

MAKARONESIA

Boletín de la Asociación Amigos del Museo de la Naturaleza y el Hombre

La gran sabana
del este de África

Las islas atlánticas
sur y centroccidentales
en la filatelia

Primera parte:
la Macaronesia

Una aproximación a la historia
de la laurisilva
macaronésica

Conversación con
Jesús Bravo
Bethencourt



MAKARONESIA

Boletín de la Asociación
Amigos del Museo de la Naturaleza y el Hombre



Cascada de Caldeirão Verde (Isla de Madeira) / © Rubén Barone

Una aproximación a la historia de la laurisilva macaronésica

José María Fernández-Palacios

(Catedrático de Ecología. Grupo de Ecología y Biogeografía Insular, Universidad de La Laguna)

Fotos: Rubén Barone

INTRODUCCIÓN

El Terciario, periodo que transcurrió entre 65 y 2,6 millones de años antes del presente (en adelante Ma BP, del inglés *Before Present*, en realidad referido a 1950), estuvo caracterizado en Europa central y meridional, así como en el norte de África, por la influencia de la gran corriente marina cálida circum-ecuatorial, que fluía del océano Índico al Atlántico a través del mar de Tethys, precursor del actual mar Mediterráneo.

Esta benigna influencia posibilitó la existencia de altas temperaturas y lluvias monzónicas en Europa meridional, que de facto era en aquel entonces un conjunto de grandes islas dispersas en el seno del mar de Tethys (figura 1), que propiciaron el desarrollo de un clima

tropical (Mai, 1989, 1991). En aquel entonces el cálido clima impedía la existencia de hielo en los polos, permitiendo que al comienzo del Terciario el Planeta tuviera un nivel del mar superior en unos 80 m al actual, posibilitando con ello la formación de mares epicontinentales (mares que se disponen sobre los continentes). Entre ellos destacaban el corredor marino de Turgai, que conectó los mares de Tethys y



Figura 1. Europa en el Paleoceno. (Fuente: Uriarte, 2003).



Junto con las tres especies de cresta de gallo canarias (*Isoplexis canariensis*, *I. chalcantha* e *I. isabelliana*), este bello endemismo recogido en la foto, *Isoplexis sceptrum*, propio de la laurisilva de Madeira, completa dicho género endémico de la Macaronesia.



Figura 2. Distribución mundial de la *Geoflora Paleotropical* a comienzos del Terciario. (Fuente: Barrón, 2003).

Paratethys (este último dispuesto al noreste del Tethys, incluyendo cuencas someras desde los Alpes hasta los actuales mares Negro, Caspio y de Aral) con el océano Ártico.

Una situación similar se daba en Norteamérica con la existencia del Gran Mar Interior, que conectaba el golfo de México con el océano Ártico. La existencia de estos corredores marinos, junto a la disponibilidad de puentes continentales como el Puente Continental del Atlántico Norte, que unió Europa con Norteamérica vía Escocia, Islandia (aunque solo a partir de su aparición hace unos 15 Ma) y Groenlandia, o el Puente Continental de Bering, que conectó Asia y América occidental a través del extremo oriental de Siberia y Alaska, posibilitó la existencia de relaciones florísticas que desde nuestra perspectiva actual nos parecerían extrañas. Por ejemplo, Europa estaba florísticamente más próxima a la Norteamérica atlántica que a Asia occidental, compartiendo el tipo polínico de *Normapolles*, mientras que las floras de Asia y Norteamérica pacíficas compartieron el tipo polínico de *Aquila-pollenites* (Barrón, 2003; Barrón & Peyrot, 2006).

Durante prácticamente todo el Terciario hasta la irrupción de los ciclos glaciales, acae-

cida a finales del Plioceno, hace unos 2,6 Ma BP, cuando comienza el periodo Cuaternario, la península ibérica, al igual que el resto de la cuenca del Mediterráneo, Asia meridional y el sur del continente norteamericano, estuvo poblada por un bosque de claras afinidades tropicales, la hoy en día denominada *Geoflora Paleotropical* (Mai, 1989, 1991; Barrón, 2003) (figura 2), en la que diferentes especies arbóreas de hoja frondosa y perenne dominaron las comunidades forestales, en cuyos sotobosques prosperaban los helechos. Testigo de este pasado más exuberante son numerosos yacimientos fósiles que abarcan todo el Terciario y que se encuentran dispersos desde la península ibérica hasta el Cáucaso, algunos de los cuales se resumen en la tabla I. En todos ellos, las lauráceas (géneros *Cinnamomum*, *Litsea*, *Neolitsea*, *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Persea*, *Laurus*, *Ocotea* y *Apollonias*), dominan la composición de estos bosques paleotropicales, también participados por fagáceas (*Quercus* y *Castanopsis*), teáceas (*Visnea*), arecáceas (*Phoenix*, *Chamaerops* y *Sabal*), juglandáceas, etc., o helechos (*Culcita*, *Woodwardia*, *Dryopteris*, *Osmunda*, *Trichomanes*, *Davallia*, *Diplazium* e *Hymenophyllum*) (Barrón, 2003) (figura 3).

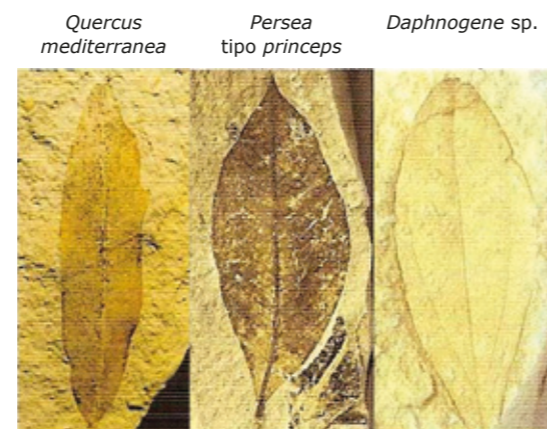


Figura 3. Algunas improntas de hojas fósiles de los bosques paleotropicales en el Mediterráneo occidental. (Fuente: Barrón, 2003).



Recientemente segregado de las poblaciones de Madeira y Canarias, que pasaron a denominarse *Laurus novocanariensis*, el laurel de las Azores (*Laurus azorica*), en la foto, se diferencia del primero por poseer un porte menor y hojas más coriáceas y redondeadas.



El sanguinho (*Frangula azorica*), bello endemismo azorero integrante de la laurisilva bien conservada, es la especie vicariante del sanguino de Madeira y de Canarias (*Rhamnus glandulosa*) en Azores.



El zimbro o cedro do mato (*Juniperus brevifolia*) es tal vez, por su carácter generalista, la especie arbórea más importante de la vegetación azoreña, participando casi siempre (y dominando muchas veces) en las formaciones forestales, desde las costas hasta las cumbres insulares. En la foto, varios ejemplares de zimbro junto a una lagoa en la isla de Pico.



La sierra de Tronqueira, en la isla de San Miguel, alberga uno de los escasos restos bien conservados de la laurisilva azoreña. En la actualidad es objeto de un intenso proyecto de restauración ecológica financiado por la Unión Europea.

| Localidad | Edad (millones de años BP) | Especies |
|-------------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Gelinden, Bélgica | Paleoceno (65-56) | Lauráceas (<i>Cinnamomum</i> , <i>Litsea</i> , <i>Neolitsea</i> , <i>Persea</i> , <i>Laurus</i>), fagáceas (<i>Quercus</i> , <i>Castanopsis</i>), teáceas (<i>Visnea</i>), arecáceas (<i>Phoenix</i> , <i>Chamaerops</i> , <i>Sabal</i>) |
| Cervera, Cataluña | Oligoceno (35-29) | 17 especies de lauráceas |
| Izarra, País Vasco | Mioceno Inferior (23-11) | Lauráceas (<i>Daphnogene</i> , <i>Laurophyllum</i>), <i>Myrica</i> , <i>Juglans</i> , <i>Quercus</i> , <i>Byttneriophyllum</i> , |
| Moruelos, Aragón | Mioceno Inferior (23-11) | <i>Laurophyllum</i> , <i>Daphnogene</i> , <i>Neolitsea</i> |
| Cerdaña, Lleida | Mioceno Superior (11-5) | <i>Persea princeps</i> , <i>Daphnogene</i> , <i>Laurophyllum</i> , <i>Ocotea</i> , myrsináceas, <i>Quercus drimeja</i> , <i>Quercus mediterranea</i> |
| Macizo Central, Francia | Plioceno (5-2,6) | <i>Ocotea</i> , <i>Laurus</i> , <i>Apollonias</i> , <i>Glyptostrobus</i> , <i>Liriodendron</i> , |
| Baja Cataluña | Plioceno (5-2,6) | <i>Laurus</i> , <i>Persea</i> , <i>Cinnamomum</i> , <i>Benzoin</i> , <i>Quercus laurófilos</i> |

Tabla I. Algunos fósiles de especies de bosques paleotropicales en Europa occidental. (Fuente: Barrón, 2003).

LAS LAURÁCEAS

Las lauráceas forman una extensa familia de plantas leñosas (con la excepción del parásito herbáceo *Cassytha*), que comprende cerca de 50 géneros y unas 2.500-3.000 especies (Rohwer, 1993) distribuidos a través de latitudes tropicales y subtropicales fundamentalmente en Sudamérica, Madagascar y Australasia. De acuerdo con la evidencia fósil, la familia apareció en el Cretácico medio (101-90 Ma BP), aunque los antecesores de las especies actualmente presentes en el Mediterráneo (*Laurus nobilis*) y en la Macaronesia (*Laurus azorica*, *L. novocanariensis*, *Apollonias barbuiana*, *Persea indica* y *Ocotea foetens*) solo aparecen en Laurasia (antiguo supercontinente septentrional que incluyó a Norteamérica y Eurasia) a partir del Eoceno

(56-34 Ma BP), posiblemente procedentes de África, desde donde habrían llegado cruzando un mar de Tethys rico en islas (Chanderbali *et al.*, 2001). Hoy en día las lauráceas muestran un complejo patrón de distribución alrededor del planeta, con una repartición importante en América y Asia y la presencia de pocos elementos africanos, lo que señala hacia una expansión desde Laurasia con una subsecuente diversificación en América tropical.

EL DETERIORO CLIMÁTICO DEL TERCIARIO

A partir del denominado máximo térmico Paleoceno-Eoceno (MTPE), que ocurrió hace unos 56 Ma BP, cuando el planeta alcanzó tales temperaturas que posibilitaron la existencia

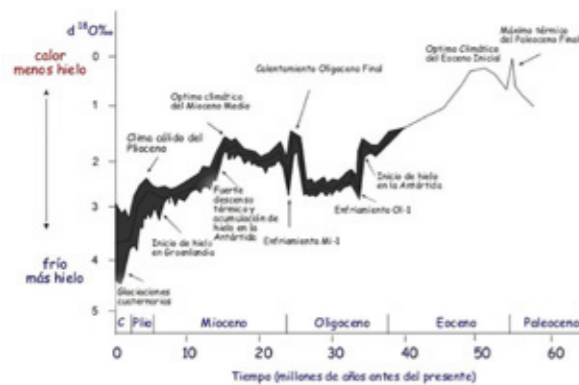


Figura 4. Evolución de la temperatura del Planeta durante el periodo Terciario y Cuaternario. (Fuente: Uriarte, 2003).

en los polos de bosques tropicales caducifolios (debido al estrés lumínico de la noche polar), comenzaron a producirse diferentes procesos tectónicos de escala global que crearon las condiciones para que se desencadenase un progresivo deterioro climático, que alcanzó su cénit en el último máximo glacial, hace tan solo 18.000 años (Willis & McElwain, 2002; Uriarte, 2003) (figura 4). Entre estos eventos, cinco son cruciales para entender el deterioro climático del Terciario, que, por orden cronológico, son:

i) el levantamiento tectónico de la cordillera del Himalaya y de la meseta tibetana, hecho que ocurrió hace unos 55-45 Ma BP, a raíz del choque con Eurasia del fragmento continental indio, que se había desgajado hace 80 Ma de Gondwana (antiguo supercontinente austral, que incluyó lo que hoy conocemos como Sudamérica, África, Antártida, Australia, India, Madagascar, Nueva Zelanda y Nueva Caledonia). Este levantamiento, que aún continúa, impidió a partir de ese momento el escape hacia el sur de las masas de aire frío siberiano;

ii) la apertura del pasaje de Drake (45-29 Ma BP), que acabó con la conexión terrestre de la península antártica con Patagonia y desencadenó el aislamiento, aún vigente, de la Antártida, a raíz de la formación de la corriente marina circumpolar que rodea este continente en senti-

do horario, impidiendo su contacto con las cálidas aguas tropicales, hecho que forzó su congelación y, consecuentemente, la disminución del nivel del mar, lo que supuso la desaparición de los mares epicontinentales;

iii) la colisión hace unos 19-12 Ma BP de las placas turcas y arábiga, cerrando el mar de Tethys por su terminación oriental, y con ello, la conexión Índico-Atlántico. Este evento de hecho constituyó el nacimiento del mar Mediterráneo y el fin de la corriente marina cálida circum-ecuatorial, que, en su camino hacia el oeste, tuvo que buscar una nueva ruta bordeando el cabo de Buena Esperanza;

iv) el cierre del estrecho de Gibraltar, acaecido hace unos 6 Ma BP, desencadenando la crisis de Messina, que implicó varios ciclos consecutivos de vaciamiento y relleno del mar Mediterráneo que afectaron significativamente al clima de Europa y norte de África, disparando la desertización del Sáhara; y por último,

v) el cierre definitivo del canal de Panamá, culminado hace apenas 2,5 Ma BP, aunque comenzara hace más de 10 Ma BP. El cierre de Panamá desvió las cálidas aguas del golfo de México, que hasta ese entonces entraban en el Pacífico, hacia el Atlántico Norte, hecho que desencadenó la irrupción de los ciclos glaciales del Pleistoceno, así como la aparición del clima mediterráneo y del bioma forestal a este clima asociado, los bosques esclerófilos mediterráneos.

Este deterioro climático puede caracterizarse por un descenso paulatino de las temperaturas y de las precipitaciones (Uriarte, 2003), que además perdieron su carácter estival monzónico para centrarse mayoritariamente entre el otoño y la primavera. Ello forzó la progresiva sustitución de la *Geoflora Paleotropical* por la *Geoflora Arcto-Terciaria*, distribuida más al norte, el ancestro de los actuales bosques caducifolios holárticos. El impacto global que sufrió la *Geoflora Paleotro-*

pical, debida al cambio climático, fue especialmente intenso en Europa, debido a la disposición longitudinal de sus accidentes geográficos más importantes (Alpes, Pirineos, Cáucaso o el propio mar Mediterráneo), que actuaron como obstáculos a la dispersión latitudinal de las especies siguiendo los cambios climáticos, en claro contraste con lo que ocurrió en Norteamérica, debido a la distribución latitudinal de las montañas Rocosas y los Apalaches o en Asia Oriental, que dispuso de un corredor al este del Himalaya desde Corea a Indonesia. Estas circunstancias geográficas tuvieron como consecuencia una tasa mucho más elevada de extinciones en el seno de la *Geoflora Paleotropical* europea que en el resto del Reino Holártico. De hecho, los refugios de este singular paleobioma se circunscriben en la actualidad a Asia suroriental, a algunas islas japonesas y a la península anatólica, en Asia, a Florida y los Apalaches en Norteamérica (Milne,

2006), por únicamente los archipiélagos macaronésicos para la geoflora europea. Dentro de Europa Iberia fue su último refugio, persistiendo aquí, aunque empobrecida, hasta el final del Plioceno (edad Piacenziense, 3,5-2,6 Ma BP). Los restos fósiles más recientes los constituyen improntas foliares de algunos géneros de lauráceas (*Apollonias*, *Cinnamomum*, *Daphnogene*, *Lindera*, *Ocotea*, *Persea* y *Sassafras*) que datan de este momento (Postigo Mijarra *et al.*, 2009).

RESPUESTA DE LA FLORA INTEGRANTE DE LA LAURISILVA AL DETERIORO CLIMÁTICO DE IBERIA

Como hemos visto, el deterioro climático afectó de una manera intensa a la península ibérica y a su paleoflora, lo que se tradujo en una progresiva sustitución de la misma, primero por

La laurisilva azoreña puede llegar a crecer junto a la costa, como ocurre en el Caldeirão do Inferno - Monte da Guia, en la isla de Faial (en la foto), donde un brezal de *Erica azorica*, en el que participan algunas fayas (*Morella faya*), domina la vegetación costera.





La laurisilva de Fanal, en Madeira, se caracteriza por la abundancia de tiles (*Ocotea foetens*), paleoendemismo compartido por Canarias y Madeira, que caracteriza a las manchas mejor conservadas de las facies más húmedas de este ecosistema en ambos archipiélagos.

la flora Arcto-Terciaria de distribución septentrional (Europa central, islas Británicas, Escandinavia) y posteriormente, a raíz de la aparición del clima mediterráneo al comienzo del Pleistoceno, por la vegetación esclerófila mediterránea.

En este contexto, las opciones que tuvieron las especies integrantes de la flora Paleotropical ante el progresivo deterioro climático fueron las siguientes (Benito Garzón & Sainz Ollero, 2002):

a) Una progresiva adaptación al clima mediterráneo, caracterizado por inviernos frescos (o incluso fríos) y húmedos y por veranos cálidos y secos, hecho que implicó adquirir la capacidad de resistir dos tipos diferentes de estrés en un corto período de tiempo, el estrés hídrico del verano y el térmico del invierno. Algunas especies, como *Arbutus unedo*, *Rhamnus alaternus*, *Viburnum tinus* o *Phillyrea angustifolia*, hoy en día miembros de los bosques mediterráneos, parecen haber optado por esta solución.

b) La supervivencia en refugios ibéricos caracterizados por una importante precipitación anual (sierras Penibéticas, Sistema Central, costas gallegas y cantábricas) o por la alta disponibilidad hídrica, como en las cuencas de ríos o arroyos (Tajo, Guadiana), en donde poder contrarrestar la sequía estival del clima mediterráneo. Algunas especies arbóreas o arborescentes como *Laurus nobilis*, *Prunus lusitanica* y *Tetraclinis articulata*, arbustos como *Rhododendron ponticum* o helechos como *Culcita macrocarpa*, *Davallia canariensis*, *Diplazium caudatum*, *Dryopteris guanchica*, *Hymenophyllum tunbri-gense*, *Trichomanes speciosum* o *Woodwardia radicans* parecen haber optado por esta opción.

Muchas de estas especies también habitan o han habitado las islas macaronésicas, en donde el impacto del deterioro climático fue mucho menor. Las referidas constituyen el denominado elemento florístico Ibero-Macaronésico.

c) Extinción en Iberia pero supervivencia en Macaronesia, lugar en donde ya se hallaban presentes antes del comienzo del Pleistoceno, y donde la flora fue mucho menos afectada que en el continente por: i) el efecto atemperador del océano, ii) la posibilidad de la migración altitudinal y iii) la influencia del mar de nubes, que le proveyó de la necesaria disponibilidad hídrica estival. Entre las especies que siguieron este camino podríamos nombrar a árboles como *Apollonias*, *Ocotea*, *Persea*, *Picconia* o *Visnea*, todos ellos paleoendemismos canario-maderenses, amén de *Pleioimeris*, exclusivo de Canarias, o de *Clethra*, propio de Madeira (figura 5). De hecho, análisis filogenéticos recientes atestiguan la alta similitud que exhiben las poblaciones macaronésicas y marroquíes de *Laurus azorica* y *L. novocanariensis* con las ibéricas de *Laurus nobilis*, que resultan estar más emparentadas entre sí que las poblaciones ibéricas de *Laurus nobilis* con las italianas, griegas o turcas de la misma especie (Arroyo-García *et al.*, 2001; Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2008). Debido a ello, y conociendo el poder de dispersión a larga distancia de que hacen gala las lauráceas (no en vano han sido capaces de colonizar las islas macaronésicas), no podemos descartar que al menos para algunos taxones la región macaronésica haya podido servir de refugio Pleistocénico, desde donde poder volver a recolonizar la península ibérica (Laenen *et al.*, 2010).

d) Imposibilidad de sobrevivir tanto en Iberia como en Macaronesia, en donde probablemente nunca estuvieron presentes por su incapacidad para cruzar brazos de mar de cierta importancia. Sin embargo, estas especies sí pudieron persistir en otros refugios terciarios como Los Apalaches (*Carya* y *Magnolia*), Asia suroriental (*Cinnamomum*, *Carpinus*, *Juglans* y *Zelkova*) o en ambas áreas simultáneamente (*Liquidambar* y *Liriodendron*), dando lugar a unas interesantísimas distribuciones disjuntas asiáti-



Entre las excelentes manifestaciones de laurisilva presentes en la isla de Madeira destaca la mancha de Caldeirão Verde, con su famosa cascada en la foto, a donde se llega a través de una levada (atarjea) a lo largo de la cual podemos encontrar los elementos más exigentes de esta formación vegetal.



El sanguino (*Rhamnus glandulosa*) es un esbelto paleoendemismo arbóreo compartido por los archipiélagos de Madeira y Canarias. Sus frutos constituyen uno de los alimentos favoritos de las palomas endémicas de la Macaronesia.



El árbol de Santa María (*Clethra arborea*) es un bellissimo endemismo de la laurisilva de Madeira, que en el pasado fue citado, probablemente de forma errónea, para la isla de Tenerife.

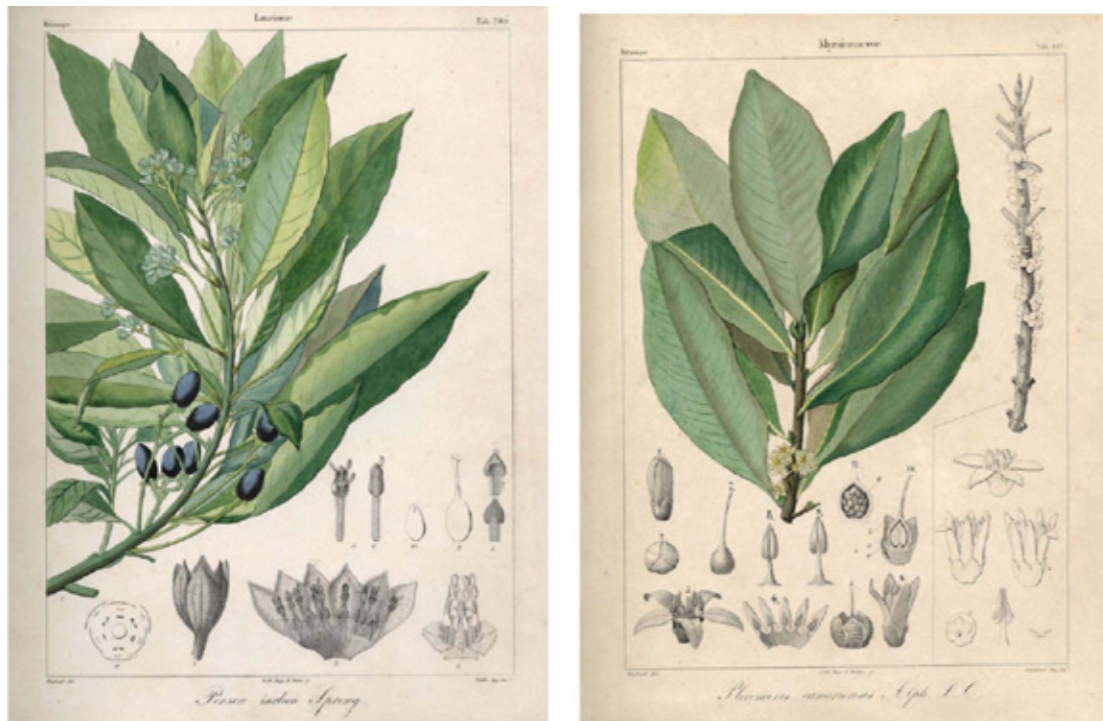


Figura 5. Dos ejemplos de paleoendemismos macaronésicos arbóreos: *Persea indica* (izquierda) y *Pleiomeris canariensis*. (Fuente: láminas de Philip Barker Webb & Sabin Berthelot, 1836).

co-americanas (Axelrod, 1975); y por último, e) Extinción global al no poder sobrevivir en ningún lugar, como ocurrió con lauráceas de los géneros *Daphnogene* y *Laurophyllum* o con *Quercus* de hoja lauroide (*Q. mediterranea* y aliados) (figura 3).

LOS YACIMIENTOS DE LAURISILVA EN LA MACARONESIA

Debido a la propia naturaleza volcánica de las islas atlánticas, los yacimientos de laurisilva fósil son escasísimos, hasta el punto de que

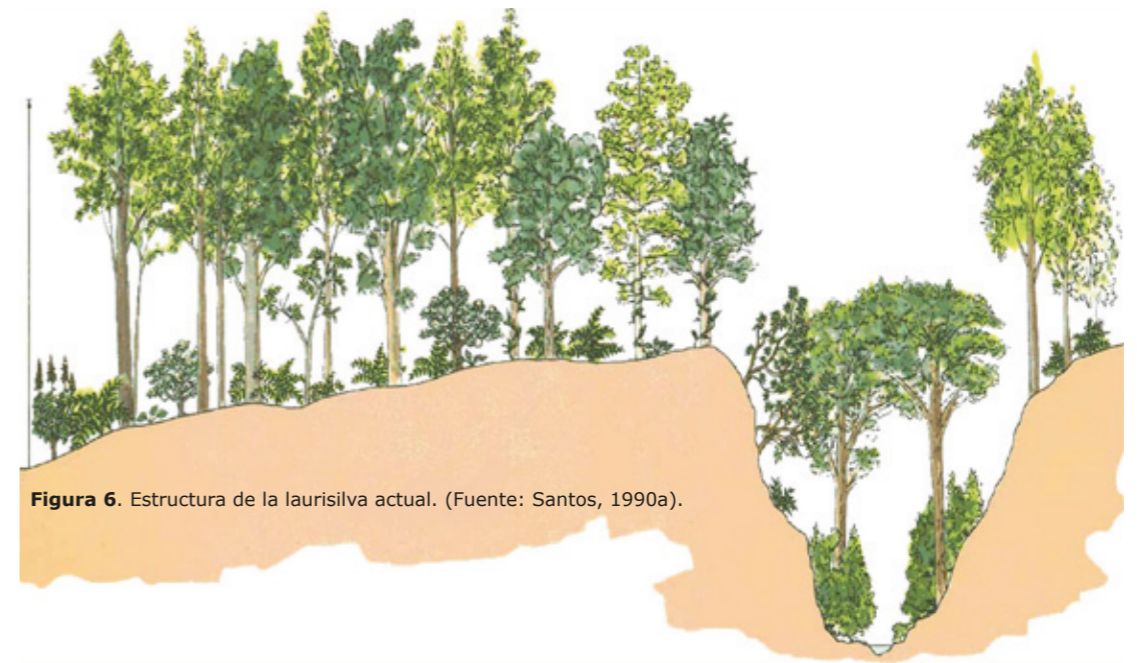


Figura 6. Estructura de la laurisilva actual. (Fuente: Santos, 1990a).

apenas se conocen algunos. El más importante analizado hasta ahora es el yacimiento Plio-Pleistocénico de São Jorge, de 2 Ma de antigüedad, en Madeira (Heer, 1855), en el que aparecen diferentes especies de la laurisilva, muchas de ellas aún presentes en la Macaronesia, tanto helechos (*Osmunda regalis*, *Trichomanes speciosum*, *Asplenium marinum*, *Woodwardia radicans*, *Davallia canariensis* y *Pteridium aquilinum*) como árboles y arbustos (*Morella faya*, *Laurus azorica*, *Rosa canina*, *Myrtus communis*, *Clethra arborea*, *Erica arborea*, *Vaccinium padifolium* y *Frangula azorica*—esta última presente en Azores y extinta en Madeira—), pero otras ya extinguidas (*Ilex hartungi*, *Ulmus minor*, *Corylus australis* y *Pistacia phaecum*). No obstante, la identificación de las especies de este yacimiento ha sido ampliamente criticada por inexacta (Góis Marques *et al.*, 2012), por lo que seguimos

teniendo al respecto más dudas que certezas.

Recientemente, en yacimientos del Plioceno grancanario (Anderson *et al.*, 2009) se detectó, junto a otras especies lauromorfas, el araar (*Tetraclinis articulata*), conífera abundante en el Magreb, pero en Europa exclusivamente restringida a las sierras de Málaga, Cartagena y a la isla de Malta, de la que jamás se había sospechado su presencia en la Macaronesia. Así mismo, de Nascimento *et al.* (2009) descubrieron carpe (*Carpinus betulus*) y un roble indeterminado (*Quercus* sp.), probablemente caducifolio, en polen fósil del Holoceno tardío de la laguna de Agüere, en Tenerife, con toda probabilidad extinguidos por la actividad de los aborígenes prehistóricos. Por último, se acaban de descubrir improntas de especies laurifolias (entre otras, probablemente *Persea*) asociadas a los sedimentos del Pleistoceno tardío (0,2 Ma) de la

caldera de Taburiente, probablemente cuando existía en ella un lago, antes de la formación del barranco de Las Angustias (Diario de Avisos, 20 de noviembre 2012).

APROXIMACIÓN A LA RECONSTRUCCIÓN DE LA COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LA LAURISILVA EN MACARONESIA

Con estas escasas evidencias en la mano, y con algo de imaginación, vamos a tratar de reconstruir lo que pudo haber sido la composición y distribución de la laurisilva macaronésica en el pasado remoto. La existencia de islas en esta región del Atlántico desde el comienzo del Terciario, que son en la actualidad montes submarinos, a una distancia relativamente corta de Iberia (Fernández-Palacios *et al.*, 2011), y la prevalen-

cia de la corriente marina circum-ecuatorial permitió que éstas se fueran poblando por las especies con mayor poder de dispersión de la *Geoflora Paleotropical* ibérica. El proceso de colonización de las islas recién emergidas se caracterizó muy probablemente por el empobrecimiento de dicha comunidad forestal, debido a la imposibilidad de que todas las especies presentes en el continente, por ejemplo, magnoliáceas, ebenáceas, arecáceas o *Quercus* perennifolios alcanzaran las islas (Barrón *et al.*, 2010), por lo que la laurisilva paleomacaronésica habría sido una versión empobrecida de la ibérica y de la norteafricana.

Además, según fueron emergiendo el resto de las islas paleomacaronésicas por la actividad de los puntos calientes madeirense y canario (Geldmacher *et al.*, 2001, 2005), se fueron localizando cada vez más alejadas

Los bosques de laurisilva de Madeira constituyen, junto con los del Parque Nacional de Garajonay en La Gomera, los restos mejor conservados de esta formación en la Macaronesia. En la foto, una vista de las cabeceras de los barrancos septentrionales de Madeira, que presentan una laurisilva exuberante, tomada desde la cumbre de la isla.

Vista hacia el este de las cumbres de Anaga, en Tenerife, con el pico de Chinobre al fondo. La laurisilva de este macizo, cuya extensión es mucho más reducida que las de La Gomera o Madeira, se encuentra en franca recuperación tras el abandono de la agricultura de medianías y presenta una diversidad de especies comparable a la de éstas.





La hija (*Prunus lusitanica*) es una de las pocas especies arbóreas presentes en los tres archipiélagos macaronésicos europeos que no se extinguió en Iberia, donde aún se le puede encontrar en las riberas de algunos ríos, que suplen con su aporte hídrico la sequía propia del verano mediterráneo.



El follao (*Viburnum rigidum*) es un arbusto arbóreo endémico de Canarias, que puede participar tanto en el sotobosque de laurisilva bien conservada como en la bóveda de comunidades de fayal-breza. Este género, curiosamente ausente de Madeira de forma natural, reaparece en Azores con el endemismo *Viburnum treleasei*.

de Iberia y del norte de África, por lo que el empobrecimiento habría ido en aumento a medida que se fueran colonizando las nuevas islas, bien desde el continente o desde las islas ya emergidas. Por lo tanto, cabría esperar que las islas paleomacaronésicas estuvieran pobladas por una formación de laurisilva depauperada con respecto a la continental y que ésta se fuera empobreciendo paulatinamente según nos adentráramos en el Atlántico.

En relación a la distribución de la laurisilva dentro de las islas, es necesario conocer que antes del establecimiento del clima mediterráneo en la zona, hace unos 2,6 Ma BP a raíz del comienzo de los ciclos glaciales, imperó en Macaronesia un clima tropical, caracterizado por temperaturas cálidas y abundantes lluvias durante todo el año (Meco, 2008). En estas circunstancias cabría esperar una distribución de la laurisilva en ambas vertientes insulares

(barlovento y sotavento), y con un rango de distribución altitudinal mucho más amplio que el actual, tanto hacia la costa como hacia la cumbre, pues el clima era más cálido y húmedo. Sin embargo, la aparición de fósiles de pinos muy antiguos en Gran Canaria, datados en 13 Ma BP (García-Talavera *et al.*, 1995), atestiguaría que por encima de la laurisilva existió un pinar de altura, como ocurre en la actualidad. Por su parte, la formación del bosque termófilo sería un proceso mucho más reciente, con la llegada de nuevas especies caracterizadas por su capacidad de soportar climas mediterráneos (rigor térmico en invierno e hídrico en verano), proceso que, de hecho, aún no habría concluido. De hecho, la mayoría de los árboles estructurantes del termófilo (sabina, almácigo, lentisco, etc.) no son endémicos, lo que hablaría a favor de una llegada a Canarias relativamente reciente.

EL REPLIEGUE DE LA LAURISILVA AL COMIENZO DEL CUATERNARIO (ÚLTIMOS 2,6 MA BP)

El deterioro climático del Plioceno y Pleistoceno, aunque mucho menos evidente en la Macaronesia que en el continente, tuvo que notarse en las islas, pues un cambio mucho menos marcado como fue la transición del período húmedo africano al árido Holoceno tardío, ocurrido hace 5.000 años, dejó su huella en el polen fósil del Garajonay (Nogué *et al.*, 2012). El deterioro climático, que como hemos visto culmina con el comienzo de la Edad del Hielo (Pleistoceno) y con la aparición del clima mediterráneo a él asociado, supuso sin duda también en Macaronesia el empobrecimiento progresivo de la laurisilva en especies y, sobre todo, en extensión, forzando a que la laurisilva tuviera que restringir su distribución altitudinal a la franja directamente influida por el mar de

nubes, es decir, en Canarias a las vertientes a barlovento de las islas altas, aproximadamente entre los 500 y los 1.200 m de altitud, en donde encontró el refugio adecuado para soportar el rigor hídrico del verano impuesto por el nuevo clima mediterráneo. Evidencias geomorfológicas sugieren que la laurisilva ha ocupado su rango actual de distribución altitudinal al menos desde el comienzo de la última glaciación pleistocénica y, posiblemente, mucho antes. Mientras que en altitudes más bajas tuvieron lugar importantes *debris flows* durante el Pleistoceno tardío, en el cinturón de la laurisilva solo ocurrieron movimientos de partículas finas, formándose horizontes húmicos entre los 40 y 11 Ka BP, indicación de la existencia de una densa vegetación durante todo este tiempo (Rohdenburg & Bork, 1979).

En definitiva, la concurrencia en las islas de un mar de nubes debido a los vientos alisios, el



Presentando la típica distribución canario-madeirense de la mayor parte de los paleoendemismos arbóreos que integran la laurisilva, la presencia del til (*Ocotea foetens*) en la comunidad forestal atestigua su buen estado de conservación.

efecto atemperador del océano y la importante altitud de las mismas, que posibilitaron la migración vertical o altitudinal como respuesta a los ciclos glaciales, ha favorecido su subsistencia en las islas actuales, pese a su mayoritaria desaparición en los continentes. Estas especies que tuvieron en el pasado una distribución más amplia y en la actualidad están restringidas a enclaves puntuales son denominadas paleoendemismos, elementos habituales en islas como las que integran la Macaronesia.

Este ecosistema forestal se extendía antes de la llegada de los humanos a Canarias de forma muy importante en las islas centrales y occidentales y, aunque solo puntualmente, podría estar asimismo presente en las cotas más altas de Lanzarote (riscos de Famara) y Fuerteventura (macizo de Jandía), como parecen atestiguar poblaciones relicticas de especies propias de este ecosistema que subsisten aún en ambas cumbres. Por su parte, antes de que los humanos llegaran a Azores o Madeira,

durante el siglo XV, el bosque de laureles ocupaba casi por completo de costa a cumbre las islas Azores, posiblemente con la excepción de las laderas del Pico, en la isla del mismo nombre, demasiado frías para esta formación. En la isla de Madeira, salvo las zonas costeras meridionales de la misma, en donde los bosques termófilos abundarían, la laurisilva dominó en todos los ámbitos, mientras que solo estaría puntualmente representada en las zonas más altas de Porto Santo y Deserta Grande.

En general, hoy se cree que la laurisilva pudo ocupar inmediatamente antes de la llegada de los humanos unas 100.000 ha en Canarias, frente a unas 60.000 Madeira y, tal vez, unas 200.000 en Azores, dando un total de 360.000 ha para el conjunto de los archipiélagos macaronésicos (tabla II). Su presencia se descarta para Salvajes, por su escasa altitud, mientras que muy probablemente se extinguiera en Cabo Verde, por la influencia que sobre estas islas tuvieron los procesos de desertización del Sáhara. Aun así, no podemos descartar que antes de la llegada de los humanos a Cabo Verde existieran algunos relictos de una laurisilva más térmofila en las

fachadas orientadas al norte de las islas altas de la cadena a barlovento, especialmente en Santo Antão y São Nicolau.

EL IMPACTO HUMANO EN LA LAURISILVA MACARONÉSICA

Tras la llegada de los primeros colonizadores a la Macaronesia los bosques de laureles fueron afectados de formas muy diferentes. En Canarias, el único archipiélago de la región que fue colonizado por aborígenes en algún momento del primer milenio antes de la era, el uso del fuego por parte de éstos, junto a la introducción de oviápidos y cerdos, tuvo un alto impacto en la vegetación, incluso suponiendo la extinción de algunas especies arbóreas probablemente integrantes de este bosque (de Nascimento *et al.*, 2009). Posteriormente, la llegada de los conquistadores castellanos con su modelo de desarrollo económico basado en la agricultura culminó con la desaparición de la mayor parte de la laurisilva, que solo pudo sobrevivir en las zonas de orografía más abrupta de las islas (Parsons, 1981). De esta forma, la laurisilva desapa-

El delfino (*Pleiomeris canariensis*), endemismo canario, es uno de los pocos árboles que la laurisilva de este archipiélago no comparte con la de Madeira, estando presente en Gran Canaria, Tenerife y, tal vez, La Gomera.



| Isla | Distribución holocena (Kha) | Distribución actual (Kha) | % restante |
|--------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------|
| Gran Canaria | 20 | 0,2 | 1 |
| Tenerife | 40 | 4 | 10 |
| La Palma | 20 | 6 | 30 |
| La Gomera | 9 | 4,6 | 52 |
| El Hierro | 6 | 2,5 | 42 |
| Canarias | 105 | 19 | 18 |
| Madeira | 60 | 15 | 25 |
| Azores | 200 | 6 | 3 |
| Macaronesia | 365 | 57,3 | 12,5 |

Tabla II. Distribución holocena y actual de la laurisilva macaronésica.



El bicarero (*Canarina canariensis*) es una hermosa campanulácea endémica de las islas Canarias, propia de los bosques de laurisilva, que tiene sus parientes más cercanos en las montañas del este africano.

reció casi por completo de Gran Canaria y fue reducida de forma muy significativa en el resto de las islas, con la excepción de La Gomera, en donde una fracción significativa de la extensión original del bosque se preserva aún en el Parque Nacional de Garajonay (figura 7).

En Azores, la llegada de los colonizadores flamencos y portugueses en el primer tercio del siglo XV supone la transformación de sus extensos bosques de laureles en tierras agrícolas y, sobre todo, en pastos, alteración culminada en el siglo pasado con la plantación por doquier de masas de *Cryptomeria japonica*, conífera introducida que sustenta la producción maderera, hoy en día uno de los pilares, junto con el ganado vacuno, de su economía. Estas transformaciones supusieron la destrucción casi completa de la original laurisilva azoreña, que en la actualidad apenas se conserva en fragmentos mínimos y muy degradados de las cumbres de San Mi-



El bosque de Las Vueltas de Taganana, en el macizo de Anaga (Tenerife), constituye uno de los relictos de laurisilva mejor conservados de esta isla.

guel (sierra de Tronqueira), Terceira (sierra de Santa Bárbara), Pico y Flores.

Afortunadamente, el impacto de la colonización portuguesa de Madeira, acaecida también a comienzos del siglo XV, no fue lo suficientemente grande como para destruir su magnífica laurisilva, y en la actualidad persisten espléndidas representaciones de este bosque en los barrancos y riscos de la fachada septentrional de la isla, como ocurre en Folhadal, Caldeirão Verde o Ribeira da Janela (figura 7). Por su parte, ni Porto Santo ni las Desertas tienen altura suficiente para albergar masas significativas de laurisilva. Por ello, Madeira y La Gomera poseen en la actualidad las mejores formaciones de laurisilva atlántica.

A día de hoy, tanto las medidas de protección adoptadas como, sobre todo, el cambio de modelo de desarrollo económico, que ha supuesto el abandono de las actividades agrícolas de las medianías, al erigirse estas islas como nuevos destinos del turismo de masas (al menos en Canarias y Madeira), está permitiendo en muchas islas la recuperación espontánea de la laurisilva desde los enclaves en los que pudo subsistir. Desafortunadamente, este no es el caso de Azores ni de Gran Canaria, donde los escasos relictos que sobrevivieron al deterioro humano no tienen entidad suficiente para posibilitar esta recuperación espontánea.

EL FUTURO PRÓXIMO: CALENTAMIENTO GLOBAL Y LAURISILVA

La afección del calentamiento global en vigor sobre la laurisilva canaria ha sido esbozada por Marcelino del Arco (2008 a, b). Según este autor la laurisilva vería disminuida su distribución potencial debido al posible desplazamiento del mar de nubes hacia cotas más bajas (Sperling *et al.*, 2004), lo que lo ubicaría en zonas en la actualidad amplia-

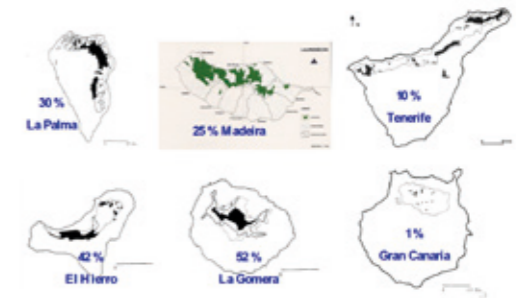


Figura 7. Distribución holocena y actual de la laurisilva en diferentes islas. (Fuentes: Santos [1990b] para Canarias y Gouveia [2006] para Madeira).

mente cultivadas o urbanizadas, que haría incierto su futuro. En los últimos años un nuevo modelo de proyección climática pronostica que el mar de nubes de hecho se desplazaría hacia la cumbre, lo que, de ser cierto, mejoraría sus opciones de supervivencia.

Dentro de la laurisilva, su variante termófila sería, en nuestra opinión, la comunidad más beneficiada por el cambio climático, mientras que sus elementos más nobles habrían de guardarse en refugios climáticos adecuados. Las comunidades de sustitución de monteverde,



Claro en la bóveda de la laurisilva de Anaga, resultante de la incidencia de la tormenta tropical "Delta" en noviembre de 2005.

como los granadillares (de *Hypericum canariense*), y espinales (de *Rhamnus crenulata*) en la transición al termófilo y el fayal-brezal (comunidades de *Morella faya* y *Erica arborea*) en su transición al pinar, serían las comunidades más favorecidas por estos cambios.

Además, el calentamiento global podría tener también efectos importantes en la dinámica forestal de este bosque. Hasta ahora, las aperturas naturales de claros en la laurisilva no poseían el tamaño mínimo necesario (condiciones de luminosidad, humedad y amplitud térmica adecuadas) para la germinación de las especies del banco de semillas, por lo que los claros eran mayoritariamente cicatrizados por crecimiento lateral de las especies de su borde (Arévalo & Fernández-Palacios, 1998, 2007; Arévalo *et al.*, 1999). Sin embargo, los claros producidos por la tormenta tropical “Delta” (30 de noviembre de 2005) en la laurisilva (aunque también en

el resto de los ecosistemas) exceden significativamente los tamaños conocidos, creándose las condiciones para la germinación del banco de semillas (Fernández-Palacios *et al.*, 2004). Por ello debe plantearse, de hacerse estos eventos más frecuentes en el futuro debido al calentamiento global, cuáles serán los procesos que van a dominar a partir de ahora la dinámica y la estructura del bosque y qué cambios van a producir sobre ellos.

Finalmente, es de esperar que con el paso del tiempo el incremento en el conocimiento de los sedimentos polínicos u otros yacimientos fosilíferos aumentará la relación de especies integrantes de estos bosques, que se extinguieron tanto por el deterioro climático del Pleistoceno como por la llegada de los humanos a la Macaronesia, y, como consecuencia, permita mejorar el conocimiento que tenemos respecto a la historia de este ecosistema forestal tan particular.

Bibliografía

ANDERSON, C., A. CHANNING & A.B. ZAMUNER (2009). Life, death and fossilization on oceanic islands, with special reference to Gran Canaria. *Journal of Biogeography*, 36: 2.189-2.201.

ARCO, M. J. del (2008 a). Consecuencias del cambio climático sobre la flora y vegetación canaria, pp. 79-100 (in): Méndez Pérez, J. M. & M. Vázquez Albeledo (eds.), *El cambio climático en Canarias*. Academia Canaria de Ciencias.

ARCO, M. J. del (2008 b). La flora y la vegetación canaria ante el cambio climático actual, pp. 105-140 (in): Afonso Carrillo, J. (ed.) *Naturaleza amenazada por los cambios del clima*. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias.

ARÉVALO, J. R. & J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (1998). Treefall gap characteristics and regeneration in the laurel forest of Tenerife. *Journal of Vegetation Science* 9: 297-306.

ARÉVALO, J. R. & J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2007). Treefall gaps and regeneration composition in the laurel forest of Anaga (Tenerife): a matter of size? *Plant Ecology* 188: 133-143.

ARÉVALO, J.R., J. M. FERNÁNDEZ - PALACIOS & M. W. PALMER (1999). Tree regeneration and future dynamics of the laurel forest on Tenerife, Canary Islands. *Journal of Vegetation Science* 10: 861-868.

ARROYO-GARCÍA, R., J. M. MARTÍNEZ-ZAPATER, J. A. FERNÁNDEZ PRIETO & R. ÁLVAREZ-ARBESÚ (2001). AFLP evaluation of genetic similarity among laurel populations (*Laurus L.*). *Euphytica*, 122: 155-164.

AXELROD, D. I. (1975). Evolution and Biogeography of Madrean-Tethyan Sclerophyll Vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 280-334.

BARRÓN, E. (2003). Evolución de las floras terciarias en la Península Ibérica. *Monografías del Jardín Botánico de Córdoba*, 11: 63-74.

BARRÓN, E. & D. PEYROT (2006). La vegetación forestal en el Terciario, pp. 55-76 (in): Carrión, J. S. *et al.* (eds.), *Paleoambientes y cambio climático*. Fundación Séneca / Agencia de Ciencia y Tecnología de la Región de Murcia. Murcia.

BARRÓN, E., R. RIVAS-CARBALLO, J. M. POSTIGO-MIJARRA, C. ALCALDE-OLIVARES, M. VIEIRA, L. CASTRO, J. PAIS, J. & M. VALLE-HERNÁNDEZ (2010). The Cenozoic vegetation of The Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 382-402.

BENITO GARZÓN, M. & H. SAINZ OLLERO (2002). Potencialidad del elemento paleotropical lauroide en la Península Ibérica. Predicción mediante redes neuronales artificiales en el entorno de un sistema de información geográfica. Trabajo de investigación tutelado. Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid. 78 pp.

CHANDERBALI, A.S., H. VAN DER WERFF & S. S. RENNER (2001). Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88: 104-134.

DE NASCIMENTO, L., K. J. WILLIS, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. CRIADO & R. J. WHITTAKER (2009). The longterm ecology of the lost forests of La Laguna. *Journal of Biogeography* 36: 499-514.

FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. (2009). Relictualismo en islas oceánicas. El caso de la laurisilva macaronésica, pp. 13-24 (in): Real, R. & A. L. Márquez (eds.), *Biogeografía Científica Biodiversitatis*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Málaga. Málaga.

FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. & E. DIAS (2001). El marco biogeográfico macaronésico, pp. 45-52 (in): Fernández-Palacios, J. M. & J. L. Martín Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.

FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M., J. R. ARÉVALO, G. GONZÁLEZ-DELGADO, J. D. DELGADO & R. OTTO (2004). Estrategias de regeneración en la laurisilva. *Makaronesia* 6: 90-101.

FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M., L. DE NASCIMENTO, R. OTTO, J. D. DELGADO, E. GARCÍA-DEL-REY, J. R. ARÉVALO, & R. J. WHITTAKER (2011). A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. *Journal of Biogeography*, 38: 226-246.

GARCÍA-TALAVERA, F., L. SÁNCHEZ-PINTO & S. SOCORRO (1995). Vegetales fósiles en el complejo traquitosienítico de Gran Canaria. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 7: 77-91.

GELDMACHER, J., K. HOERNLE, P. VAN DEN BOGAARD, G. ZANKL, & D. GARBE-SCHÖNBERG, D. (2001). Earlier history of the > 70-Ma-old Canary hotspot based on temporal and geochemical evolution of the Selvagens Archipelago and neighbouring seamounts in the eastern North Atlantic. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 111: 55-87.

GELDMACHER, J., K. HOERNLE, P. VAN DEN BOGAARD, S. DUGGEN & R. WERNER (2005). New 40K/39Ar age and geochemical data from seamounts in the Canary and Madeira volcanic provinces: support for the mantle plume hypothesis. *Earth and Planetary Science Letters*, 237: 85-101.

GÓIS MARQUES, C. A., J. MADEIRA & M. MENEZES de SEQUEIRA (2012). *Paleobotany of Madeira Island: Review of the XIX century macroflora collections of S. Jorge and Porto da Cruz*. Póster presentado en el Congreso FloraMac 2012 desarrollado en Funchal, Madeira.

GOUVEIA, D. (ed.) (2006). *A floresta laurissilva da Madeira, Património Mundial*. Região Autónoma da Madeira. 105 pp.

HEER, O. (1855). Über die fossilen Pflanzen von St. Jorge in Madeira. Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten. *Naturwissenschaften*, 15: 1-40.

LAENEN, B., A. DÉSAMORÉ, N. DEVOS, J. SHAW, J. M. GONZÁLEZ-MANCEBO, M. CARINE & A. VANDERPOORTEN (2010). Macaronesia: a source of hidden genetic diversity for postglacial recolonization of Western Europe in the leafy liverwort *Radula lindenbergiana*. *Journal of Biogeography*, 37: 361-639.

MAI, D. H. (1989). Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 79-91.

MAI, D.H. (1991). Palaeofloristics changes in Europe and the confirmation of the Arcotertiary- Palaeotropical geofloral concept. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 68: 29-36.

MECO, J. (2008). *Historia geológica del clima en Canarias*. Mecos Editor. Las Palmas de Gran Canaria. 296 pp.

MILNE, R. I. (2006). Northern hemisphere plant disjunctions: a window on Tertiary land bridges and climatic change? *Annals of Botany*, 98: 465-472.

MILNE, R. I. & R. ABBOTT (2002). The origin and evolution of Tertiary relict Flora. *Advances in Botanical Research*, 38: 281-314.

NOGUÉ, S., L. DE NASCIMENTO, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. J. WHITTAKER & K. J. WILLIS (2012). The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *Journal of Ecology*, 101: 368-377.

PARSONS, J. J. (1981). Human influence in the pine and laurel forest of the Canary Islands. *Geographical Review*, 71: 253-271.

POSTIGO MIJARRA, J. M., E. BARRÓN, F. GÓMEZ MANZANEQUE & C. MORLA (2009). Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Journal of Biogeography*, 36: 2025-2043.

RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F. & J. ARROYO (2008). Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 685-695.

ROHDENBURG, H. & H. R. BORK (1979). Geomorphodynamik und Persistenz des Lorbeerwaldes (Teneriffa), pp. 83-85 (in): Sabelberg, U. & H. Rohdenburg (eds.), *Relief- und Bodenentwicklung im Mittelmeergebiet, Landschaftsgenese und Landschaftsökologie*. Catena Verlag. Cremlingen-Destedt, Germany.

ROHWER, J. G. (1993). Lauraceae, pp. 366-391 (in): Kubitzki, K. & V. Bittrich (eds.), *The families and genera of vascular plants*, Vol. 2. Springer. Berlin.

SANTOS, A. (1990 a). Pisos de vegetación, pp. 52-53 (in): García Rodríguez, J.-L. *et al.* (eds.), *Atlas Interinsular de Canarias*. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife.

SANTOS, A. (1990 b). *Bosques de Laurisilva en la región macaronésica*. Consejo de Europa. Estrasburgo. 79 pp.

SPERLING, F. N., R. WASHINGTON & R. J. WHITTAKER (2004). Future climate change of the subtropical North Atlantic: implications for the cloud forests of Tenerife. *Climatic Change*, 65: 103-123.

SZIEMER, P. (2000). *Madiera's Natural History in a nutshell*. Francisco Riberiro & Filhos. Funchal. 288 pp.

URIARTE, A. (2003). *Historia del clima en la Tierra*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. 306 pp.

WEBB, P. B. & S. BERTHELOT (1836-1850). *Histoire Naturelle des îles Canaries*. Béthune éd. Paris.

WILLIS, K. J. & J. C. Mc ELWAIN (2002). *The Evolution of Plants*. Oxford University Press. Oxford. 392 pp.

WHITTAKER, R. J. & J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2007). *Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford. XII + 401 pp.