

INTRODUCCIÓN A LAS ISLAS

JOSÉ MARÍA FERNÁNDEZ-PALACIOS

Resumen

Este capítulo no tiene otro objetivo que servir de introducción al mundo de la biogeografía y ecología insular para aquellos lectores alejados a esta disciplina y de paso servir como contexto al resto de los capítulos del presente libro, desarrollados por especialistas en sus respectivas áreas. Con este fin se describen los diferentes tipos de islas existentes, con sus particulares características, los procesos que atañen al poblamiento de éstas, las propiedades biogeográficas que como el empobrecimiento, la disarmonía o el relictualismo las caracterizan y los modelos más importantes que han sido propuestos para entender la dinámica insular. Además, se abordan los procesos ecológicos y evolutivos que se disparan en las islas, así como las tendencias evolutivas que muestran las especies insulares. Finalmente, se diserta acerca de la importancia de las islas como puntos calientes de biodiversidad y acerca del fenómeno de la extinción, tan ligado a ellas.

Abstract

This chapter is an introduction to the world of Island Ecology and it is chiefly dedicated to the readers who are not directly linked to this field. It will also be a context for introducing the rest of the chapters that have been developed by specialists of different research areas. With this purpose, I describe here the different kinds of existing islands, with their characteristics, the processes related to their colonisation, and their particular biogeographical features, such as species impoverishment, disharmony or relictualism, that characterise them. I also describe the most important models that have been proposed to understand the dynamics of islands and I review the ecological and evolutionary processes that are typical of islands, such as the evolutionary trends of insular species. Finally, I treat the importance of islands as biodiversity hotspots and of the phenomenon of extinction, which is closely linked to these territories.

Introducción

Pese a constituir sólo el 6% de la superficie emergida del Planeta, considerando a Groenlandia como isla o apenas el 4% si no se le considera, el papel de las islas ha sido crucial en el avance de determinadas disciplinas científicas como la Biogeografía, la Ecología y la Evolución. Desde siempre las peculiaridades de la flora y fauna insulares han excitado la imaginación de los científicos, naturalistas o, simplemente, de los curiosos. Ello es así porque las islas constituyen un universo mucho más homogéneo y sencillo que los continentes, de forma que pueden evidenciar fenómenos biológicos con una claridad que sólo se obtiene en tubos de ensayo. De hecho, cada biota insular constituye un experimento en sí misma, en la medida que es la respuesta a una serie de características físicas e históricas inherentes a la isla en la que se encuentra. Es como si la naturaleza hubiera diseñado toda una serie de experimentos y nuestra labor se limitara a analizar dichos resultados (Mayr 1967).

Podríamos preguntarnos ¿qué ha llevado a naturalistas y científicos a interesarse tanto por las islas? o más concretamente ¿cuáles son las características que diferencian a las islas de los continentes para hacerlas verdaderos laboratorios ecológicos y evolutivos?; ¿qué determina que los ecosistemas insulares sean más simples que los continentales, poniendo en evidencia procesos de difícil análisis en continentes?; o ¿qué condicionantes bióticos o abióticos disparan los procesos de formación de nuevas especies exclusivas de estas islas? Trataremos brevemente, en los siguientes párrafos, de contestar a estas preguntas.

En primer lugar, las islas constituyen espacios cuyos límites —la línea costera— están perfectamente definidos, trascendiendo a las subjetividades habituales en los continentes. Además, su tamaño, es muy limitado en comparación con los continentes, especialmente si atendemos sólo a las islas oceánicas. Finalmente, el aislamiento característico de las islas, ya sea transitorio o permanente, ha posibilitado que en ellas ocurran a corto plazo una serie de fenómenos basados en la simplicidad de sus comunidades, al participar menos elementos en ellos que en áreas continentales comparables (efectos ecológicos) y otros, a largo plazo, fundamentados en la imposibilidad que tienen algunas especies, que por eventos azarosos colonizaron las islas, de intercambiar material genético con las poblaciones de origen (efectos evolutivos). El desarrollo de estos procesos requiere de una introducción a la tipología de las islas y a sus procesos de su poblamiento.

Tipos de islas y sus características

Antes de acometer la tipificación y descripción de los diferentes tipos de islas reales, sería bueno tener en consideración que el ámbito de la biogeografía insular y de la ecología insular trasciende a las islas reales para contemplar situaciones continentales que pueden asimilarse a este marco conceptual: fracción o fracciones de territorio adecuado para el desarrollo de una especie, separados unos de otros por territorio hostil. Podríamos considerar así como objeto de estudio un lago o conjunto de lagos en una matriz continental, que sería el negativo de los archipiélagos. Pero también las cimas de una cadena montañosa separadas por valles, los fragmentos remanentes de un bosque que en el pasado presentó una distribución continua y ahora se encuentran inmersos en una matriz agrícola, o incluso las inflorescencias de una determinada planta en un prado rico en especies para un insecto exclusivo de ésta.

En lo que a las islas reales respecta, a finales del siglo XIX, Alfred Russel Wallace propone en su magna obra «*Island Life*» (1883) una división de éstas que según mi opinión, y pese a que en aquel entonces se desconocía por completo la existencia de una deriva continental debida a la tectónica de placas, aún no ha sido superada. Para él, las islas podían ser divididas, atendiendo a su origen geológico, en:

— *Islas oceánicas*, que comprenden aquellas islas que surgen del fondo del mar producto de la actividad volcánica de los fondos marinos, que generalmente se encuentran situadas lejos de los continentes y separadas de éstos por grandes profundidades. La biota de estas islas suele ser singular, y está caracterizada por la ausencia de especies carentes de poder de dispersión a larga distancia. En general las islas oceánicas surgen y desaparecen para siempre en lapsos de tiempo del orden de 10 a 20 millones de años.

Hoy en día sabemos que estas islas oceánicas pueden deber su origen a la actividad volcánica de las dorsales centro-oceánicas, donde se crea la corteza oceánica (como es el caso de Azores, Tristán da Cunha, Ascensión, Ámsterdam o Saint Paul); a la de las zonas de subducción, donde la corteza oceánica se hunde bajo la continental dando lugar a los característicos archipiélagos en arco (como en el caso de las Pequeñas Antillas, Sándwich del Sur, Aleutianas, Kuriles, o Marianas); y, finalmente, a la actividad de puntos calientes ubicados dentro de placas, muy estables en el tiempo, que emiten una pluma de magma mantélico que da lugar a archipiélagos alineados en la dirección del movimiento de la respectiva placa en los que las islas más viejas son las más alejadas del punto caliente y las más recientes las más próximas (este es el caso de Hawai, Las Mascareñas o Islas de la Sociedad). Por último, aunque el origen volcánico de otras islas como Canarias, Galápagos, Cabo Verde o Islandia es incuestionable, éstas no pa-

recen encajar bien en ninguno de estos modelos, siendo probablemente una combinación de varios de ellos (como Islandia) o de fracturas locales de la corteza oceánica (como las Canarias).

— *Islas continentales recientes*, o sencillamente islas continentales, que comprenderían aquellas islas incluidas en la plataforma continental, pero separadas en la actualidad de ésta por brazos de mar poco profundos y estrechos, que presentan una biota prácticamente idéntica a la de su continente más cercano, lo que avalaría una separación reciente de éste. De hecho, estas islas continentales recientes han estado separándose y uniéndose de los respectivos continentes al menos una veintena de veces desde el Pleistoceno, en función del aumento y disminución del nivel del mar asociados a las glaciaciones. Buenos ejemplos de este tipo de islas son las Islas Británicas, Tasmania, Terranova, Tierra del Fuego, Sri Lanka, Java, Borneo o Nueva Guinea. Por último, estarían las

— *Islas continentales antiguas*, hoy mejor llamadas fragmentos continentales o micro-continetes, están caracterizadas por estar situadas lejos de los continentes, pese a su litología granítica, y con la particularidad de la singularidad de su biota, especialmente su fauna. Hoy sabemos que estos fragmentos se separaron hace decenas de millones de años de sus continentes respectivos por la formación de nuevas dorsales centro-oceánicas y que pueden eventualmente colisionar con nuevos continentes perdiendo así su estatus insular, tal como le ocurrió a la India durante un periplo de 60 M años desde Gondwana a Eurasia.

Del aislamiento secular de estos fragmentos deriva la singularidad de los seres vivos que los habitan. Ejemplos de microcontinentes lo constituyen Baleares, Seychelles, Córcega-Cerdeña, Madagascar, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, o las Antillas mayores.

Un último grupo, difícil de encuadrar entre estos tres, estaría constituido por islas de origen mixto, que simultanean su origen continental con una importante actividad volcánica que ha renovado el territorio o incluso creado nuevas islas, como sería el caso del archipiélago nipón, Filipinas o Fidji.

En términos generales (Tabla 1), y aunque siempre caben excepciones, las islas continentales están compuestas por materiales graníticos, son grandes, poco aisladas, poco duraderas y ya presentan una biota característica y ecosistemas estructurados en el momento de aislarse de los continentes. En la medida que se aíslan y unen reiteradamente, su biota es similar a la del continente al que pertenecen, no siendo, salvo excepciones en bajas latitudes, importante el elemento endémico. Por su parte, los fragmentos presentan también tamaños importantes y una litología granítica, similar a la continental, aunque a diferencia de la categoría anterior éstas sí presentan un aislamiento duradero. Ello ha dado lugar a que

su biota original haya evolucionado en aislamiento durante varias decenas de millones de años hacia floras y, especialmente, faunas muy singulares. Finalmente, el mayor carácter diferenciador de las islas oceánicas es su litología basáltica y el que surjan del fondo del mar desprovistas de seres vivos, por lo que irremediamente todos sus pobladores han venido de fuera o descienden de los que lo han hecho. Su duración es relativamente importante (5-10 Ma) aunque son rápidamente desmanteladas por los procesos erosivos hasta desaparecer bajo el mar.

Tabla 1

Algunas características de interés biogeográfico entre los diferentes tipos de islas

Características	Islas continentales	Fragmentos continentales	Islas oceánicas
Origen	Aumento del nivel del mar debido a las glaciaciones	Creación de una nueva dorsal centro-oceánica	Vulcanismo submarino dentro o entre placas
Desaparición	Descenso del nivel del mar	Colisión con un continente	Desmantelamiento erosivo
Aislamiento	Pequeño	Variable (pequeño en Cuba) (grande en N. Zelanda)	Grande (excepto Canarias)
Tamaño	Grande	Grande	Pequeño (excepto Islandia)
Longevidad	Baja (20-30 mil años)	Alta (50-100 mill. años)	Media (10-20 mill. años)
Profundidad del brazo de mar	< 200 m	> 1.000 m	> 1.000 m
Litología	Granitos	Granitos	Basaltos
Erodibilidad	Baja	Baja	Alta
Fragmentación	Baja	Baja (excepto Baleares y Seychelles)	Alta
Biota original	Presente	Presente	Ausente
Relictualismo	Inexistente	Alto	Alto
Especiación	Inexistente	Por vicarianza	Por evento fundador
Endemicidad	Variable según latitud (baja en islas templadas) (alta en islas tropicales)	Siempre muy alta	Alta

Poblamiento

Entendemos por poblamiento de una isla la secuencia de colonizaciones de ésta por parte de diferentes especies, que dará lugar a las comunidades insulares. La colonización de una isla por una especie va a ser un proceso constituido por dos pasos diferentes y sucesivos, i) la llegada o arribada de uno o varios individuos de dicha especie —grupo fundador— a dicha isla desde su lugar de origen y ii) el establecimiento posterior en ésta de forma exitosa, mediante la formación de una o más poblaciones capaces de sobrevivir durante un tiempo determinado sobre la isla. Por ello, el concepto de poblamiento sólo tiene pleno significado en el caso de las islas oceánicas, desprovistas de vida cuando emergen, pues tanto las islas continentales como los microcontinentes ya presentan comunidades estructuradas cuando adquieren el estatus insular.

Habitualmente, sólo una pequeña fracción de las especies que habitan el continente más cercano está en condiciones de protagonizar una arribada, lo que constituiría, en todo caso, haber resuelto la mitad del problema. De éstas, de nuevo sólo una pequeña fracción se establecerá exitosamente. Por ello podemos considerar la colonización de una isla como un proceso altamente improbable, que sólo pocas especies estarán en condiciones de completar.

La capacidad de colonización de una isla o un archipiélago oceánico, va a ser función de determinadas características: i) geográficas, propias de las islas y del entorno en el que éstas se encuentran, ii) biológicas, inherentes a los individuos y especies que las van a colonizar y iii) ecológicas, relativas a las comunidades y ecosistemas insulares que han de ser colonizados (Tabla 2).

En primer lugar, los regímenes eólicos y corrientes marinas existentes en la zona van a condicionar el ritmo de llegada de las diásporas y, casi siempre, su lugar de procedencia. Además, esta capacidad de poblamiento crece con la superficie, altitud y edad geológica de las islas, al aumentar la probabilidad de llegada de las diásporas, mientras que decrece con la distancia al continente, al disminuir ésta. Una mayor diversidad de hábitats, habitualmente correlacionada con la altitud y la superficie insular, aumenta, por su parte, la probabilidad del establecimiento. Ha de tenerse así mismo en cuenta el papel determinante que han podido jugar en el poblamiento insular bancos submarinos actualmente sumergidos, pero que constituyeron puntos de paso (*stepping stones*) en el proceso colonizador.

No obstante, es preciso considerar que la edad geológica de las islas no condiciona necesariamente la antigüedad de la biota que las habita, pues-

Tabla 2
Algunos determinantes del poblamiento de una isla
(Fernández-Palacios, 1999)

Geográficos (propios de la isla que va a ser poblada)	Biológicos (propios de las especies que van a poblarla)	Ecológicos (propios de la comunidad que va a ser invadida)
Superficie	Poder de dispersión	Existencia de hábitats adecuados
Altitud	Tipo de reproducción	Existencia de recursos adecuados
Edad geológica	Tasa neta de reproducción	Existencia de polinizadores
Aislamiento	Duración de la generación	Existencia de dispersores
Latitud	Estrategia de supervivencia	Existencia de competidores
Vientos y corrientes dominantes	Poder competitivo	Existencia de depredadores
Historia geológico-climática de la zona	Plasticidad genética	Invasibilidad de la comunidad
Determinantes en la arribada	Determinantes en el establecimiento	

to que éstas han podido servir de último refugio a seres antaño más extensamente distribuidos, como es el caso la laurisilva canaria. Hablamos en este caso de paleoendemismos, que como veremos posteriormente han jugado y juegan un papel importante en la flora canaria.

Cuando de forma excepcional, las circunstancias geográficas han permitido la disposición de un archipiélago conectando de forma continua dos reinos biogeográficos diferentes, como es el caso de las Aleutianas entre los reinos Neártico y Paleártico, o de la Sondaesia entre los reinos Oriental y Australiano, los diferentes poderes de dispersión de los seres vivos se reflejan en un patrón denominado filtro de dispersión. Estos filtros pueden ser bidireccionales, como en los dos casos anteriores, en los que a medida que nos alejamos de un reino o nos acercamos al otro lindante con él, el origen de la biota va variando de forma proporcional a la distancia que les separa o unidireccionales, cuando el archipiélago se dispone cerca de un continente y avanza hacia el océano que le rodea, como es el

caso de Canarias, donde se detecta la mayor afinidad de la biota de las islas orientales con los cercanos ecosistemas africanos, con los que comparten un número importante de especies no presentes en las islas más alejadas.

Los condicionantes biológicos del poblamiento se centran fundamentalmente en el poder de dispersión de los organismos existentes en el «pool» continental y en el poder de establecimiento de los que logran arribar a las islas. En primer lugar, únicamente organismos con poder de dispersión a larga distancia, —dispersión por salto según Pielou (1979)— van a ser capaces de atravesar una barrera como la que constituye un brazo de mar (Tabla 3). Esta dispersión podrá ser bien: i) activa, volando, nadando o navegando —en el caso del hombre—, ii) pasiva, cuando las diásporas son transportadas por el viento, las corrientes marinas o las aves —bien en su tracto digestivo o adheridas a su cuerpo— o, por último, iii) asistida, cuando han contado con la ayuda voluntaria o involuntaria del ser humano.

Tabla 3
Diferentes habilidades de dispersión en algunos grupos de animales
(Gorman 1979, Rodríguez de la Fuente 1980)

Grupo taxonómico	Distancia franqueada (km)	Ejemplo
Peces de agua dulce	50	Canadá - Isla de Vancouver
Elefante y otros grandes mamíferos	50	África - Madagascar
Pequeños mamíferos excepto roedores	400	África - Madagascar
Anfibios	1.000	África - Seychelles
Roedores	1.100	Sudamérica - Galápagos
Tortugas terrestres	1.100	Sudamérica - Galápagos
Serpientes	1.100	Sudamérica - Galápagos
Lagartos	1.600	Nueva Zelanda - Chatham
Artrópodos	3.200	Polinesia - Juan Fernández
Moluscos terrestres	3.200	Polinesia - Juan Fernández
Murciélagos	3.600	Norteamérica - Hawai
Aves terrestres	3.600	Norteamérica - Hawai

También juegan un papel de primera magnitud el tipo de reproducción del individuo recién llegado, ya que aquéllos que posean una reproducción sexual habrán de aguardar la llegada del sexo opuesto, además se precisa la existencia de mecanismos de reproducción asexual que les permita aguardar esa llegada —como la reproducción vegetativa de las plantas o la partenogénesis de algunos grupos de animales—, una tasa de natalidad adecuada que les posibilite superar rápidamente los efectos de la depresión por endogamia, una estrategia de supervivencia suficientemente amplia como para poder subsistir sin exigir grandes requisitos ambientales, o, finalmente, un importante poder competidor que le permita hacerse un hueco en la comunidad a invadir.

Este poder de colonización por el cual una especie llegada a una isla va a ser capaz de establecer una población autosuficiente va a depender así mismo de una serie de condicionantes ecológicos del lugar de arribada, como serían la existencia de hábitats y recursos adecuados para satisfacer sus requerimientos, por ejemplo, la disponibilidad de zonas en la isla en las que los ecosistemas maduros hayan sido destruidos por algún tipo de perturbación como la actividad volcánica. La relajación de la competencia que ocurre en estos lugares aumenta indudablemente la probabilidad de que la especie que llegue pueda establecerse. Además, en el caso de las plantas, jugarán también un papel la presencia de vectores de polinización adecuados, la disponibilidad de recursos alimenticios o el grado de saturación o invasibilidad existente en las comunidades, por citar los más importantes. En todo caso, es necesario tener en cuenta que la gran mayoría de las diásporas llegadas no van a prosperar, constituyendo el establecimiento exitoso más la excepción que la norma.

El origen volcánico de muchas islas es el primer factor que condiciona la naturaleza de sus comunidades. Por un lado, éstas serán el resultado de un proceso de poblamiento progresivo que se dispara en el momento de la llegada de la primera diáspora. En este sentido, la destrucción parcial y esterilización de islas ya existentes, como el caso de Krakatoa en 1883 (Whittaker *et al.* 1989, Thornton 1995), o la emergencia de nuevas islas como producto de la actividad volcánica submarina, caso de Surtsey en 1963 (Fridrikson 1975) o Motmot en el lago de la caldera de la isla de Long (junto a Nueva Guinea) formada entre 1954 y 1974 (Thornton (ed.) 2001), ha permitido abordar seguimientos rigurosos, aún en curso, de cuál es el orden y medio de llegada de las diásporas, así como su procedencia, o de cuáles son la naturaleza y la velocidad de los procesos ecológicos que dan lugar al poblamiento de las nuevas islas, ofreciendo elementos que están permitiendo construir una teoría ecológica al respecto. Por otro lado, la actividad volcánica, al renovar constantemente el territorio insular, da lugar a procesos reiterados de sucesión ecológica, creando un marco inigua-

lable para su estudio, máxime cuando los modernos métodos de datación geológica permiten la reconstrucción de cronosecuencias en las que comparar las variaciones estructurales y en composición de las comunidades con el paso del tiempo (ver capítulo de Whittaker).

Relictualismo en islas

Una de las características habituales que se han atribuido a las islas es su capacidad de convertirse en museos arqueológicos en los que se exhiben especies, e incluso comunidades enteras, otrora abundantes en los continentes y ya desaparecidas de éstos. Este fenómeno ha sido denominado relictualismo, y por derivación, los fósiles vivientes que se exhiben en sus vitrinas, se denominan especies o comunidades relícticas o, más correctamente paleoendemismos. En general, se trata de especies o comunidades que presentaron en el pasado una distribución mucho más amplia que en el momento actual, y que por diferentes vicisitudes, generalmente de índole climático —glaciaciones, desertizaciones— o biótico —llegada de competidores o depredadores—, restringen hoy en día su distribución a alguna isla o grupos de islas, no afectadas por dichos eventos.

Habitualmente, las islas están mejor capacitadas para hacer frente a los grandes cambios climáticos que asolan los continentes (por ejemplo, las glaciaciones del Pleistoceno) por dos motivos diferenciados. En primer lugar, por el efecto atemperador que ejercen los océanos que las rodean que posibilitan que los inviernos sean más cálidos y los veranos más frescos que en los continentes. Y en segundo lugar, al hecho de que en las islas, las especies y comunidades pueden migrar altitudinalmente, hacia la costa o hacia la cumbre, evitando condiciones térmicas e hídricas inadecuadas en sólo pocos centenares de metros, por lo que las propias islas actúan de refugios. Ello requiere que las islas alcancen una altitud determinada, pero en general los archipiélagos volcánicos suelen contar con islas altas que actuarían de refugio climático. Estas migraciones hacia refugios pueden suponer miles de km en los continentes, a lo que además habría que añadir que en el caso de Europa, al contrario que en Norte América, los obstáculos a superar tienen una distribución longitudinal (Alpes, Pirineos, Cáucaso, Mediterráneo), lo que les hace para muchas especies insuperables.

Un magnífico ejemplo de relictualismo en islas es la laurisilva atlántica, hace unos 20 Ma distribuida por toda Europa central y meridional, como demuestra el registro fósil, y hoy en día circunscrita a los archipiélagos de Azores, Madeira y Canarias. Otro es el tuátara de la isla de Chatham, único lugar donde ha podido sobrevivir gracias a que en esta isla

neozelandesa no fueron introducidos los depredadores que acompañaron primero a los maoríes y luego a los europeos.

Empobrecimiento y disonancia. Procesos ecológicos y evolutivos ligados a ellos

Las islas se caracterizan, entre otras cosas, por poseer un menor número de especies respecto al mismo área de un ecosistema comparable en el continente. Este fenómeno, denominado empobrecimiento, se fundamenta en dos consideraciones distintas, ligadas a la arribada y al establecimiento, respectivamente. En primer lugar, las diferentes capacidades de dispersión de los organismos continentales ante una barrera geográfica de primera magnitud como son los brazos de mar, conduce a que sólo una fracción de los mismos, pueda alcanzar las islas. Esta selección en la dispersión implica que la biota llegada a las islas es únicamente una fracción sesgada —constituida por aquellos organismos con poder de dispersión a larga distancia— de la biota continental, lo que constituye un primer argumento para el empobrecimiento insular.

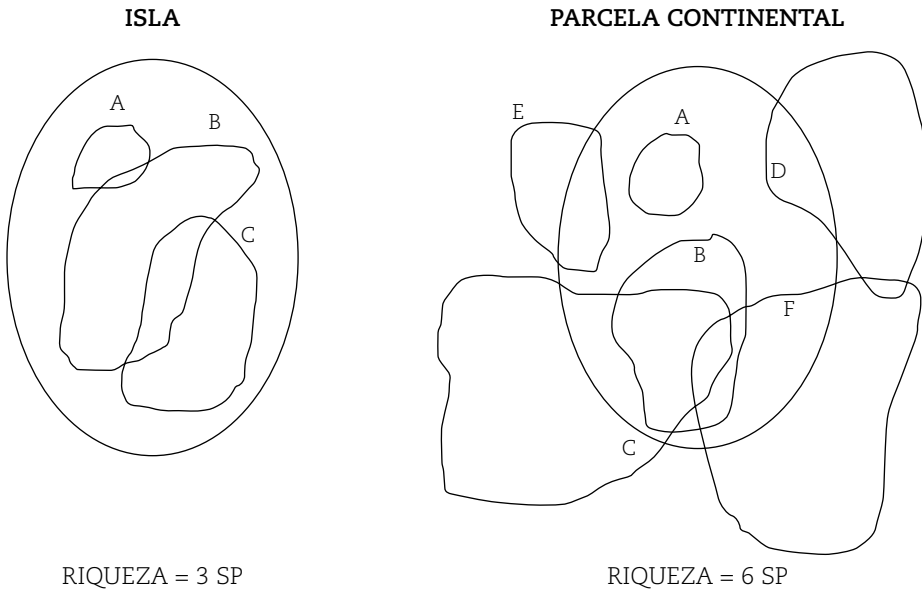
En segundo lugar, porque incluso en el hipotético caso de que todas las especies continentales estuvieran en condiciones de arribar a la isla, por ejemplo por su cercanía, sólo aquéllas que encuentren en ella satisfechos sus requerimientos de espacio vital podrán establecerse. Dicho de otra manera, el número de especies presentes en una parcela continental de un ecosistema comparable de la misma superficie que la isla será siempre superior, pues estarán presentes tanto las especies que satisfacen sus requerimientos espaciales en dicha parcela, como aquéllas que no satisfaciéndolos en la parcela, sí lo hacen en el territorio que rodea a la misma (Fig. 1).

Otra característica habitual de las islas, ligada al empobrecimiento, es lo que ha venido en denominarse como disarmonía (Carlquist, 1974) o tal vez de forma más correcta, disonancia. Consiste esta disonancia en que las islas no sólo presentan menos especies por unidad de superficie comparable, sino que además, entre las presentes, existen notables ausencias taxonómicas —familias, órdenes e incluso *phyla*—. Es habitual, por ejemplo, la ausencia de grandes mamíferos, anfibios, determinadas familias de insectos, etc. en islas, que implica que los ecosistemas insulares sean incompletos, en la medida en que existirán nichos vacíos, o lo que es lo mismo, recursos (bien espaciales, temporales o alimenticios) sin explotar.

El resultado de ambos fenómenos en las islas es, por un lado, la existencia de un número menor de especies y, por otro, la ausencia de determinados grupos taxonómicos por completo. No obstante, como veremos

Figura 1

A diferencia de una isla, una parcela continental del mismo tamaño alberga especies cuyas poblaciones no satisfacen sus requerimientos espaciales en ella



más adelante, cuando el empobrecimiento y la disonancia son muy acusados, debido al aislamiento, se promueven de procesos ecológicos, a corto plazo, y evolutivos, a más largo plazo, que tienden a completar los ecosistemas insulares.

Modelos en biogeografía insular

Las excitantes propiedades de las comunidades insulares han llamado históricamente la atención de muchos estudiosos (Fernández-Palacios & Martín Esquivel 2001). De entre las aproximaciones más fructíferas al análisis de las propiedades biológicas de las islas destaca la realizada por Robert McArthur & Edward O. Wilson (1963, 1967) conocida como la Teoría del Equilibrio de la Biogeografía Insular (en adelante, TEBI). Esta aproximación supuso la obtención de la mayoría de edad para la biogeografía, que hasta ese entonces era una ciencia esencialmente cualitativa y descriptiva para convertirla en una ciencia cuantitativa y con poder de predicción. Además, durante tres décadas la TEBI ha sido el faro que ha iluminado esta disciplina, hasta el punto de que casi todos los trabajos en

islas se realizaban para obtener evidencias que pudieran confirmarla o rechazarla (Whittaker 1998), amén de haber aportado también las bases teóricas de la biología de la conservación, especialmente en lo referente al diseño de reservas (Gorman 1979, Primac & Ros, 2001). Posiblemente, la virtud más importante de esta aproximación fue el acierto de sus autores en encontrar un sencillo esquema, que con el devenir del tiempo se ha constituido como un elemento insustituible de cualquier texto de biogeografía o ecología, capaz de representar la base teórica de la misma en un eje de coordenadas y unas cuantas curvas que se cortan (Fig. 2).

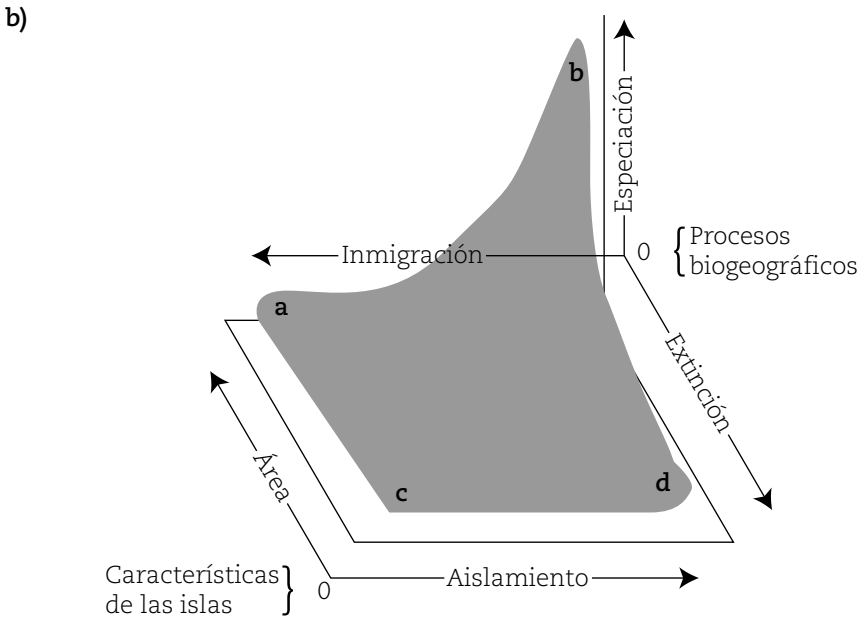
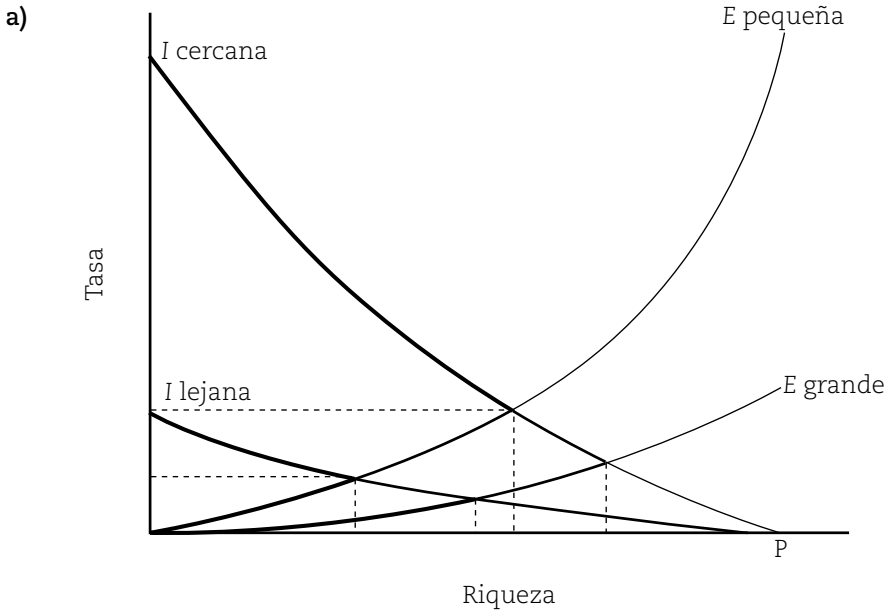
El fundamento de la TEBI consiste en atribuir la riqueza biológica que puede sostener una isla a dos parámetros geográficos inherentes a la misma: i) su distancia al continente, ya que en la medida que define qué fracción de las especies continentales podrán superar la barrera marina y alcanzar la isla, controla la tasa de inmigración (I), que tenderá a disminuir a medida que aumenta la distancia, y ii) su superficie, que en la medida que define cual es el tamaño poblacional que podrán mantener las especies insulares, controla la tasa de extinción (E), que tiende a aumentar a medida que la isla disminuye. La aportación crucial del modelo es que al ser dinámico, ya que la extinción *in situ* y la inmigración sustitutoria están actuando con el paso del tiempo, define cual será la riqueza que es de esperar en función del tamaño y la distancia al continente de una isla, pero no cuales serán las especies, que variarán según sus propias historias vitales, con el paso del tiempo. De esta manera, existirán dos situaciones extremas, islas cercanas y grandes que tenderán a poseer una alta « I » y una baja « E » y consecuentemente una biota rica, parecida a la continental, frente islas alejadas y pequeñas, depauperadas por su baja « I » y su alta « E », con bajo reemplazamiento temporal (*turnover*) de especies, dejando en medio la compleja casuística de las islas grandes y alejadas, con bajo *turnover* o cercanas y pequeñas de alto *turnover*.

Amén de otros elementos no contemplados por la TEBI relativos al efecto rescate, al *pseudo-* y al *criptoturnover*, a la extinción asimétrica, o a la no consideración de situaciones en desequilibrio (Whittaker 1998), el mayor lastre de esta aproximación es no haber considerado de hecho (porque teóricamente sí se hace) el tercer gran proceso —junto a la inmigración y la extinción— de la biogeografía, que es la especiación, que en islas oceánicas y fragmentos continentales, como veremos más adelante, es insoslayable hasta el punto de ser más importante que los anteriores.

En esta línea, Mark Lomolino (2000) propone un nuevo modelo que considera este tercer proceso, sin menoscabo de los dos anteriores, manteniendo un esquema sencillo que se enriquece con una tercera dimensión —la especiación— función así mismo de la distancia al continente y de la superficie de una isla (Fig. 2). Además, Lomolino particulariza los

Figura 2

Modelos en Biogeografía insular: a) Teoría del Equilibrio de MacArthur & Wilson; b) Modelo alternativo de Lomolino (considerando la especiación)

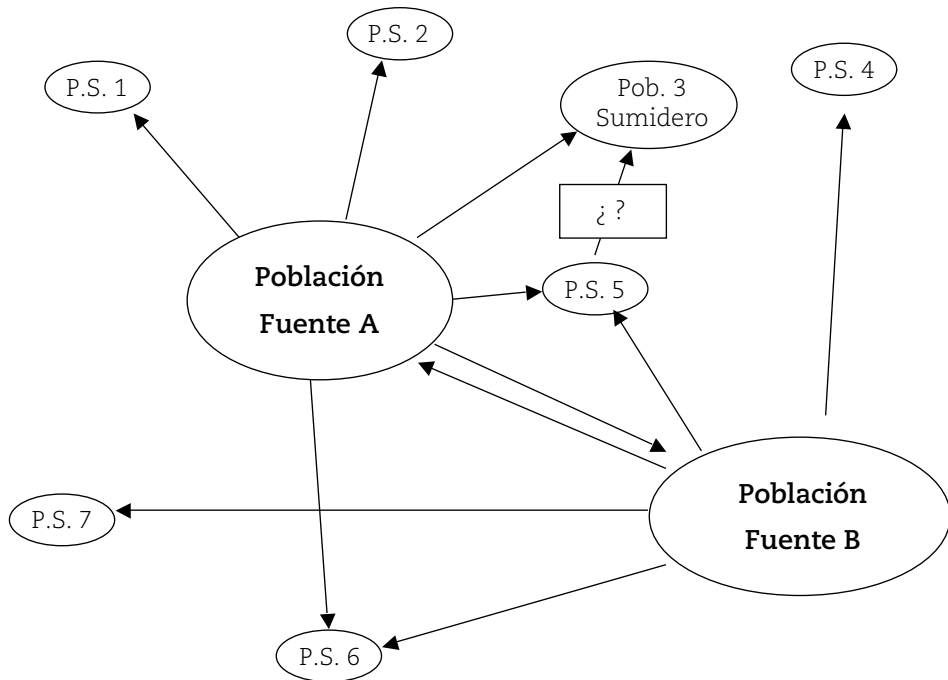


conceptos de inmigración y extinción, al hacerlos dependientes, además de a la distancia y tamaño de la isla (como en la TEBI), de los respectivos poder de dispersión y requerimientos de recursos de la especie considerada. En este nuevo marco, el tercer gran proceso biogeográfico, la especiación, tenderá a ser mayor allí donde la inmigración y la extinción sean menores, es decir, aumentará con la distancia al continente y tamaño de la isla, pero disminuirá con la vagilidad de la especie y con mayores requerimientos de recursos.

De esta forma, el modelo tridimensional o tripartito de Lomolino admite cuatro situaciones extremas: a) islas grandes y cercanas (asimilables a islas continentales) caracterizadas por altas tasas de inmigración y bajas de extinción, que les dotan de biotas ricas y parecidas a las continentales, con bajo *turnover* de especies y endemividad; b) islas grandes y lejanas (asimilables a fragmentos o islas volcánicas grandes), en las cuales la especiación es el proceso preponderante posibilitando una biota diversa, fundamentalmente endémica, con bajo *turnover*; c) islas pequeñas y cercanas (continentales pequeñas), con escasa biota de marcada afinidad continental en la que la especiación es baja o inexistente por la cercanía y con alto *turnover* de especies, y, finalmente, d) islas pequeñas y lejanas (volcánicas pequeñas), de biota depauperada, bajo *turnover* y escasa endemividad.

Finalmente, Ilkka Hanski (Hanski & Gilpin 1991, Hanski & Simberloff 1997), basándose en una idea inicial de Levins (1969), propone un modelo alternativo en que al tratar de aproximarse a situaciones reales por él estudiadas, omiten la referencia a una masa continental como fuente de diásporas hacia islas, sustituyéndola por un entramado de islas —o mejor aún fragmentos de hábitat, ya que este modelo adquiere un gran desarrollo en los continentes— que difieren en tamaños, distancias y posiciones relativas. El tamaño de las poblaciones que se pueden sustentar en cada uno de esos fragmentos de hábitat dependerá en gran medida de su tamaño, de manera que en los mayores, habrán excedentes demográficos que nutrirán a través de procesos migratorios a los menores, en donde las poblaciones se extinguirían —y de hecho lo hacen— sin los aportes foráneos. De esta manera, pueden distinguirse núcleos-fuentes de núcleos-sumidero, que pueden variar de naturaleza en función de los cambios ambientales y que están conectadas entre sí mediante procesos migratorios. Este modelo fue denominado como población de subpoblaciones, o mejor aún como metapoblación (ver capítulos de Hanski y de Gutiérrez *et al.*) (Fig. 3).

Figura 3
Modelo metapoblacional



Procesos ecológicos

Como hemos visto, el empobrecimiento y la disonancia promueven a corto plazo el desarrollo de una serie de procesos, que denominaremos ecológicos, en la medida que ocurren en pocas generaciones y no implican cambios en el estatus taxonómico de sus protagonistas. Estos procesos ecológicos tienen su fundamento en la diferente intensidad competitiva interespecífica que existe entre continentes e islas, mucho más relajada en éstas debido tanto al empobrecimiento como a la disonancia. Además, en las islas volcánicas, las recurrentes erupciones volcánicas comportan la destrucción de los ecosistemas ya establecidos y la ganancia de nuevo territorio al mar que las circunda, que crea nuevas oportunidades para que las especies recién llegadas participen en las comunidades que han de desarrollarse en estos territorios primigenios.

En general, los procesos ecológicos (Tabla 4) tienden a que las especies recién llegadas desarrollen sus nichos fundamentales, restringidos en los continentes por la competencia, ocupando los nichos vacíos existentes en las islas. Ello dará lugar a cambios de gran magnitud que pueden incluir

cambios en la densidad (compensación o sobrecompensación de densidades), debido a que recursos similares en ecosistemas comparables podrán albergar mayores poblaciones, o densidades de población más altas, de las especies que han sido capaces de colonizar ante la ausencia de sus competidores continentales no llegados. Otra manifestación habitual de la relajación ecológica ante la ausencia de competidores es la ampliación del rango de los recursos explotados, cuantificable por ejemplo en una mayor variación en el tamaño de semillas o de presas del que se alimenta, respecto al continente. Una manifestación menos habitual, pero detectada es el cambio de posición trófica (herbívoría a carnívoría o viceversa), respecto a la ocupada en el continente por sus congéneres o ancestros, aunque habitualmente sí suponen cambios taxonómicos.

Otro fenómeno interesante ligado a la disonancia es la sustitución en las plantas que han colonizado islas de los habituales polinizadores y/o dispersores continentales por nuevas especies insulares, ante la ausencia de los primeros, siendo relativamente común que tal papel lo asuman incluso reptiles (ver capítulo de Olesen & Valido). Finalmente también se han sugerido, aunque con escasa evidencia, la disminución del tamaño de la puesta en los parientes insulares de especies continentales o el melanismo.

Tabla 4

Relación de procesos ecológicos y evolutivos que ocurren en las islas

Procesos ecológicos, a corto plazo, ligados a la relajación de la competencia interespecífica	Procesos evolutivos, a largo plazo, ligados a un aislamiento duradero
Relajación ecológica (desarrollo del nicho fundamental)	Especialización (reducción del nicho fundamental)
Ampliación del nicho	Especiación
Desplazamiento de caracteres	Radiación adaptativa o no adaptativa
Sobrecompensación de densidades	Cambio de tamaño (Gigantismo-Enanismo)
Cambio de dieta	Pérdida de la capacidad de dispersión
Disminución de la puesta	Lignificación
Sustitución de polinizadores	Floración menos conspicua (en tamaño y color)
Sustitución de dispersores	Dioecia
Melanismo?	Pérdida de la capacidad defensiva

Procesos evolutivos

A largo plazo, si el aislamiento es persistente, surgen los procesos evolutivos (Tabla 4) que dan lugar a especies diferenciadas de sus ancestros continentales. La especiación o formación de una nueva o varias nuevas especies —denominadas neoendemismos, frente a los endemismos relictuales o paleoendemismos— a partir de un ancestro ocurre cuando, bien debido al aislamiento de una parte de los individuos integrantes de una población o de diferentes poblaciones entre sí, o bien por la aparición de barreras geográficas, climáticas o incluso morfológicas, fenológicas o de comportamiento, se produce la imposibilidad de intercambiar material genético con las poblaciones de origen. Dos grandes tipos de especiación han sido designados como habituales en las islas, la especiación alopátrica y la especiación simpátrica. En general, los procesos de especiación alopátricos ocurren cuando surgen barreras físicas —como por ejemplo una colada de lava— o biológicas —como la desaparición de los individuos o poblaciones intermedias— que separan en dos a una población original, aunque el fenómeno más frecuente es el aislamiento de una colonia que ocurre cuando uno o varios individuos —llamados fundadores— llegan a aislarse de su población de origen.

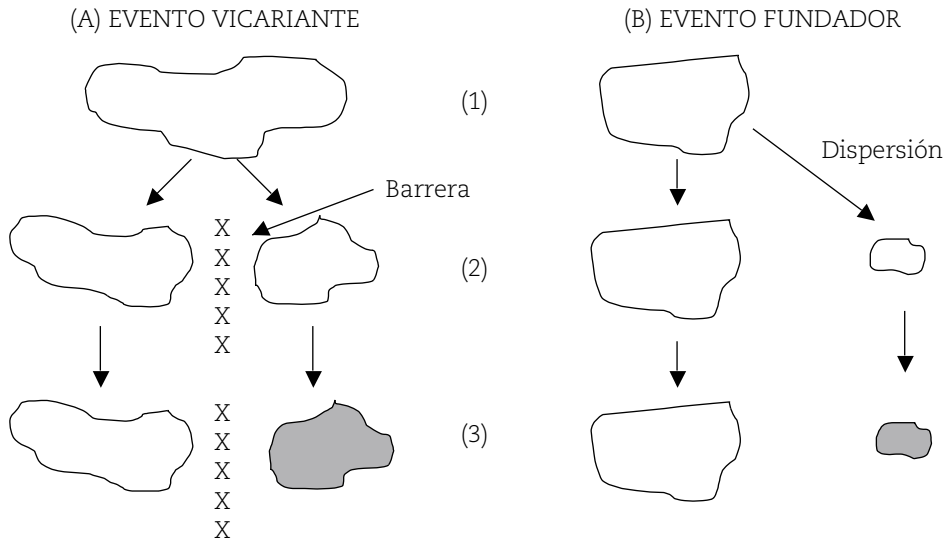
La especiación alopátrica (especiación lejos de la población original) requiere de la existencia de aislamiento geográfico, que en las islas puede surgir de dos formas diferenciadas: en primer lugar, la especiación por evento vicariante o por vicarianza, en donde al no existir la necesidad de recurrir a un evento dispersivo, puede ocurrirle incluso a seres sin capacidad de dispersarse. Sería por ejemplo el caso de los habitantes originales de un fragmento continental que tras desgajarse del continente del que formó parte, pierden el contacto con las poblaciones continentales (Fig. 4), o también el de las poblaciones localizadas en los extremos de una distribución continua original, tras la extinción de las poblaciones intermedias. El primero ha sido el caso de las coníferas de Nueva Caledonia o de los lemures de Madagascar, mientras que el segundo, pudo haber sido el caso de las drácenas macaronésicas y del Cuerno de África.

La segunda especiación alopátrica es la denominada especiación por evento fundador, entendiendo como fundadores al o a los individuos pertenecientes a una población continental, que en un momento determinado son capaces de arribar y establecerse en una isla oceánica tras superar un brazo de mar gracias a su capacidad de dispersión a larga distancia (Fig. 4). Ello puede ocurrir tanto a escala continente-isla colonizada, como entre las islas de un archipiélago o incluso entre los barrancos de una misma isla. Este proceso, llamado evento fundador, implica que sólo una fracción de la variabilidad genética de la población de origen va a estar presente en el comienzo de la nueva población. Este efecto, denominado

error de muestreo, va a suponer por un lado la pérdida de alelos y por otro la variación de las frecuencias de los alelos no perdidos en la nueva población. El grupo fundador, aislado ya de la población original, dará lugar a una o muchas nuevas especies exclusivas del lugar de arribada. Este ha sido por ejemplo el caso de los pinzones de Darwin en las Galápagos o de los mieleros en Hawai.

Figura 4

Especiación alopátrica en islas: evento vicariante y evento fundador



Un suceso análogo desde el punto de vista genético al evento fundador, que sin embargo no requiere dispersión y que también es habitual en islas, ocurre cuando por diferentes causas una población tras haber sido diezmada hasta el umbral de su extinción comienza a recuperarse. Se dice entonces que la población ha pasado por un *cuello de botella*. Ello podría ser debido a causas naturales, como sería el caso extremo de una colada de lava que arrasara a toda la población excepto a pocos individuos que por encontrarse en una cresta no fueran alcanzados —islotas o *kipukas* en polinesio (Carlquist 1980)—, fenómeno en el que la selección natural no se basa en la aptitud de los individuos seleccionados sino exclusivamente en su ubicación física, de claro carácter estocástico. Al igual que en el caso anterior, los supervivientes contarán únicamente con una fracción de la variabilidad genética original.

Tanto en el caso del evento fundador como en el del cuello de botella, la nueva población que surja de los individuos supervivientes, presentará por muchas generaciones una acerbo genético muy limitado, ya que la recuperación por mutaciones de los alelos perdidos es sólo posible a muy largo plazo. Si su baja variabilidad genética no es un obstáculo para remontar el vuelo —por ejemplo, porque la especie en cuestión posee una alta tasa de reproducción— y la población puede estabilizarse en un número de efectivos suficientemente alto como para evitar los efectos corrosivos de la depresión por endogamia, va a ser la *selección natural*, de forma determinística, la que dirija el proceso hacia la formación de un nuevo taxón más acorde con su nuevo marco ambiental. Por el contrario, si durante varias generaciones la nueva población no es capaz de alcanzar un tamaño mínimo, para que actúe la selección natural, serán los procesos azarosos asociados a la *deriva genética* los que dirigirán la génesis de nuevas especies (ver capítulo de Marrero).

Los dos procesos alopátricos estudiados tienen en común que el aislamiento reproductivo requiere de un aislamiento geográfico inicial. Si el aislamiento geográfico no implica el aislamiento reproductivo, como ocurre por ejemplo en especies con alto poder de dispersión, que pueden llegar a las islas oceánicas frecuentemente, la existencia de un flujo genético continuo impide los procesos de especiación, lo que se traduce en tasas nulas o muy bajas de endemidad para grupos como los helechos, hongos, musgos o libélulas, por citar algunos.

El segundo tipo de especiación en islas es la simpátrica (especiación en el seno de la población original) que no requiere de aislamiento geográfico para darse. Existen dos grandes mecanismos para este tipo de especiación. El primero es la poliploidía, que ocurre exclusivamente en vegetales y que se trata de una aparición súbita, de una generación a la siguiente, del aislamiento reproductivo, debido a un error en la meiosis que deriva en descendientes con un número diferente de cromosomas de sus parentales, de manera que sólo producirán descendencia viable el cruzamiento de los individuos afectados por la mutación entre sí, por lo que el aislamiento reproductivo surge en el seno de la población original. Al parecer, la poliploidía es bastante frecuente entre las plantas endémicas de algunas islas (Nueva Zelanda), pero baja (Macaronesia) o incluso nula en otras (Juan Fernández) (Whittaker 1998), por lo que su papel como mecanismo de especiación en vegetales insulares sigue siendo controvertido.

El segundo mecanismo de especiación simpátrica es la selección por competencia (Rosenzweig 1995), más compleja y que requiere el transcurso de, como mínimo, varias decenas de generaciones. Básicamente, consiste que la desaparición de un recurso fundamental, —por ejemplo, la semilla mayoritaria en la dieta de un granívoro—, que cohesiona a

una población original y su sustitución por dos o más recursos marginales —por ejemplo, semillas más pequeñas y más grandes menos frecuentes—, que provoca una readaptación de algunos de sus rasgos (por ejemplo, el tamaño del pico) a los nuevos recursos. De esta manera, tanto los picos pequeños como los grandes, marginales en la población inicial, serán ahora seleccionados favorablemente al existir semillas de esos tamaños, pero no así los de tamaño intermedio, que tenderán a desaparecer de la población. Finalmente, el comportamiento que promueva el cruzamiento entre individuos con tamaño diferente de pico, será eliminado al no ser los individuos de pico intermedio resultantes favorecidos por la selección, consagrándose definitivamente el aislamiento reproductivo entre las dos nuevas poblaciones. Este mecanismo ha sido citado como el responsable de procesos de especiación entre poblaciones simpátricas de pinzones de Darwin (Grant & Grant 1989).

Un resultado común, aunque no el único, de estos procesos de especiación es la radiación adaptativa, fenómeno por el cual un ancestro original que logra colonizar una o varias islas, da lugar a la formación de nuevas especies, que explotan diferentes ambientes o recursos, proceso conducido por la selección natural. Esta radiación puede llegar a ser explosiva, como prueba por ejemplo el millar de especies de cíclidos que habitan el Lago Malawi, o el medio millar de especies de moscas *Drosophila* exclusivas de Hawai, casos derivados de sendos eventos fundadores.

Tendencias evolutivas en especies insulares

Las especies insulares se caracterizan, además, por presentar una serie de atributos bastante conspicuos debidos a tendencias evolutivas que se repiten de forma constante en las diferentes islas del Planeta, independientemente de su origen o ubicación física y, en gran medida, de los grupos taxonómicos implicados, hecho que ha venido a denominarse como síndrome insular (Blondel 1986). Entre otras tendencias cabe destacar el cambio de tamaño, la pérdida del poder de dispersión, la lignificación o adquisición de la leñosidad, la pérdida de la capacidad defensiva o el desarrollo de una floración menos llamativa, tanto en tamaño como en colores.

Un primer atributo muy aparente es el cambio de tamaño que adquieren los organismos insulares frente a sus parientes continentales. Este cambio puede observarse como una tendencia al gigantismo o al enanismo. La causa última de estos cambios de tamaño sigue siendo controvertida (Case 1978), pero se debe indudablemente a un compromiso entre la relajación ecológica que se experimenta en las islas, la existencia de nichos vacíos o la falta de recursos (ver capítulo de Alcover).

Por un lado, se ha atribuido el enanismo que muestran algunos mamíferos (como los elefantes, ciervos y rinocerontes enanos de las islas del Pleistoceno mediterráneo, el hipopótamo pigmeo de Madagascar, el reno enano de Spitzbergen, el mamut enano de Wrangel, etc.) tanto a que la habitual ausencia de sus depredadores en las islas colonizadas haría innecesario el desarrollo de grandes tamaños corporales con fines disuasorios, como a que la escasez de recursos en ella imposibilita el mantenimiento de dichos tamaños (Case, 1978).

Por otro lado, el gigantismo (presente en algunos reptiles insulares como las tortugas gigantes de Galápagos y Aldabra, el eslizón gigante de Cabo Verde, los lagartos gigantes de Canarias, algunas aves como los moas de Nueva Zelanda, ave elefante de Madagascar, dodos de Mascareñas o roedores como las ratas gigantes de Galápagos o de Canarias), ha sido correlacionado por su parte con cambios evolutivos tendentes a la utilización de nichos vacíos como, por ejemplo, el de grandes herbívoros, por su carencia de dispersión a larga distancia, permitiendo el desarrollo de tallas gigantes de aves y tortugas en islas.

Un mecanismo interesante propuesto para explicar los cambios de tamaño observados en las islas, y que no requiere entrar en los condicionantes insulares que inducen dichos cambios, es conocido como selección por migración, y básicamente sostiene que los responsables de los eventos fundadores no son un grupo de individuos aleatoriamente elegidos de una población continental, sino que tienden a ser favorecidos en el éxito de la arribada los individuos mayores (mayor envergadura, más resistencia) cuando la dispersión es activa o los menores (menor tamaño, menor peso) cuando ésta es pasiva. Ello resultará en poblaciones insulares que descienden de fundadores genéticamente sesgados hacia tamaños mayores (gigantismo) o menores (enanismo) de las poblaciones originales (Lomolino 1985, Brown & Lomolino 1998)

Tal vez uno de los cambios más llamativos que pueden desarrollar las especies insulares es el cambio de dieta. Este es el caso de algunas larvas de lepidópteros endémicos hawaianos (concretamente unas 20 especies del género *Eupithecia*, Geometridae), que al contrario de sus relativas continentales, herbívoras, en este archipiélago se han vuelto insectívoras, probablemente explotando un nicho vacío, debido a la ausencia o escasez de insectos depredadores por la dificultad de alcanzar estas islas.

Otro atributo conspicuo de las especies insulares es la pérdida del poder de dispersión (Foto 1), que curiosamente en muchos casos permitió a sus ancestros llegar a las islas. Esta pérdida del poder de dispersión se observa generalmente en aves que se han vuelto ápteras (unas 3.000 especies de rálidos en las islas del pacífico, el cormorán de Galápagos, el kaka-

Foto 1

Ejemplos de pérdida de la capacidad de dispersión: Cormorán áptero y Dodo



pó de Nueva Zelanda, el chochín de la isla de Stephen, el escribano de Alcover en Canarias, etc.), insectos ápteros (ortópteros gigantes «*wetas*» (*Deinacrida*) neozelandesas), o en plantas vasculares con hipertrofia disfuncional de frutos y semillas (*Bidens* en Polinesia, *Lodoicea* en Seychelles). Tradicionalmente se ha atribuido esta tendencia evolutiva al ahorro energético en estructuras, una vez en las islas, innecesarias, aunque también a un subproducto del gigantismo en las aves (como en los moas, aves elefantes, o dodos) (ver capítulo de Alcover).

En las plantas insulares, esta disminución de la capacidad de dispersión puede estar ligada al gigantismo, desarrollándose estructuras de dispersión que dejan de ser funcionales por su tamaño o peso, probablemente porque bajo condiciones insulares la planta prefiere apostar por producir semillas grandes que garanticen la persistencia de las nuevas plántulas junto a los parentales, antes que apostar en una ya innecesaria dispersión. Ello ocurre por ejemplo con la conocida hipertrofia de los frutos de géneros emparentados con *Bidens*, como *Fitchia* y *Oparanthus* en Polinesia (Carlquist 1974, Brown & Lomolino 1998), o con el coco de mar, fruto de la palmera gigante de Seychelles (*Lodoicea maldivica*), que constituye la mayor semilla del reino vegetal y que ha perdido por completo, al contrario que el coco común, su capacidad de dispersarse con la corriente marina (ver capítulo de Morici).

Por último, la leñosidad observada en algunas especies vegetales en islas (como por ejemplo *Echium* o *Sonchus* en Canarias, o los girasoles arbóreos de Santa Helena), también es motivo de controversia, en función de que sea un carácter original o derivado. Los defensores del primer punto de vista (Sunding 1979, Berry 1992, Cronk 1992) argumentan que la originalidad del carácter, en la medida que sus portadores serían paleoendemismos. Los defensores de la derivación del carácter (Carlquist 1995) argumentan que la leñosidad ha sido adquirida en las islas a partir de ancestros continentales herbáceos como resultado de un clima benigno, que haría innecesario el porte herbáceo. Hoy en día las técnicas moleculares han evidenciado que la leñosidad, además de ser un carácter original de muchos paleoendemismos, también puede adquirirse en las islas, dando la razón los defensores del segundo de los argumentos (Böhle et al. 1996).

La dioecia (sexos masculino y femenino en pies diferentes) es otro llamativo atributo de la flora insular (Grant, 1998) del que también se ha especulado acerca de su carácter original o derivado, en la medida que fuera o no un atributo propio de los paleoendemismos, con el cual estos elementos llegaron antaño a las islas. Estudios recientes de la flora hawaiana parecen indicar que la dioecia, estando presente en algunos paleoendemismos, sería mayoritariamente derivada (Traveset 2001), es decir, ances-

tros monoicos habrían dado lugar en el ámbito insular, fruto de una presión selectiva encaminada en esa dirección, a neoendemismos dioicos. Otras formas de promover los cruzamientos entre individuos diferentes incluirían la ginodioecia, la protandria, la protoginia y la anemofilia (Grant, 1998, Traveset 2001). También han sido referidas en la literatura insular tendencias evolutivas hacia la pérdida de atracción de las flores, siendo los colores de éstas poco llamativos en las islas, predominando los verdes, blancos y amarillos, hecho probablemente ligado a la escasez de polinizadores, por lo que han de ser polinizadas por pequeños insectos de marcado carácter generalista (Carlquist 1974, ver capítulo de Olesen & Valido).

Las islas como puntos calientes de biodiversidad mundial

Las islas, por las diferentes razones que hemos expuesto, constituyen centros de gran diversidad biológica. De hecho, exceptuando las islas continentales de zonas templadas o frías, el resto de las islas del Planeta pueden caracterizarse por su riquísima biota y elevada tasa de endemidad (Tabla 5).

Tabla 5

Endemidad vegetal en diferentes tipos de islas (Major 1988, Whittaker 1998)

Islas	N.º especies	Especies endémicas	%
<i>Islas continentales</i>			
Nueva Guinea	15.000-20.000	10.000-16.000	70-80
Borneo	20.000-25.000	6.000-7.000	30
Islas Británicas	1.443	17	1,2
<i>Fragmentos continentales</i>			
Nueva Zelanda	2.371	1.942	82
Nueva Caledonia	3.094	2.480	80
Madagascar	8.000-10.000	5.000-8.000	68
Cuba	6.514	3.229	50
<i>Islas oceánicas</i>			
Hawai	1.897	1.751	92
Santa Helena	74	59	80
Canarias	1.300	570	44
Galápagos	529	211	41

Ello es así hasta el extremo de que en la conocida designación de los 25 puntos calientes de la biodiversidad mundial (Myers 1990, Mittermeier *et al.* 1999), que incluyen aquellas zonas del Planeta amenazadas, que en un 1,5% de la superficie emergida engloban del 30 al 40% de las especies de vertebrados y plantas vasculares conocidas, diez de ellas, es decir el 40% del conjunto elegido, están constituidas total (Madagascar e islas adyacentes, Filipinas, Sondonesia, Wallacea, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda y Micronesia-Polinesia) o parcialmente (Caribe, Mediterráneo, Ghates occidentales y Sri Lanka) por islas. Además, otros conjuntos insulares de grandísimo valor, como Galápagos o Nueva Guinea, no han sido incluidos en este catálogo, sencillamente porque su patrimonio natural no se encuentra amenazado o, al menos, sufre un nivel inferior de amenaza. Incluso, en muchas de estas islas, como también pasa indudablemente en los bosques tropicales continentales o en las grandes profundidades marinas, el conocimiento del catálogo de especies existentes no está ni mucho menos cerrado. Sirva para ilustrar este hecho el ejemplo de que en Canarias, región estudiada desde un punto de vista científico desde hace más de dos siglos, aún se descubren especies nuevas para la ciencia, a una velocidad de una especie cada cinco días durante los últimos 20 años, incluyendo a vertebrados y árboles (Martín Esquivel *et al.* 2001).

Sin embargo, esta riqueza en especies que atesoran las regiones insulares del Planeta, es simultáneamente víctima de una serie de amenazas de muy diferente tipo y grado (ver capítulos de Martín Esquivel y de Machado *et al.*), muchas veces inherentes a su propia condición de especies insulares, que han motivado que de hecho, tal como veremos en el siguiente apartado, la extinción de las especies sea, o al menos haya sido en el último medio milenio, un fenómeno básicamente insular.

Extinción en islas

El destino ineludible de todas las especies hacia la extinción se hace especialmente patente en las insulares. De hecho, hoy sabemos que un 80% de las extinciones conocidas desde la expansión europea (aproximadamente desde el año 1600 DC hasta la actualidad), han sido de especies insulares (Tabla 6), valor que llega a alcanzar el 80% si sólo se consideran las aves, pese a que las aves insulares sólo constituyen el 20% del total. Dicho de otra forma, la probabilidad de que una especie insular se extinga es del orden de unas 40 veces superior a que lo haga una continental (Groombridge, 1992). Sirva como ejemplo dramático el hecho de que una única isla, Lord Howe (Australia) de unos 10 km² de superficie, perdiera tras la colonización de los europeos más especies de aves que Europa, Asia y África conjuntamente.

Tabla 6

Extinciones en algunos grupos desde la expansión europea (1600 DC)
(Primac & Ros, 2002).

Grupo	Continentes	Islas	Océanos	Total	% insular
Mamíferos	30	51	4	85	60
Aves	21	92	0	113	81
Reptiles	1	20	0	21	95
Invertebrados	49	48	1	98	49
Plantas	245	139	0	384	36

Las causas responsables de esta altísima vulnerabilidad son diversas (Tabla 7), pero en general todas están directamente relacionadas con el escaso número de poblaciones y el escaso tamaño de éstas que intrínsecamente poseen la mayor parte de las especies insulares endémicas, generalmente circunscritas a una única isla (por ejemplo, el 60% de los endemismos canarios son monoinsulares), cuando no a una única comarca, barranco, risco o roque de la misma.

Tabla 7

Características intrínsecas que hacen vulnerables a las especies insulares.

Distribución espacial limitada (frecuentemente a una única isla)
Pocas o una única población
Bajo número de individuos por población
Variabilidad genética limitada (dentro o entre poblaciones)
Pérdida de la capacidad de dispersión
Pérdida de las adaptaciones defensivas
Ingenuidad ecológica
Pérdida de la capacidad competitiva

El ciclo del taxón

Cuando una especie llega a una isla se inicia en ella, con el paso del tiempo, una serie de cambios evolutivos que irán aumentando paulatinamente la probabilidad de que se extinga. Esta serie de acontecimientos, acuñada por Wilson (1961) en sus trabajos acerca de las hormigas de Melanesia, como el ciclo del taxón, por su analogía con el ciclo vital de un organismo, conlleva el que una especie se expanda y diversifique, para lue-

go contraer su rango, decaer y, finalmente, extinguirse. Este ciclo ha sido advertido y estudiado por otros autores en otros lugares del mundo y con otros grupos taxonómicos como protagonistas: Greenslade (1968) en la avifauna de Solomon; Ricklefs y Cox (1972, 1978) en la avifauna de Las Antillas o Roughgarden & Pacala (1989) en los reptiles *Anolis* de Las Antillas, actuando siempre como una encerrona evolutiva.

Diferentes han sido los argumentos propuestos como motor de este ciclo, aunque convergen en gran medida en la propuesta de Ricklefs & Cox (1972, 1978). Para estos autores, a medida que una especie se desplaza a lo largo de las diferentes etapas del ciclo, forzada por la ventaja competitiva de los neocolonizadores, el número de poblaciones y los tamaños de esta se reducen gradualmente. Por un lado, los rangos de distribución van siendo cada vez más restringidos, ya que las especies son desplazadas normalmente hacia las zonas interiores de las islas, por lo que la competencia por el espacio y los recursos se van acentuando. Esto conduce a una progresiva especialización y a que el tamaño poblacional que se puede sustentar sea cada vez menor.

Por otro lado, los cambios evolutivos y la fragmentación espacial de los hábitats, tarde o temprano van a crear barreras reproductivas entre los miembros de las nuevas poblaciones formadas, ya sean etológicas, genéticas o simplemente debidas a la distancia física, con lo que los descendientes de los individuos con esas nuevas adaptaciones, se verán forzados a emparejarse de una manera cada vez más endogámica, disminuyendo tanto su *fitness* como el tamaño poblacional, aumentando por ello la repercusión de los factores estocásticos que, como el colapso demográfico, pueden incidir sobre tales poblaciones dando lugar a la extinción.

Se han definido una serie de etapas para el ciclo del taxón, que varían según los autores, dependiendo de la zona y del grupo taxonómico estudiado. No obstante, existen una serie de elementos comunes que se reflejan a continuación:

Estadio 1: Abarca la etapa de la colonización y el establecimiento de la nueva especie. Se trata en general de especies invasoras generalistas que ocupan hábitats marginales costeros. El rango de la distribución de la especie es continuo, no existiendo diferencias taxonómicas.

Estadio 2: La especie avanza hacia los hábitats del interior de la isla. Disminuye su capacidad de dispersión y su tamaño poblacional. Existe una tendencia hacia la especialización, fraccionándose el rango de distribución y comenzando una diferenciación taxonómica al rango de subespecies e incluso de especies.

Estadio 3: Sigue aumentando la especialización en los hábitats interiores, así como la diferenciación taxonómica, El rango de distribución conti-

núa disminuyendo y las especies adquieren el estatus de especies endémicas relicticas.

Estadio 4: El rango continúa contrayéndose, y el tamaño poblacional disminuyendo hasta hacer inevitable la extinción.

Con estas condiciones de partida, cualquier impacto, ya sea natural o inducido por la actividad humana (Tabla 8), puede volverse insuperable. La causa natural más habitual de la extinción de las especies insulares, al menos en ambientes volcánicos, son los procesos catastróficos naturales (ver capítulo de Marrero), que incluirían las recurrentes erupciones volcánicas, por otra parte responsables de la existencia de la isla, que pueden esterilizar gran parte (como ocurrió con Gran Canaria hace unos 4M de años) o toda la isla (Krakatoa en 1873), los colapsos gravitacionales, que por la inestabilidad del terreno volcánico, dan lugar a súbitos deslizamientos de valles y laderas, que no sólo afectan a la biota de la isla que se derrumba sino también a la de las vecinas por los *tsunamis* que estos deslizamientos generan, amén de huracanes y tifones visitantes habituales de las numerosas islas y atolones tropicales, o sencillamente, sequías prolongadas más propias de las islas subtropicales.

Tabla 8

Relación de problemas que promueven la extinción de una especie insular

Causas estocásticas (inherentes a las islas)
Catástrofes naturales (erupciones, deslizamientos, tsunamis, huracanes, sequías)
Ciclo del taxón
Colapso demográfico
Depresión por endogamia
Causas determinísticas (ligadas a la actividad humana)
Afección al hábitat (destrucción, degradación, alteración o fragmentación)
Introducción de especies exóticas (competidores, depredadores, congéneres híbridos, parásitos, vectores de enfermedades)
Caza
Coleccionismo
Cáscadas tróficas

Por su parte, las causas de extinción determinísticas relacionadas con la actividad humana en las islas, se podrían incluir en tres grandes apartados. Estos son las afecciones al hábitat insular original (cuantificable en los grados de destrucción, alteración, degradación o fragmentación), la caza y consumo de especies insulares de alto contenido proteico, y la introducción de especies exóticas.

Posiblemente la razón más habitual de las extinciones en islas —al igual que en los continentes— consiste en la afección de los hábitats insulares por parte de la actividad humana. Esta afección incluye desde su completa destrucción (en Gran Canaria por ejemplo, la desaparición de los bosques de laurisilva por su tala reiterada o la desaparición de los ecosistemas ripiarios ligados a los manantiales por la desecación de estos últimos debido a la sobreexplotación del acuífero), su alteración, cuando el hábitat original, aún no siendo afectado en términos de extensión, sí lo es en cuanto a sus características (por ejemplo, por la actuación de un fijador de nitrógeno, o por la lluvia ácida) o finalmente, su fragmentación, cuando el impacto no tiene una traducción directa en la calidad del hábitat sino en la extensión inicial del mismo (como ha ocurrido por ejemplo con la laurisilva tinerfeña) que conlleva un aumento del efecto de borde (ver capítulo de Delgado *et al.*), disminuyendo el área del ecosistema original no afectado por la matriz que le rodea, hasta la inevitable extinción de las especies territorialmente más exigentes que pudieron sobrevivir inicialmente en alguno de los fragmentos.

La caza ha sido otra actividad humana que ha acabado con algunos de los tesoros insulares más llamativos. Hoy se cree que tras la llegada de los humanos a las islas han desaparecido unas 3.000 especies de aves y unas 200 de mamíferos endémicos (Steadman 1995, Alcover *et al.* 1998). La escasez de proteínas propia de los ambientes insulares llevó a los indígenas neolíticos que las colonizaron a extinguir a muchísimas especies que incorporaron a su dieta (moas neozelandesas, aves elefante de Madagascar, ratas gigantes de Canarias, tal vez más de un centenar de especie de rápidos apteros de Polinesia, etc.). Este fue también el caso de los hambrientos circunnavegantes europeos de los siglos XVI, XVII y XVIII, que tras recalar en islas perdidas se aprovisionaban de carne fresca hasta el exterminio de las especies afectadas (dodo de Mauricio, solitarios de Reunión y Rodrigues, tortugas gigantes de Seychelles, focas de las islas subantárticas, etc.). Finalmente, también se ha especulado acerca del rol, que el afán de algunos coleccionistas por poseer ejemplares de extrañas especies insulares, ha podido jugar en acelerar algunas extinciones.

Las comunidades insulares constituyen también lugares especialmente vulnerables a los efectos de la introducción antrópica de especies exóti-

cas, sobre todo cuando estas comunidades han sido alteradas previamente en mayor o menor medida. Por ello, son lugares magníficos en los que analizar los mecanismos implicados en la disminución, y eventual extinción, de las poblaciones de especies nativas a manos de las invasoras (ver capítulo de Hulme). Éstas pueden penetrar, intervenir e interferir en la dinámica natural de poblaciones, comunidades y ecosistemas, originando o favoreciendo procesos que afectan a las especies nativas, que eventualmente pueden llegar a extinguirlas, como:

a) *La competencia*, especialmente cuando la especie introducida aporta a la comunidad algún elemento, desconocido por las especies nativas que serán desplazadas y eventualmente extinguidas, que le otorgue ventaja competitiva, como por ejemplo la vía fotosintética *Crassulacean Acid Metabolism* (CAM) que facilita la fotosíntesis en ambiente de estrés hídrico y que ha sido utilizado exitosamente por las invasoras *Opuntia* en ambientes subdesérticos lejos de América, su lugar de procedencia.

b) *La herbivoría*, sobre todo cuando la flora insular ha evolucionado en ausencia de grandes herbívoros, careciendo por lo tanto de mecanismos de defensa ante ellos propios de los continentes, como la toxicidad en las hojas, las espinas, el tomento, etc. La pronta introducción por parte de colonizadores neolíticos (Baleares, Canarias, Polinesia) o posteriormente por los europeos en islas nunca habitadas (Santa Helena, Madeira, Azores, Galápagos, etc.) de grandes herbívoros como las cabras o cerdos, y en menor medida conejos, produjo un impacto sobre la flora insular nativa indudablemente traducible en extinciones, por ejemplo, la pérdida de los girasoles arbóreos endémicos de Santa Helena, que alimentaron a las cabras introducidas en dicha isla.

c) *La depredación*, sobre todo por parte de ratas, gatos, mangostas o serpientes introducidos que se alimentan de la fauna endémica, que no teme y adolece de un comportamiento huidizo ante los depredadores, por haber evolucionado sin la presencia de éstos, que ha dado lugar a no pocas pérdidas de biodiversidad insulares. Sirvan para ilustrar este apartado el tristemente famoso caso del chochín aptero de la isla de Stephen, simultáneamente conocido para la ciencia y extinguido a garras del gato del farero, o las siete especies de aves endémicas de Guam exterminadas por la introducción en esta isla de la boa marrón de las islas Solomon (*Boiga irregularis*).

d) *La introducción de parásitos, enfermedades y de sus vectores* (viruela aviar, malaria aviar, mosquitos) desconocidos en las islas y que diezman la biota nativa. Esta fue la causa de la extinción de varias especies de mieleros de Hawai por la introducción de larvas de mosquito en el agua dulce que traían los barcos.

e) *La introgresión genética* de congéneres próximos a las especies endémicas que aún no han consolidado su aislamiento reproductivo respecto a aquéllas. En Canarias, este es el caso de *Phoenix dactylifera* sobre *P. canariensis*, que ha dado lugar a poblaciones híbridas que ponen en peligro la supervivencia de la palmera canaria, o al parecer también de *Arbutus unedo* sobre *A. canariensis*.

f) *La disrupción de mutualismos de polinización o dispersión* consolidados en las islas por la interferencia que especies introducidas de polinizadores (como *Apis mellifera* en muchas islas) o dispersores (como *Zoosterops japonica* en Hawái) ejercen sobre los nativos, o también por plantas introducidas que compiten con las nativas por los servicios de estos polinizadores o dispersores insulares (ver el capítulo de Traveset & Santamaría).

g) *Los efectos sinérgicos de especies introducidas*, que se apoyan mutuamente para aumentar sus rangos de distribución y tamaños de poblaciones, como ocurre con el papel que juegan los cerdos salvajes y algunas herbáceas introducidas en Hawái, en donde los primeros, al alimentarse de las trufas rompen la estructura de los suelos nativos y favorecen el avance de las introducidas.

h) *Los cambios en balances energéticos o de materiales*, especialmente cuando la especie introducida presenta una característica que le trasciende y amplifica su impacto al conjunto del ecosistema, como puede ser la capacidad de fijar nitrógeno. Este es el conocido caso de la faya (*Myrica faya*), árbol de origen macaronésico introducido en Hawái con fines forestales y que ha cuadruplicado la disponibilidad de nitrógeno en los suelos forestales (Vitousek & Walker 1989), lo que ha favorecido no sólo su persistencia (hasta convertirse en la peor plaga vegetal), sino la entrada de herbáceas continentales que desplazan competitivamente a las herbáceas hawaianas incapaces de competir con ellas en el nuevo marco de recursos de nitrógeno.

Finalmente, se hace necesario comentar que las extinciones de especies desencadenan nuevas extinciones, sobre todo cuando por el aislamiento duradero que acontece en las islas unas están perfectamente adaptadas a las otras. Así por ejemplo, la pérdida de un polinizador especializado puede llevar a la pérdida de la planta que poliniza, la de ésta a la de algún herbívoro que se alimenta exclusivamente de dicha especie y la del herbívoro a la de un carnívoro exclusivo, por no contar a los diferentes parásitos exclusivos de cada una de dichas especies. A este proceso de extinciones concatenadas se le conoce como cascada trófica (Quammen 1996).

Referencias

- ALCOVER, J.A., SANS, A. & PALMER, M. 1998. The Extent of Extinctions of Mammals on Islands. *Journal of Biogeography* 25: 913-918.
- BERRY, R.J. 1992. The significance of island biotas. *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 3-12.
- BLONDEL, J. 1986. *Biogeographie Evolutive*. Masson, Paris.
- BÖHLE, U.R., HILGER, H.H. & MARTIN, W.F. 1996. Island colonization and evolution of the woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 93: 11740-11745.
- BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Boston.
- CARLQUIST, S. 1974. *Island Biology*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- CARLQUIST, S. 1980. *Hawaii. A natural History*. National Tropical Botanical Garden, La-wai.
- CARLQUIST, S. 1995. Introduction. En: Wagner, W.J. & Funk, V.A. (ed.). *Hawaiian Biogeography. Evolution on a hot spot archipelago*. pp. 1-13. Smithsonian Institution Press, Washington.
- CASE, T. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59: 1-18.
- CRONK, Q. 1992. Relict flora of the Atlantic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 91-103.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & MARTÍN-ESQUIVEL, J.L. 2001. Las islas como experimentos de laboratorio. En: Fernández-Palacios, J.M. & Martín Esquivel, J.L. (eds.). *Naturaleza de las islas canarias. Ecología y conservación*. pp. 39-44. Turquesa Ediciones, Santa Cruz de Tenerife.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 1999. El marco ecológico de las Islas Canarias. En: Fernández-Palacios, J.M., Bacallado, J.J. & Belmonte, J.A. (eds.) 1999. *Ecología y Cultura en Canarias*. Museo de la Ciencia y el Cosmos, S.C. de Tenerife. pp: 83-105.
- FRIDRIKSSON, S. 1975. *Surtsey: Evolution of life on a volcanic island*. Butterworths, Londres.
- GORMAN, M. 1979. *Island Ecology*. Chapman & Hall, Londres.
- GRANT, P.R. 1998. Pattern on islands and microevolution. En: Grant, P.R. (ed.). *Evolution on Islands*. pp. 1-17. Oxford Univ. Press, Oxford.
- GRANT, P.R. & GRANT, B.R. 1989. Sympatric speciation and Darwin's finches. In: Otte, D. & Endler, J.A. (eds.). *Speciation and its consequences*. pp. 433-457. Sinauer, Sunderland.
- GREENSLADE, P.J.M. 1968. Islands patterns in the Solomon Islands bird fauna. *Evolution* 22: 751-761.
- GROOMBRIDGE, B. (ed.). 1992. *Global biodiversity: status of the Earth's living resources*. World Conservation Monitoring Centre. Chapman & Hall, Londres.
- GROOMBRIDGE, B. & JENKINS, M.D. 2002. *World atlas of Biodiversity*. UNEP World Conservation Monitoring Centre. Univ. California Press. Berkeley.
- HANSKI, I.A. & SIMBERLOFF, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. En: Hanski, I.A. & Gilpin, M.E. (eds.). 1997. *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*. pp. 5-26. Academic Press, San Diego.
- HANSKI, I.A. & GILPIN, M.E. 1991. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. En: Gilpin, M.E. & Hanski, I.A. (eds.). *Metapopulation Dynamics. Empirical and theoretical investigations*. pp. 3-16. Academic Press, Londres.

- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237-240.
- LOMOLINO, M.V. 1985. Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *The American Naturalist* 125: 310-316.
- LOMOLINO, M.V. 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9: 1-6.
- MAJOR, J. 1988. Endemism: a botanical perspective. En: Myers, A.A. & Giller, P.S. (eds.). *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. pp.117-146. Chapman & Hall, Londres.
- MARTÍN-ESQUIVEL, J.L., FERNÁNDEZ BISSON, P. & ARECHAULETA, M. 2001. El banco de datos de biodiversidad. En: Fernández-Palacios, J.M. & Martín Esquivel, J.L. (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. pp: 415-420. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- MAYR, E. 1967. The challenge of islands fauna. *Australian Natural History* 15: 359-374.
- MCARTHUR, R. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MITTERMEIER, R.A., MYERS, N. & MITTERMEIER, C.G. 1999. *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Conservation International, Washington D.C.
- MYERS, N. 1990. The biodiversity challenge: Expanded hotspots analysis. *Environmentalist* 10: 243-256.
- PIELOU, E.C. 1979. *Biogeography*. Wiley, Nueva York.
- QUAMMEN, D. 1996. *The song of the dodo. Island Biogeography in an age of extinctions*. Pimlico, Londres.
- PRIMAC, R.B. & ROS, J.D. 2002. *Introducción a la Biología de la Conservación*. Ariel, Barcelona.
- RICKLEFS, R.E. & COX, G.W. 1972. Taxon cycles of West Indian avifauna. *American Naturalist* 106: 295-319.
- RICKLEFS, R.E. & COX, G.W. 1978. Stage of taxon cycle, habitat distribution, and population density in the avifauna of the West Indies. *American Naturalist* 112: 875-895.
- RODRÍGUEZ DE LA FUENTE, F. 1980. *Fauna*. Salvat, Barcelona.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ROUGHGARDEN, J. & PACALA, S. 1989. Taxon cycle among *Anolis* lizard populations: Review of the evidence. En: Otte, D. & Endler, J. (eds.). *Speciation and its consequences*. pp. 403-442. Sinauer, Sunderland.
- STEADMAN, D.W. 1995. Prehistoric Extinctions of Pacific Island Birds: Biodiversity Meets Zooarchaeology. *Science* 267: 1123-1131.
- SUNDING, P. 1979. Origins of the Macaronesia flora. En: Bramwell, D. (ed.) *Plants and Islands*. pp 13-40. Academic Press, Londres.
- THORNTON, I. 1997. *Krakatau: The destruction and reassembly of an island ecosystem*. Harvard Univ. Press, Harvard.
- THORNTON (ed.). 2001. Long Island, Papua New Guinea: a nested pair of colonization sequences. *Journal of Biogeography* 28: 1299-1446.
- TRAVESSET, A. 2001. Ecología reproductiva e insularidad. En: Zamora, R & Puignaire, F.I. (eds.). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas & Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada.

- VITOUSEK, P.M. & WALKER, L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: Plant demography, Nitrogen fixation, Ecosystems effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- WHITTAKER, R.J., BUSH, M.B. & RICHARDS, K. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs*, 59: 59-123.
- WHITTAKER, R.J. 1998. Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation. Oxford Univ. Press, Oxford.
- WILSON, E.O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* 95: 169-193.