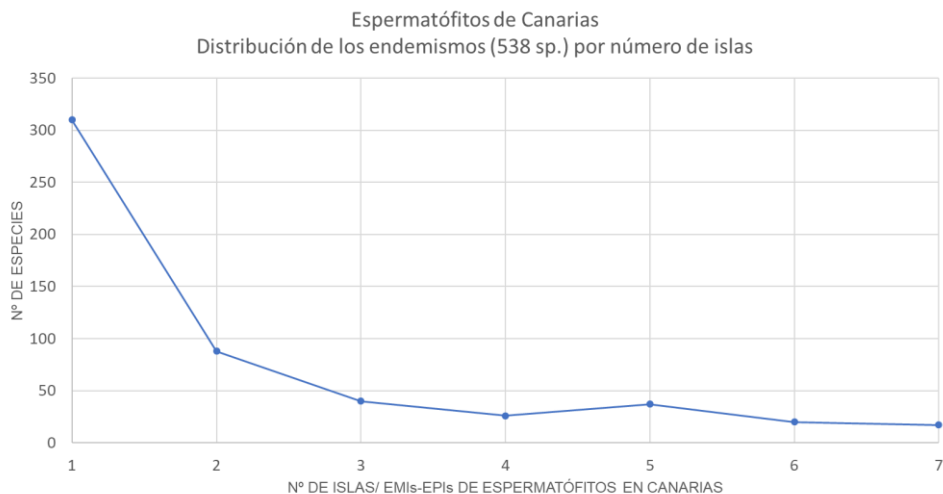


Figura 10. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Espermatófitos en Canarias

La curva PKI de los espermatófitos (Figura 10) con forma de suave tobogán o J invertida, en la que los EMIs (310 sp.) contribuyen con un 57,6% sobre la endemidad total (538 sp.). Existe un pico casi imperceptible con cinco islas, probablemente referido a las especies compartidas por las islas de latitudes altas del archipiélago.

Vertebrados de Canarias

SIE (total =8)	2 MIE (21 comb.)	3 MIE (35 comb.)	4 MIE (35 comb.)	5 MIE (21 comb.)	6 MIE (7 comb.)	7 MIE (1 comb.)	EPI (total = 15)
T (2)	FL (4)	HPT (1)	HPGT (2)	HPGTC (1)			H (5)
G (2)	PT (3)						T (5)
C (2)	HG (2)					VERTEBRADOS	P (4)
F (1)	HC (1)					7% celdas ocupadas	G (3)
H (1)	TC (1)						C (3)
							F (1)
							L (1)
TOTAL EMI: 8	11	1	2	1			EPI: 15

Tabla 10. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Vertebrados en Canarias

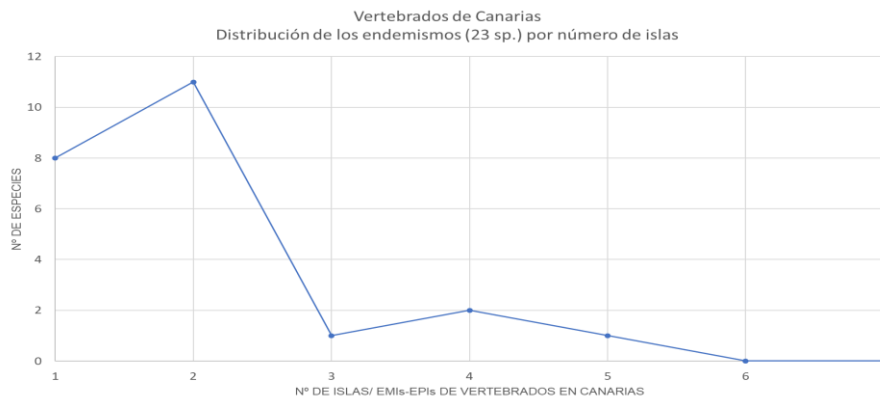


Figura 11. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Vertebrados en Canarias

Los vertebrados (Figura 11) representan una curva PKI que se podría calificar de montaña rusa, con un pico en EPIs presentes en dos islas (11 sp., donde domina la combinación FL, propia de su reciente pasado en común) y ninguno presente en 6 o 7 islas (Tabla 10). Los EMIs suponen un apenas una tercera parte (34,8%) de la endemividad total (23 sp.) que son mayoritariamente reptiles.

Cabo Verde

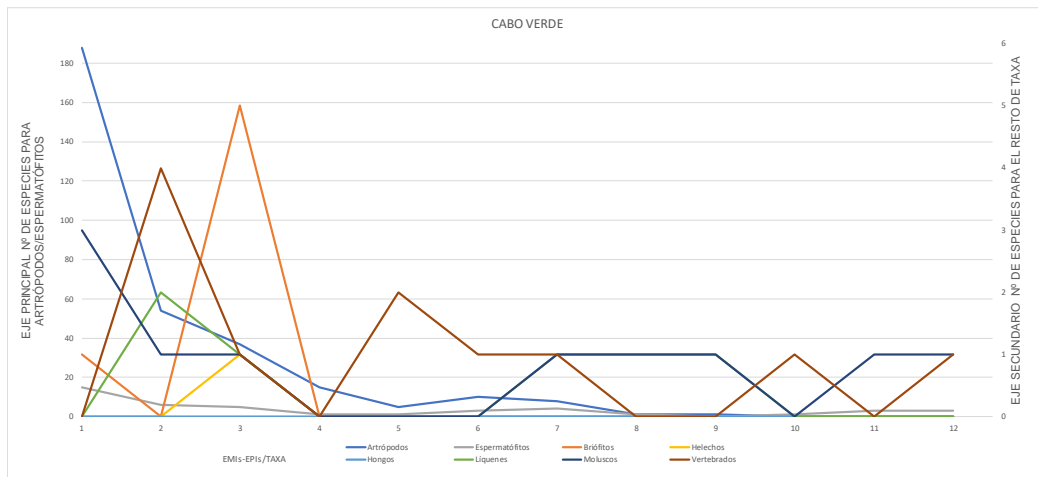


Figura 12. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de los taxa en Cabo Verde

En la gráfica de Cabo Verde (Figura 12) la taxa de artrópodos presenta una clásica curva PKI en forma de tobogán dominada por EMIs (188 sp.) que contribuyen con un 59% al total de los endemismos caboverdianos (318 sp.), con un mínimo repunte en 6-7 islas (presumiblemente, las islas altas).

Los briófitos forman una curva PKI muy llamativa con sólo dos incidencias, 1 EMI y 5 EPIs (de cinco combinaciones diferentes de tres islas). El único EMI supone el 20% de la endemividad. En todo caso, el número de especies endémicas es demasiado bajo como para considerar este patrón. Los helechos en esta gráfica PKI reflejando una única especie endémica presente en tres islas simultáneamente. La escasez de especies impide alcanzar conclusión alguna. El bajo número de líquenes endémicos de Cabo Verde imposibilita cualquier análisis. Los moluscos forman una curva PKI con un patrón de tobogán con picos con 3 EPIs (33.3%) del total de endemismos (9 sp.).

Vertebrados de Cabo Verde

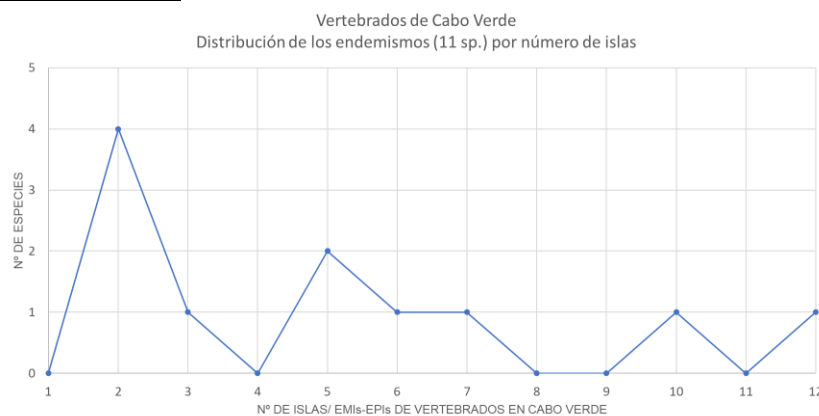


Figura 13. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Vertebrados en Cabo Verde

Vertebrados de Cabo Verde

SIE (12 cases)	2 MIE (66 comb.)	3 MIE (220 comb.)	4 MIE (495 comb.)	5 MIE (792 comb.)	6 MIE (924 comb.)	7 MIE (792 comb.)	8 MIE (495 comb.)	9 MIE (220 comb.)	10 MIE (66 comb.)	11 MIE (12 comb.)	12 MIE (1 comb.)	Total EPI = 11
	Bc-Rs (1)	N-T-F (1)		A-N-T-F-Br (1)	A-V-Sl-Bc-Rs-N (1)	A-Bc-Rs-N-S-T-Br (1)			A-V-Sl-Rs-N-S-B-T-F-Br (1)		A-V-Sl-Bc-Rs-N-S-B-M-T-F-Br (1)	N (7)
	N-T (1)			S-B-M-T-F (1)								A (5)
	N-F (1)											Rs (5)
	B-M (1)										VERTEBRADOS	Bc (4)
											0.2% OCUPADO	F (4)
												B (4)
												S (4)
												T (4)
												M (3)
												V (3)
												Sl (3)
												Br (3)
Total	4	1		2	1	1			1		1	11

Tabla 11. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Vertebrados en Cabo Verde

La curva PKI de vertebrados es caótica en forma de montaña rusa (Figura 13), en donde no existen EMI (0%) y los EPIs (11 sp., 100%) se distribuyen de una forma muy irregular. Es llamativo que hasta cuatro especies sean endemismos bi-insulares (Tabla 11) pero ninguna monoinsular.

Espermatófitos de Cabo Verde

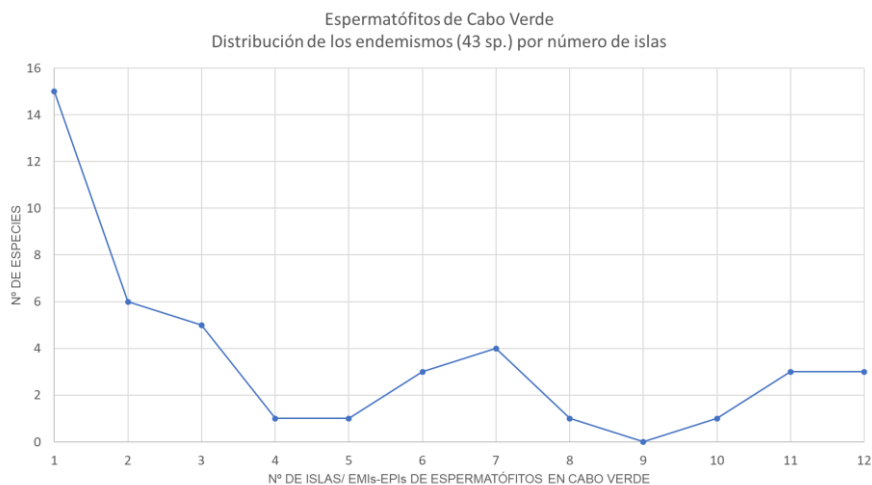


Figura 14. Gráfica (PKI) de la distribución por número de islas presentes de los EMIs-EPIs de Espermatófitos en Cabo Verde

Espermatófitos de Cabo Verde

SIE (12 cases)	2 MIE (66 comb.)	3 MIE (220 comb.)	4 MIE (495 comb.)	5 MIE (792 comb.)	6 MIE (924 comb.)	7 MIE (792 comb.)	8 MIE (495 comb.)	9 MIE (220 comb.)	10 MIE (66 comb.)	11 MIE (12 comb.)	12 MIE (1 comb.)	Total EPI = 28
N (6)	T-Br (3)	A-V-N (3)	A-N-T-F (1)	S-B-M-T-F (1)	A-V-Bc-Rs-N-T (1)	A-V-Rs-N-T-F-Br (2)	A-V-N-S-B-M-T-F (1)		Exc. Rs-B (1)	Exc. Br (1)	All (3)	A (21)
F (4)	T-F (2)	A-N-F (1)			A-V-Bc-Rs-N-Br (1)	A-V-N-B-T-F-Br (1)				Exc. B (1)	ESPERMATÓFITOS	T (21)
A (4)	Rs-Br (1)	A-T-F (1)			A-V-N-T-F-Br (1)	A-V-Sl-Bc-Rs-S-F (1)				Exc. M (1)	0.7 % occupied	N (19)
T (1)												F (19)
												V (18)
												Br (15)
												Rs (11)
												Bc (10)
												S (10)
												Sl (8)
												B (8)
												M (8)
TOTAL EMI = 15	6	5	1	1	3	4	1	0	1	3	3	EPI: 28

Tabla 12. Distribución por número de islas presentes de los EPIs de Espermatófitos en Cabo Verde

En cuanto a la taxa de espermatófitos (Tabla 12) puede observarse una interesante distribución PKI (Shmida & Werger, 1992) con una disminución progresiva (Figura 14) hacia un mayor número de islas (trayectoria tobogán), aunque con dos picos, uno en 6-7 islas (con 7 especies presumiblemente presentes en las islas altas) y otro de 6 especies en 11-12 islas (todo el archipiélago). El pico más alto lo presenta la combinación de 2-3 islas con 6 y 5 especies respectivamente, que son los EPIs que le dan la forma de J invertida a la gráfica, esto puede deberse a su proximidad entre ambas, y probablemente a la extensión de cada una de ellas. También cabría destacar, en este caso la buena capacidad de dispersión que presenta esta taxa en concreto. El número de EMIs (15) supone más de un tercio (35 %) del total de endemismos (43).

DISCUSIÓN

Antes de pasar a interpretar los resultados obtenidos sería bueno contextualizar las formas en las que se pueden originar los endemismos monoinsulares (EMI) y los endemismos pluri-insulares (EPI). Los EMIs pueden originarse de varias formas diferentes: i) especies formadas en la isla que habitan (EMI neoendémico) o ii) especies formadas en otro lugar (continente, otro archipiélago, otra isla del mismo archipiélago) pero que en la actualidad restringen su distribución a esa isla concreta, por haberse extinguido en su lugar de origen (EMI paleoendémico).

Por su parte, los EPIs pueden originarse de varias formas diferentes: i) a partir de un EMI insular que se dispersa a otra(s) isla(s) (EPI neoendémico) o ii) a partir de un evento de dispersión a varias islas desde su punto de origen del que posteriormente desaparece por extinción (EPI paleoendémico). Además, un evento de dispersión puede transformar un EMI en un EPI, mientras que un evento de extirpación (extinción insular) puede transformar un EPI en un EMI.

La tabla 4 muestra los porcentajes de celdas ocupadas sobre todas las existentes de la distribución de los endemismos pluri-insulares en los diferentes archipiélagos. Artrópodos, espermatófitos y moluscos son los taxa que obtienen valores más altos de ocupación y por ello pueden considerarse como los más apropiados para desarrollar este tipo de análisis. En el extremo contrario se encuentran los helechos, hongos, líquenes y briófitos, todos caracterizados por su dispersión por esporas y que, sin embargo, apenas cubren porcentajes muy bajos de las casillas, seguramente porque su alto poder de dispersión les hace poseer pocas especies endémicas.

La tabla 13 recoge el resumen de los patrones detectados en los diferentes archipiélagos por los diferentes taxa. En primer lugar, hay que destacar que en ocho de los 32 casos (25%) no existe un número suficientemente grande de endemismos pluri-insulares como para poder reconocer un patrón en términos estadísticos. A este número hay que añadir el caso de los líquenes en Azores, pues este grupo carece de endemismo allí. En los 23 casos restantes, el número de endemismos sí que permite reconocer un patrón determinado. Para Madeira y Salvajes, se obtienen casi exclusivamente toboganes debido a que una isla (Madeira) es mucho más grande y alta que todas las demás juntas, lo que hace que la preponderancia de los EMI sea excepcional. Dicho de otra forma, este archipiélago, por su configuración geográfica, no constituye el mejor escenario para desarrollar este tipo de análisis biogeográficos.

El patrón más frecuente, tal y como era de esperar, es el **tobogán**, técnicamente “J” mayúscula invertida, que alcanza un máximo de endemidad monoisular (EMI) y un descenso progresivo de los EPIs mientras mayor sea el número de islas consideradas. Es un patrón que se da en todos los archipiélagos para los artrópodos (con diferencia el grupo taxonómico más numeroso en todos los archipiélagos), pero también el mayoritario en Madeira y Salvajes y en Canarias. Sin embargo, apenas está presente ni en Azores ni en Cabo Verde. El tobogán es el patrón habitualmente detectado en otros archipiélagos oceánicos del mundo. Las diferentes razones para esperar el modelo del tobogán podrían ser las siguientes:

Razón evolutiva: los neoendemismos surgen necesariamente en una isla, desde la que podrán dispersarse a otra o no.

Razón biogeográfica: las especies con escaso poder de dispersión van a tener complicado colonizar el resto de las islas, aunque estas contengan hábitats adecuados.

Razón ecológica: hábitats exclusivos de una única isla solo albergarán EMIs.

Por otra parte, si las especies tienen un alta dispersabilidad no serían endémicas y no participarían en este análisis. Por ello, en algunos grupos muy vágiles, los patrones, basados en muy pocas especies endémicas, no se analizan. Los EPIs han de contar con que se cumplan tres supuestos a la vez: i) existencia del hábitat adecuado en más de una isla; ii) que el taxón tenga un alto poder de dispersión y iii) que el taxón haya tenido tiempo suficiente para alcanzar otras islas adecuadas para vivir. Obviamente, a mayor número de requisitos por cumplir, más improbable es que se cumplan.

Taxa	Azores	Madeira + Salvajes	Canarias	Cabo Verde
Artrópodos	Tobogán	Tobogán	Tobogán	Tobogán
Briófitos	Insuficientes sp.	Tobogán	Insuficientes sp.	Insuficientes sp.
Espermatófitos	Tobogán invertido con picos	Tobogán con picos	Tobogán	Tobogán con picos
Helechos	Insuficientes sp.	Tobogán	Insuficientes sp.	Insuficientes sp.
Hongos	Tobogán	Tobogán	Tobogán	Insuficientes sp.
Líquenes	Sin endemidad	Tobogán	Tobogán	Insuficientes sp.
Moluscos	Valle	Tobogán	Tobogán	Tobogán con picos
Vertebrados	Valle	Tobogán	Montaña rusa	Montaña rusa

Tabla 13. Resumen de los patrones observados por taxa y archipiélago.

Una variante de este primer modelo es el **tobogán con picos**, presente en los espermatófitos de Madeira y Cabo Verde (Figuras 7 y 14), así como en los moluscos de este último archipiélago (Figura 12). Básicamente, es la “J” invertida, pero con picos en su trayectoria

hacia la derecha. Esos picos denotan que en una combinación puntual existe una mayor frecuencia de EPI, posiblemente por tratarse de islas, muy homogéneas, muy cercanas o que incluso pudieron haber estado unidas en el pasado en un máximo glacial, pero que el patrón general se mantiene.

Un segundo modelo, exclusivo de Azores, donde aparece en moluscos (Figura 5) y vertebrados (Figura 3), es el **valle**, caracterizable porque los valores de frecuencia de la endemidad alcanzan máximos en una única isla (EMI) y en todas o casi todas las islas, mientras que se hace mínima en valores intermedios. Es realmente un patrón muy extraño, complejo de interpretar y probablemente esconda que dentro del mismo grupo taxonómico coexisten poderes de dispersión significativamente diferentes. Otra interpretación posible es que un determinado hábitat que contenga especies exclusivas esté restringido a una o pocas islas, mientras que el resto de los hábitats estén distribuidos a lo largo de todo el archipiélago. En este caso cabría esperar un patrón de valle.

Un tercer modelo es la que denominamos **montaña rusa**, que se podría caracterizar por la existencia de picos y valles sin que sigan un patrón regular. Sólo se presenta en los vertebrados, tanto en Canarias (Figura 11) como en Cabo Verde (Figura 13), grupo compuesto por aves y por reptiles en estos dos archipiélagos, taxa con diferentes poderes de dispersión. Es decir, una posible explicación para la montaña rusa podría radicar en la heterogeneidad interna del grupo taxonómico que la presenta.

Finalmente, tal vez el modelo más interesante lo encontramos en los espermatófitos de Azores (Figura 4), que hemos denominado como **tobogán invertido con picos**. En primer lugar, es un tobogán, pero que desciende hacia la izquierda, es decir el número de endemismos pluri-insulares desciende desde una mayor combinación de islas para hacerse mínimo para una única isla. De facto, las combinaciones más frecuentes son las 6, las 8 y las 9 islas del archipiélago. Ello es absolutamente inédito, es decir el hecho de que sean más los endemismos presentes en todas o casi todas las islas que los presentes en una o en unas pocas, desmarcándose por completo del patrón habitual de las islas oceánicas, lo que ha dado lugar al debate en torno al llamado “enigma de la biodiversidad de Azores” (Carine & Schaefer, 2010, Schaefer *et al.*, 2011, Triantis *et al.*, 2011), en el que para justificar tal extraño patrón de la flora endémica azoreana, han sido esgrimidas diferentes razones:

a) La existencia de una **biodiversidad críptica**, es decir, que especies de islas diferentes y con diferencias genéticas consolidadas sean muy similares por vivir en ambientes muy similares, lo que habría impedido a los taxónomos reconocerlas como tales.

- b) La existencia de una **gran homogeneidad ambiental a lo largo del archipiélago**, que da lugar a la existencia de hábitats muy similares en todas ellas.
- c) Una **importante dispersabilidad** de todos los grupos taxonómicos que ha permitido que colonicen todas o casi todas las islas desde aquella en la que se originaron. Esto choca con el hecho de que la máxima distancia interinsular de los archipiélagos estudiados es precisamente la de Azores (220 km).
- d) La existencia de un régimen eólico muy marcado que conecte constantemente unas islas con las otras y facilite el contacto intra-archipiélagico.
- e) La existencia de islas que en el pasado se hayan fusionado con la bajada del nivel del mar (LZ-FV en Canarias, Fa-Pi en Azores, Ma-De en Madeira, SV-SL-Br-Rs en Cabo Verde)
- f) Extinciones puntuales dentro de una distribución muy amplia.

Sea cual fuere la razón que exista detrás de este patrón de curva PKI, en gran medida aún por determinar, la polémica del “enigma de la biodiversidad de Azores” sigue sin agotarse, ni resolverse (Carine & Schaefer, 2010, Schaefer *et al.*, 2011, Triantis *et al.*, 2011).

CONCLUSIONES

- 1) Una fracción importante, cerca de un tercio, de las combinaciones de taxa y archipiélagos analizadas, no son adecuadas para este los análisis de la distribución de los endemismos pluri-insulares (EPI) por no poseerlos (líquenes de Azores) o por de existir, ser estos muy escasos (briófitos y helechos de todos los archipiélagos, excepto Madeira), claramente insuficientes para detectar un patrón significativo.
- 2) La configuración geográfica del archipiélago de Madeira, con una isla más grande y alta que el resto de las demás, hace inadecuado este escenario para el análisis desarrollado. Sin embargo, los otros tres archipiélagos, Azores, Canarias y Cabo Verde, al contar con numerosas islas sin que ninguna destaque sobremanera de las demás, sí son perfectamente adecuados.
- 3) Los taxa más adecuados para el análisis son los que mayor porcentaje de combinaciones posibles ocupan, es decir, artrópodos y espermatófitos, y en menor medida, moluscos y vertebrados.
- 4) Se han detectado cinco patrones diferentes de distribuciones de EPI: tobogán, tobogán con pico(s), valle, montaña rusa y tobogán con pico(s) invertido, cada uno de ellos respondiendo a una casuística biogeográfica y ecológica determinada.

- 5) Tal y como cabía esperar para islas oceánicas, el tobogán o “J” invertida, es el patrón mayoritario, especialmente en artrópodos y espermatófitos, en este último caso salvo en Azores.
- 6) Existen una serie de patrones minoritarios, pero interesantes, como el valle, la montaña rusa o el tobogán con picos, que merecerían un mayor análisis de su posible origen.
- 7) El patrón más inesperado es el tobogán invertido (con pico) que presentan los espermatófitos de Azores, pues es ajeno a las premisas de los archipiélagos oceánicos.

CONCLUSIONS

- 1) An important fraction, about one third, of the combinations of taxa and archipelagos analysed, are not suitable for this analysis of the distribution of multi-island endemism (MIE) because they do not exist (Azorean lichens) or because they are very scarce (bryophytes and ferns from all the archipelagos, except Madeira), clearly insufficient to detect a significant pattern.
- 2) The geographical configuration of the Madeira archipelago, with one island larger and higher than the rest, makes this scenario inadequate for the analysis developed. However, the other three archipelagos, the Azores, the Canaries and Cape Verde, having many islands without any one of them standing out from the others, are perfectly adequate.
- 3) The most suitable taxa for analysis are those with the highest percentage of possible combinations, that is, arthropods and spermatophytes, and to a lesser extent, mollusks and vertebrates.
- 4) Five different patterns of MIE distributions have been detected: slide, slide with peak(s), valley, roller-coaster and slide with inverted peak(s), each one responding to a specific biogeographical and ecological casuistry.
- 5) As expected for oceanic islands, the slide or inverted "J" is the majority pattern, especially in arthropods and spermatophytes, in the latter case except in the Azores.
- 6) There are a number of minority, but interesting, patterns, such as the valley, the roller-coaster or the slide with peaks, which would merit further analysis of their possible origin.
- 7) The most unexpected pattern is the inverted slide (with peak) presented by spermatophytes from the Azores, as it is alien to the premises of the oceanic archipelagos.

BIBLIOGRAFÍA

- Arechavaleta, M., Zurita, N. Marrero, M.C. & Martín, J.L. (eds.) (2005) Lista preliminar de especies silvestres de Cabo Verde (hongos, plantas y animales terrestres). 2005. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. 155 pp.
- Arechavaleta, M., S. Rodríguez, N. Zurita & A. García (eds.) (2010) Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009. Gobierno de Canarias. 579 pp.
- Báez, M. & Sánchez-Pinto, L. (1983) Islas de fuego y agua. Canarias, Azores, Madeira, Salvajes, Cabo Verde. Ed. Edirca, Las Palmas de Gran Canaria. 184 pp.
- Borges, P.A.V., Abreu, C., Aguiar, A.M.F., Carvalho, P., Jardim, R., Melo, I., Oliveira, P., Sérgio, C., Serrano, A.R.M. & Vieira, P. (eds.) (2008) A list of the terrestrial fungi, flora and fauna of Madeira and Selvagens archipelagos. Direcção Regional do Ambiente da Madeira and Universidade dos Açores, Funchal and Angra do Heroísmo, 440 pp.
- Borges, P.A.V., Costa, A., Cunha, R., Gabriel, R., Gonçalves, V., Martins, A.F., Melo, I., Parente, M., Raposeiro, P., Rodrigues, P., Santos, R.S., Silva, L., Vieira, P. & Vieira, V. (eds.) (2010) A list of the terrestrial and marine biota from the Azores. pp. 9-33, Príncipe, Cascais, 432 pp.
- Carine, M. & Schaefer, H. (2010) The Azores diversity enigma: why are there so few Azorean endemic flowering plants and why are they so widespread? *Journal of Biogeography*, 37: 77-89.
- Fernández-Palacios, J. M. & Dias, E. (2001) Marco biogeográfico macaronésico. Fernández-Palacios, J.M. & Martín-Esquível, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Editorial Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. pp. 45-52.
- Fernández-Palacios, J.M., Arévalo, J.R., Balguerías, E., Barone, R., Elias, R.B., de Nascimento, L., Delgado, J.D., Fernández Lugo, S., Méndez, J., Menezes de Sequeira, M., Naranjo, A., & Otto, R. (2017) *La Laurisilva macaronésica. Canarias, Madeira y Azores*. Editorial Macaronesia, Santa Cruz de Tenerife, 417 pp.
- Fernández-Palacios et al. (2017) *La Laurisilva. Canarias, Madeira y Azores*. Macaronesia Editorial.
- González García, J., Fernández-Palacios, J.M. TFG (2019) Análisis biogeográfico de la endemidad en La Macaronesia. La Laguna, 30 pp.
- KUNKEL, G. -1993- *Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt*. 2ª Ed. Fischer, Stuttgart. 239 pp.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858 (2000).
- Rivas-Martínez, S. (2008). *Global Bioclimatics (Clasificación Bioclimática de la Tierra)*.
- Santos-Guerra, A. (1990) Bosques de la laurisilva en la región macaronésica. *Nature and Environment Collection*, 49. Consejo de Europa, Estrasburgo. 79 pp.
- Schaefer, H., Moura, M. Belo Maciel, M.G., Silva, L. Rumsey, F.J., Carine, M.A. (2011) The Linnean shortfall in oceanic island biogeography: a case study in the Azores. *Journal of Biogeography*, 38: 1345-1355,
- Shmida, A. & Weger, M.J.A. (1992) Growth form diversity on the Canary Islands. *Vegetatio*, 102: 183-199.
- Sunding, P. (1979) Origins of the Macaronesian flora. En: Bramwell, D. (ed.) *Plants and Islands*. Wiley, London. pp. 13-40.
- Triantis, K, Hortal, J., Amorim, I., Cardoso, P., Santos, A.; Gabriel, R. & Borges, P.A.V. (2012) Resolving the Azores knot. A response to Carine and Schaefer (2010) *Journal of Biogeography*, 39: 1179-1187.
- Willis, J.C. (1922) *Age and Area. A study in geographical distribution and origin of species*. Cambridge University Press