

# CONSECUENCIAS DE LA FRAGMENTACIÓN VIARIA: EFECTOS DE BORDE DE LAS CARRETERAS EN LA LAURISILVA Y EL PINAR DE TENERIFE

JUAN DOMINGO DELGADO, JOSÉ RAMÓN ARÉVALO  
& JOSÉ MARÍA FERNÁNDEZ-PALACIOS

## Resumen

La infraestructura viaria es uno de las principales causas de fragmentación ecológica en todo el mundo. Además de la división y reducción del área del ecosistema, las carreteras causan un aumento en la permeabilidad a los impactos externos al incrementar las áreas marginales o de borde. Los efectos de borde viarios son un aspecto de la fragmentación raramente evaluado en islas oceánicas, distinguidas por su especial fragilidad a las perturbaciones antrópicas. En este capítulo se exploran algunos cambios inducidos por los márgenes de carreteras y pistas de los bosques canarios (laurisilva y pinar). La red viaria causa importantes cambios en el gradiente borde-interior, que se perciben en el microclima, estructura y composición de la vegetación, abundancia y diversidad de la comunidad de invertebrados del mantillo, respuestas comunitarias y específicas de las aves, y la actividad depredadora de vertebrados invasores como las ratas. Se discuten las implicaciones de los efectos hallados para estos bosques insulares subtropicales.

## Abstract

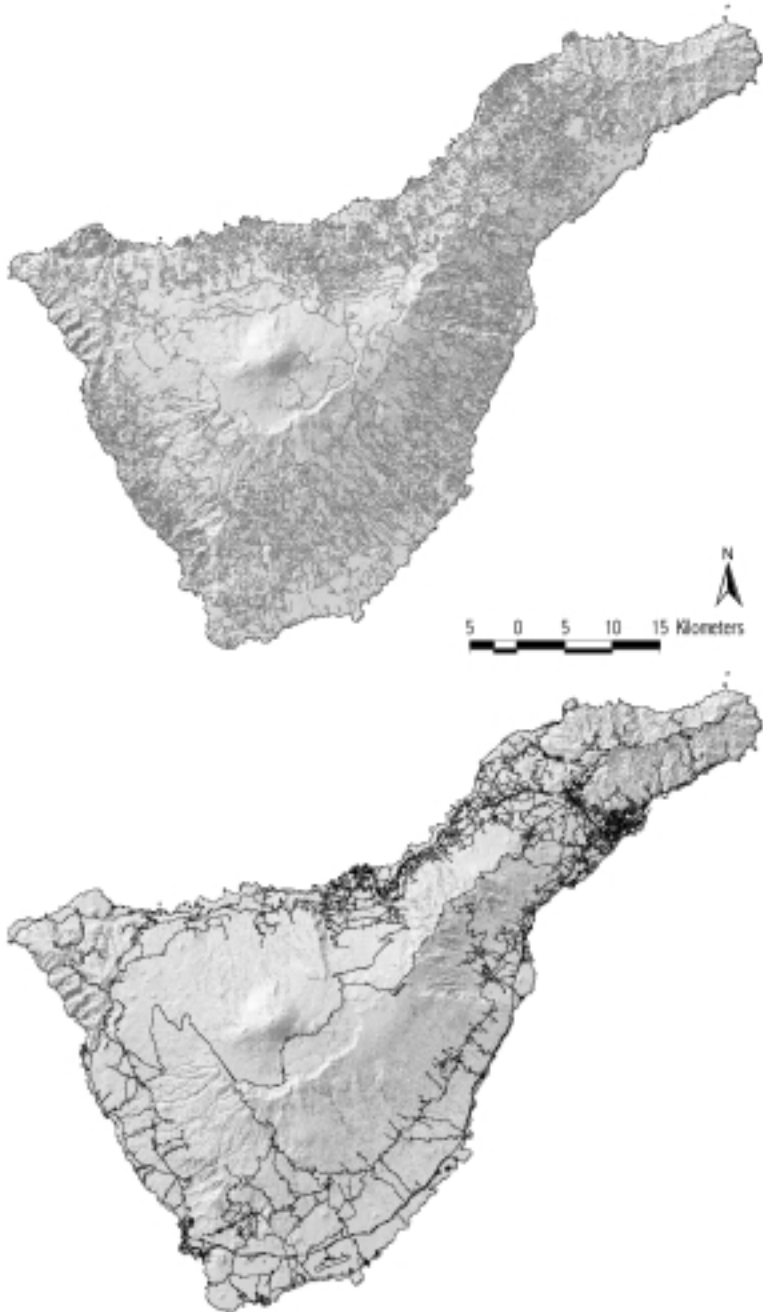
The road infrastructure is a major cause of ecological fragmentation worldwide. Apart from ecosystem division and area reduction, roads increase habitat permeability to outer influences due to the augmentation of edge areas. Road edge effects are a fragmentation process rarely evaluated on oceanic islands, which are especially fragile against human activities. Here we explore some changes produced by paved roads and trails on the Canarian forest ecosystems (laurel and pine forest). The road net generates important changes along the road edge-forest interior gradient. These alterations are perceived in microclimate, vegetation structure and composition, abundance and diversity of the litter invertebrate community, bird community and specific responses, and predator activity of vertebrate invaders such as rats. Implications of these findings are discussed for these subtropical insular forests.

## Introducción

### *La infraestructura viaria en las Islas Canarias*

Los ecosistemas insulares son extraordinariamente frágiles ante los procesos de fragmentación. Por extensión, lo son también frente a la proliferación de las infraestructuras viarias, elementos fragmentadores que constituyen, sin duda, uno de los procesos de cambio ecológico de mayor impacto local, regional y global (Forman & Alexander 1998, Forman *et al.* 2002, Heilmann *et al.* 2002). Los medios insulares no sólo no quedan al margen de la creciente expansión de la red viaria global, sino que son peculiarmente frágiles ante esta forma de fragmentación ecológica. Como ejemplo dramático de ello, en las Islas Canarias existen unos 12.441 km de carreteras, con un índice de longitud viaria (ILV) para el archipiélago de 1,67 kilómetros por kilómetro cuadrado, considerando tan sólo las carreteras asfaltadas en suelo no protegido, y 6 km/km<sup>2</sup> si se incluyen las pistas no asfaltadas (Fig. 1). Esta cifra eclipsa a la media española (0,8 km/km<sup>2</sup>) y constituye el mayor ILV de los territorios insulares de Europa (Martín & Fernández-Palacios 2001). La densidad viaria en la isla de Tenerife es de 4,21 km/km<sup>2</sup> en zonas no urbanas; 2,15 km/km<sup>2</sup> en espacios protegidos; y más de 6 km/km<sup>2</sup> en zonas no urbanas y no protegidas (Gobierno de Canarias 2001). El área total ocupada por las carreteras tinerfeñas es de unas 5.692 hectáreas (~2,8% del área insular) y la longitud total es de ~8.568 kilómetros. La longitud de los bordes viarios es pues, matemáticamente, el doble: ~17.136 kilómetros. A la vista de estos alarmantes datos, resulta perentorio evaluar la influencia de una red viaria tan extensa, en unos territorios tan reducidos, fragmentados y antropizados como los insulares. Esto permitiría extraer ejemplos que sirvan de referencia en estudios en otros ámbitos, insulares y continentales, dada la práctica ausencia de estudios ecológicos publicados al respecto en medios insulares oceánicos.

**Figura 1**  
Red viaria de Tenerife (pistas no asfaltadas y carreteras)



### *Fragmentación viaria y efectos de borde*

La construcción de infraestructuras de transporte, en especial la red de carreteras, es una de las principales causas antropógenas de fragmentación en los ecosistemas terrestres. Entre las consecuencias de la fragmentación viaria se cuentan la reducción del área neta y funcional del ecosistema, el aumento del aislamiento y la proliferación de zonas marginales o bordes y sus efectos (revisiones en Forman & Alexander 1998, Forman et al. 2002).

Las carreteras forestales son conductos lineales relativamente estrechos originalmente concebidos para el movimiento humano, que mantienen, en ambos márgenes, una frontera diferenciada con el ecosistema *matriz* o envolvente. Las condiciones físicas y biológicas en estas zonas de transición pueden llegar a ser muy diferentes de las que preserva el bosque no fragmentado (Forman & Alexander 1998, Spellerberg 1998). Repasemos brevemente el concepto de efecto de borde para mejor entender nuestros resultados sobre los márgenes viarios. Un borde es el área de contacto entre dos hábitats donde la tasa de cambio ecológico es más alta (Fortin 1994). También se concibe como la composición y abundancia distintiva de zonas marginales o fronterizas (Forman 1998), y es asimilable al concepto clásico de *ecotono*, o límite entre dos comunidades o estadíos sucesionales distintos (Risser 1995).

El concepto del efecto de borde como frontera ecológica donde *la diversidad faunística crece* (principio del efecto de borde), fue ofrecido originalmente por Aldo Leopold en 1933. Tal idea fue enseguida asimilada por muchos como un atractivo y sencillo, pero peligroso paradigma: creando bordes favorecemos a la fauna silvestre. Durante décadas se atribuyeron a los bordes efectos beneficiosos sobre la fauna, beneficios que dicho autor nunca llegó a reconocer explícitamente en estas fronteras. Esta visión ecológica tradicional colisiona hoy con la faceta conservacionista dominante en el marco de la ecología de la fragmentación, a saber, los bordes como perturbaciones que penetran en, y merman la calidad de, los restos de hábitat. En suma, para nuestro propósito, los márgenes viarios son entidades complejas altamente variables en el tiempo y el espacio, y muy dependientes del ecosistema y condiciones de perturbación reinantes (Milne et al. 1996). Considerar «positiva» o «negativamente» un efecto de borde como el viario pasa por tener en cuenta varios factores simultáneamente: la escala y el contexto del paisaje tratado, la coyuntura socioeconómica (por supuesto, antropocéntricamente), la urgencia de la conservación ecológica, los objetivos de la gestión ambiental y, especialmente, la vulnerabilidad de los ecosistemas y especies en su contexto espacio-temporal explícito (Andrews 1990, Bennett 1991, Schonewald-Cox & Buechner 1992, Forman & Alexander 1998, Spellerberg 1998,

Lugo & Gucinski 2000, Trombulak & Frissell 2000, Seiler 2001, Havlick 2002, Forman *et al.* 2002).

En este capítulo se exploran los efectos de borde de las carreteras y pistas en las comunidades vegetales y animales de los bosques relícticos de laurisilva y pinar de Tenerife (Islas Canarias). Ofreceremos algunos ejemplos de cambios inducidos por el borde viario en aspectos físicos, estructura y composición de la vegetación, y comunidades animales.

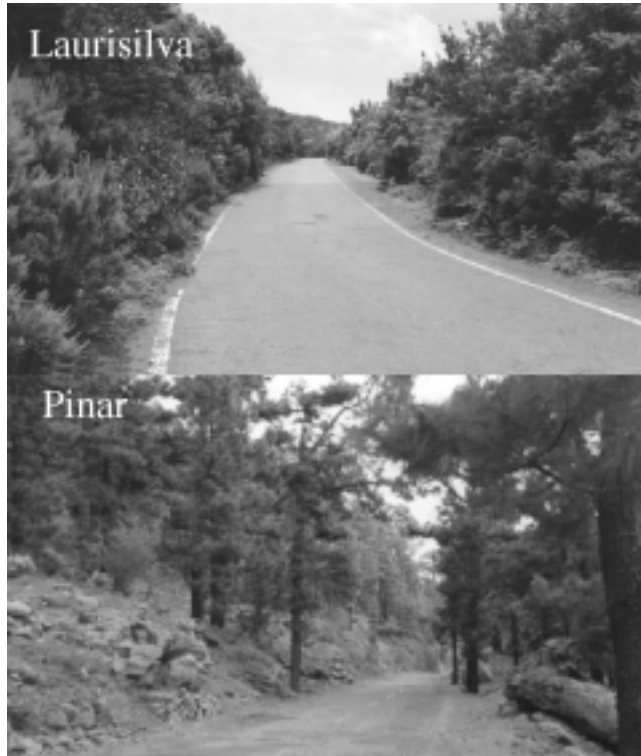
### **Rasgos de los bosques estudiados**

Brevemente, los restos actuales del bosque de laurisilva, o *monteverde*, se distribuyen entre los 600-1.200 m de altitud en las laderas a barlovento. Por su parte, el pinar canario se extiende en la vertiente a sotavento por encima del matorral costero o, en su caso, de restos termófilos, hasta los 2.300 m, mientras que por encima de la laurisilva alcanza unos 2.000 m en las vertientes a barlovento. Un rasgo climático limitante en los ecosistemas de Tenerife es su organización altitudinal y la existencia de una zona de inversión térmica a unos 1.200 m de altitud (Marzol 1988). Esta zona separa una capa inferior de aire húmedo y fresco de otra superior cálida y seca, que impide el ascenso del aire húmedo portado por los alisios. Esto conlleva la acumulación de estratos orográficos en la vertiente a barlovento, fenómeno conocido localmente como «mar de nubes».

La laurisilva es un bosque perenne y pluriespecífico, con un dosel denso formado por hasta 10-15 especies de árboles y arbustos altos (Arévalo & Fernández-Palacios 1998). El máximo porte de la bóveda arbórea se observa en los cauces de barrancos y valles, decreciendo progresivamente hacia las cresterías. Los pinares canarios son formaciones monoespecíficas de *Pinus canariensis*. Por comparación con la laurisilva, son masas relativamente abiertas y homogéneas, con árboles de gran porte y desarrollo, alcanzando el dosel 20-40 m (Fig. 2). Las actuales masas forestales de Tenerife cuentan con una superficie relevante si se compara la situación actual con la de tiempos históricos (Santos 1990, Arco *et al.* 1992, Delgado *et al.* 2001b). En esta isla, la laurisilva ocupa unas 4.027 hectáreas, sólo 10% de su área potencial, mientras que el pinar cuenta con 36.740 has, 80% de su área potencial, en gran medida gracias a las repoblaciones (Fernández 2001).

## Figura 2

Ejemplos de bordes creados por corredores viarios en la laurisilva y el pinar de Tenerife, mostrando la diferente brusquedad de transición estructural



### Efectos de borde viario sobre el microclima forestal

Desde una perspectiva global, cualquier cambio en el uso del suelo, como la construcción de una carretera, altera el balance energético y, por tanto, el clima (Forman 1998). ¿Puede la intrusión de las zonas de influencia térmica, lumínica e hídrica de las carreteras alterar la homeostasis climática de la laurisilva y el pinar? La formación de un claro lineal artificial como una carretera reduce la superficie del bosque al tiempo que genera abruptos bordes estructurales en los que las condiciones abióticas pueden diferir de las del bosque continuo (Bennet 1991, Young & Mitchell 1994).

El color, la conductividad del calor y otras propiedades térmicas del material de revestimiento del corredor (asfalto, tierra compactada), determinan los índices de reflexión, absorción y emisión de radiación lumínica o calórica —infrarroja—. La conductividad térmica del asfalto es baja, lo que lo convierte en un buen aislante térmico: almacena calor que des-

pués será irradiado al aire y al suelo, generando una «isla térmica» en su vecindad (Gustavsson 1990). Las alteraciones micro y mesoclimáticas pueden contribuir significativamente a cambios en la diversidad y composición de especies a escala regional y global (Young & Mitchell 1994, Forman 1998, Didham 1998). En una franja de anchura variable a ambos lados de la carretera, los cambios físicos traen consigo perturbaciones en la edafogénesis, descomposición del mantillo, fotosíntesis, composición y estructura de la vegetación y comunidades animales asociadas (Forman & Alexander 1998, Trombulak & Frisell 2000). El alcance de los efectos de borde sobre los rasgos físicos puede variar entre 1 y más de 100 m desde la vía, dependiendo del hábitat, la topografía y las condiciones meteorológicas, entre otros factores (Forman & Alexander 1998, Goosem & Turton 2000, Forman *et al.* 2002). La distancia de penetración de los efectos del viario en distintas fronteras ecológicas varía en función de factores como la altitud, orientación y relieve, la geometría del borde, y la hora del día y la estación (Miller *et al.* 1996, Saunders *et al.* 1999). Así, en el Hemisferio Norte, los bordes orientados al sur sufren una mayor penetración de la luz y calor, y mayores pérdidas homeostáticas hacia el interior. En nuestro caso, estos factores de variación fueron controlados con el fin de limitar efectos no deseados sobre el gradiente microclimático atribuible a las carreteras. Para ello, los muestreos fueron realizados en similares condiciones meteorológicas y topográficas.

En los bosques canarios hemos encontrado que los bordes viarios son franjas dinámicas donde se producen intensos y cortos gradientes de temperatura, luz incidente, humedad del mantillo, y factores estructurales relacionados como la cobertura y la altura del dosel arbóreo (ver siguiente apartado). La uniformidad en el microclima tiende a ser mayor a medida que se progresa desde la proximidad de la vía hacia el interior de la matriz forestal, más estable y predecible. En la tabla 1 se ilustra el alcance de algunos cambios físicos y estructurales inducidos por las carreteras en la laurisilva y el pinar canario.

La temperatura del suelo sufrió una disminución de casi 11°C entre el borde viario y el interior en laurisilva, y de 5°C en pinar (Fig. 3). Por el contrario, independientemente de la distancia al borde, por encima del estrato edáfico, la temperatura del mantillo y de la columna de aire fluctúan con menor brusquedad, especialmente en el mantillo de laurisilva (variación ~2°C) y las capas bajas de aire en el pinar (~1°C). Por otro lado, el descenso en la cantidad de luz recibida por el suelo entre borde e interior es mucho más acusado en la laurisilva que en el pinar (Fig. 4). En promedio, la radiación que alcanza el sotobosque en el interior de la laurisilva es sólo un 4,2% de la que incide directamente sobre la carretera expuesta (sin bóveda superior): hasta casi un 96% es filtrado por la bóveda más los estratos subarbóreos en una zona interior bien conservada. En contraste,

en el pinar sólo resulta tamizado en torno a un 30% de la luz incidente en el interior del bosque (un 70% de la radiación alcanza el suelo).

**Tabla 1**

Alcance estimado de las zonas de influencia térmica, lumínica e hídrica y cambios en rasgos estructurales a partir de carreteras<sup>1</sup> en pinar y laurisilva

	Laurisilva	Corredor	Bosque							
			1	3	6	10	20	40	60	100
<b>Temperatura (°C)</b>										
Suelo (5 cm prof.)										
Mantillo										
Aire (5 cm)										
Aire (1,3 m)										
<b>Luz (Klux)</b>										
Humedad del mantillo (% peso)										
Profundidad del mantillo (cm)										
Altura de la bóveda (m)										
Cobertura de la bóveda (%)										
<b>Pinar</b>										
<b>Temperatura (°C)</b>										
Suelo (5 cm prof.)										
Mantillo										
Aire (5 cm)										
Aire (1,3 m)										
<b>Luz (Klux)</b>										
Humedad del mantillo (% peso)										
Profundidad del mantillo (cm)										
Altura de la bóveda (m)										
Cobertura de la bóveda (%)										

<sup>1</sup> Se muestran las distancias (gris, en metros) a las que se observaron contrastes significativos respecto al centro de la calzada (-3 m), salvo mantillo (1 m).

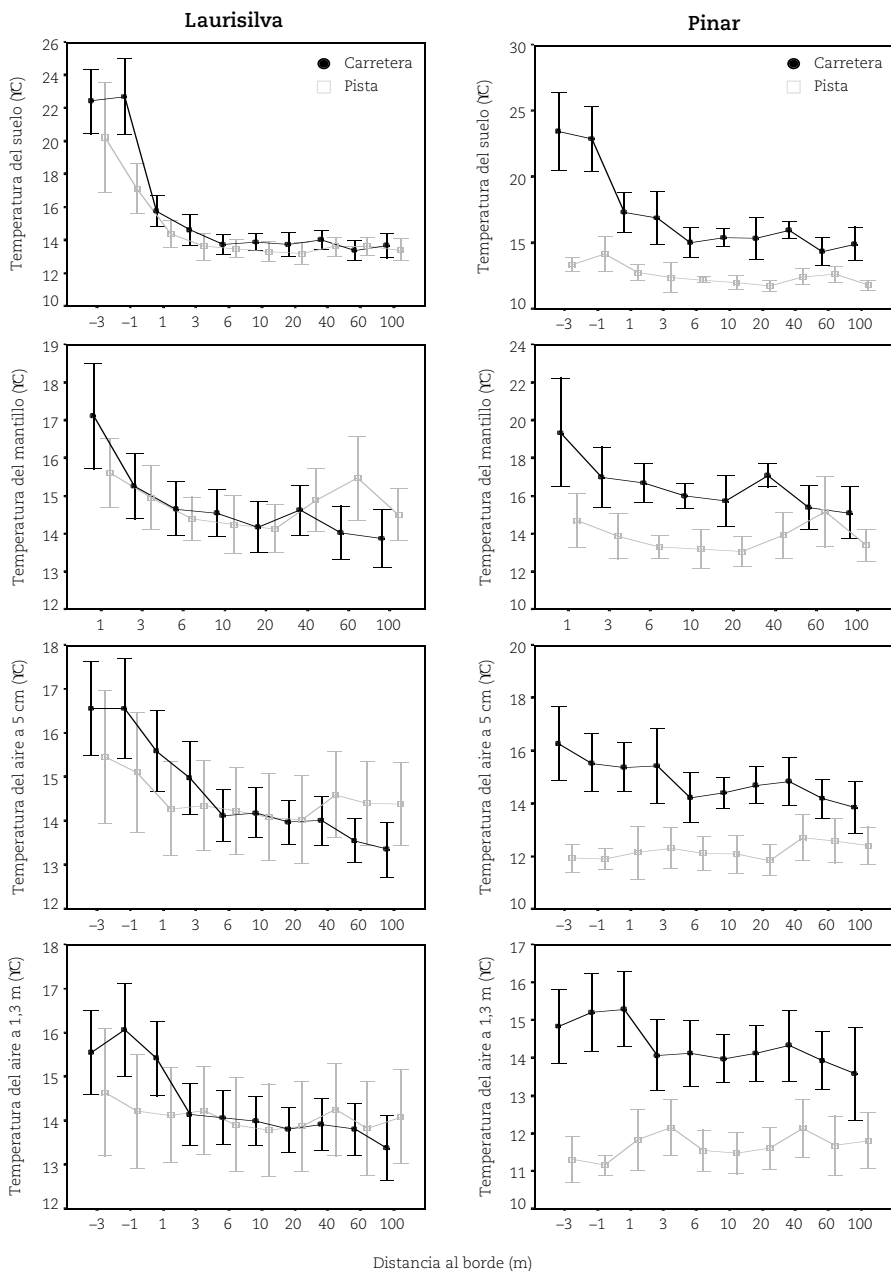
La distinta densidad de la bóveda en ambos ecosistemas es el principal determinante local de las variaciones extremas en temperatura, luminosidad y humedad del suelo, el mantillo y el aire (Höllermann 1981, Aschan et al. 1994).

La brusquedad del cambio global entre la carretera y el interior parece ser mayor en la laurisilva, donde la zona de transición microclimática es más breve y definida, que en el pinar canario (Tabla 1, Figs. 3-5). En el pi-



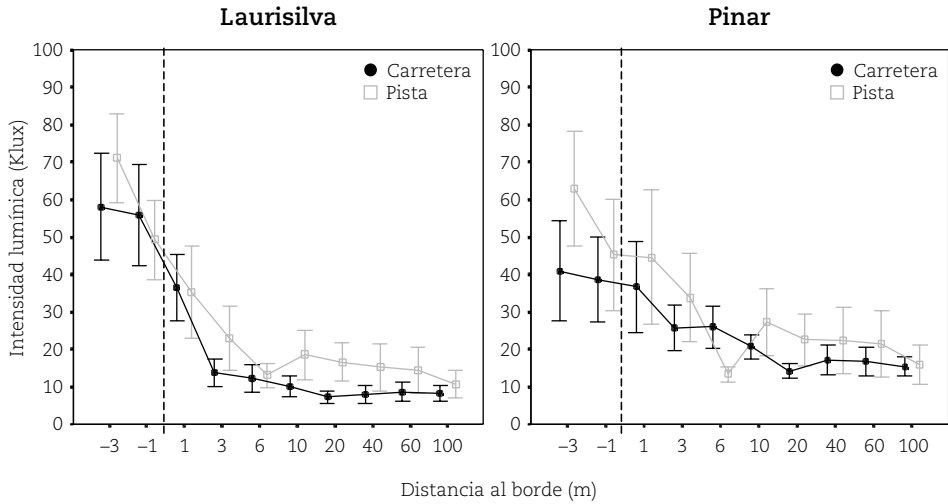
**Figura 3**

Gradiente de temperatura entre borde viario e interior forestal en varios estratos, comparando carretera asfaltada y pista (medias  $\pm$  1 ET). Distancias negativas: dentro del corredor



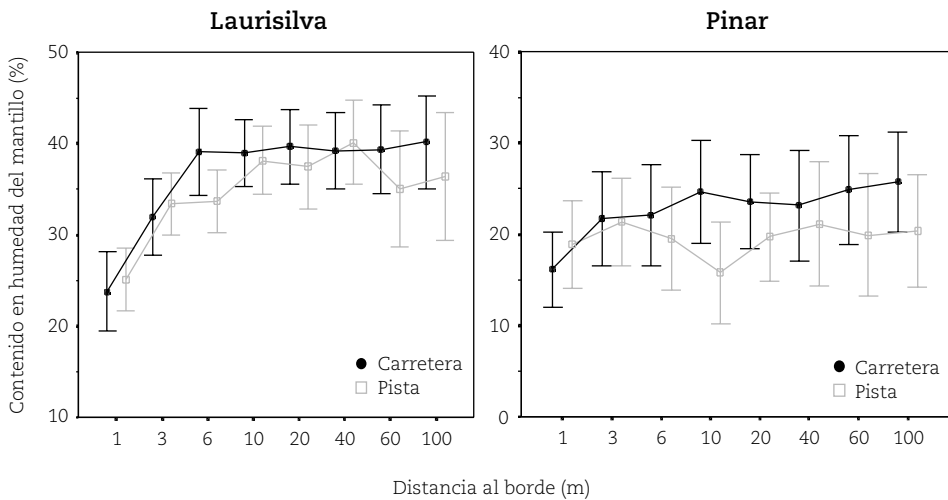
**Figura 4**

Gradiente de incidencia lumínica (medias  $\pm$  1ET) entre borde viario e interior forestal



**Figura 5**

Gradiente en contenido en humedad del mantillo (medias  $\pm$  1 ET) entre borde viario e interior forestal



nar, la menor densidad y mayor altura del dosel, mayor insolación, contraste térmico diario y menor humedad respecto a la laurisilva, son rasgos que implican una mayor homogeneidad ambiental en toda la matriz forestal. Los efectos esbozados aquí representan un patrón promedio de la influencia del microclima creado por las carreteras, dado que los registros pueden variar ampliamente con los extremos meteorológicos. Los días nublados o húmedos en pleno invierno minimizan la intensidad y la penetración de los efectos dado que disminuyen la diferencia neta entre interior y borde (Höllermann 1981, Aschan *et al.* 1994). La intensidad y frecuencia de los alisios en verano cumplen un papel similar en la laurisilva. Por otra parte, el microclima de los dos ecosistemas estudiados es claramente función de tamicos ambientales potentes relacionados con la orografía, como altitud y orientación (Fernández Palacios & de Nicolás 1995). Además, la cobertura de la bóveda varía con la anchura del corredor y su orientación, lo que repercute en la cantidad de radiación incidente, la temperatura y la humedad del sustrato. Todos estos factores determinarían en gran medida la respuesta de cada ecosistema a la influencia de la carretera. El estudio de estas interacciones en carreteras en fase de funcionamiento y de construcción depararía útiles conclusiones sobre el manejo y la conservación forestal en el entorno viario insular.

### **Efectos de borde viario sobre la vegetación en la laurisilva y el pinar**

La frontera bosque-carretera ostenta una estructura, composición y diversidad de especies vegetales muy diferente del interior del bosque. El microclima y la estructura de la vegetación interactúan conformando un hábitat particular, dado que los cambios en dicha arquitectura conllevan alteraciones físicas y *viceversa* (Olander *et al.* 1998, Goosem & Turton 2000). Por otro lado, las alteraciones en estructura y composición repercuten en la invasibilidad del ecosistema por plantas y animales exóticos, tanto en el sentido transversal (efecto de borde) como longitudinal (efecto de corredor de dispersión) a la infraestructura. ¿Cuáles son los rasgos y la amplitud de esta franja marginal en cuanto a los cambios percibidos en la vegetación forestal? Aquí indagamos en tres tipos de alteraciones que se transmiten a la masa forestal en la laurisilva y el pinar, debidas a la presencia del borde viario: composicionales, estructurales y funcionales.

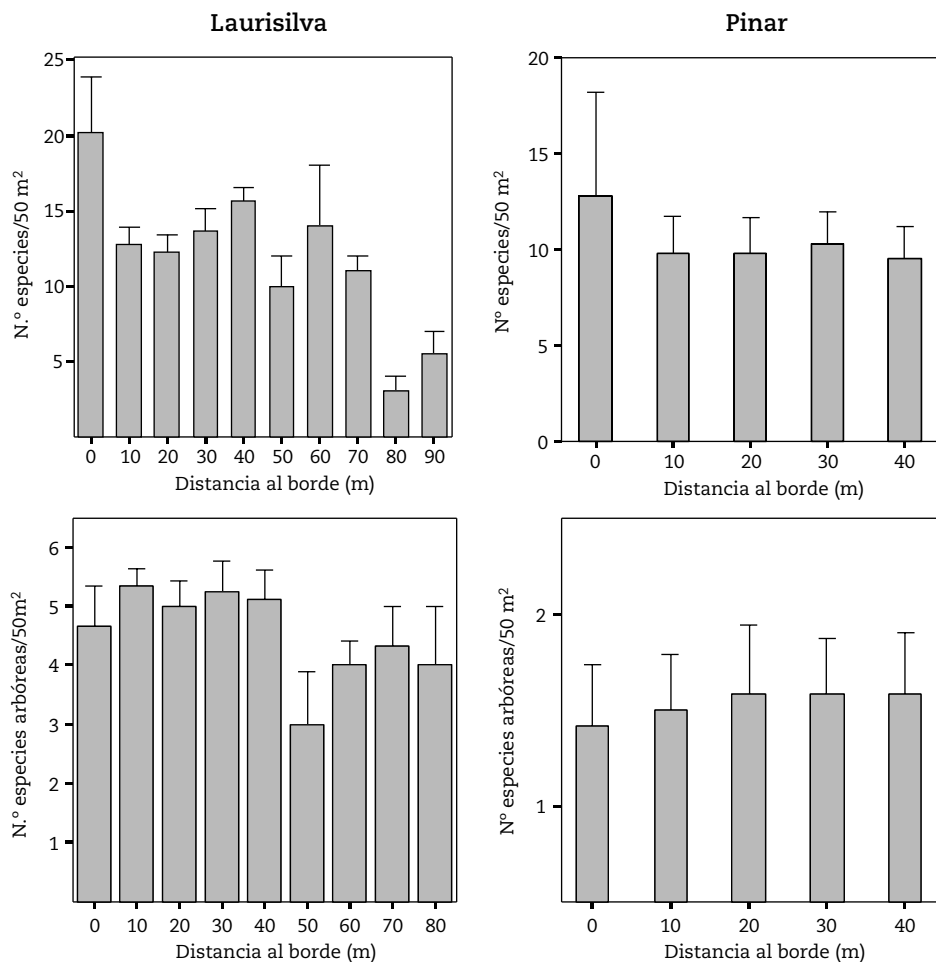
#### *Cambios en composición y riqueza de especies*

En contraste con el interior de la matriz forestal, el margen viario (en los primeros 5 m desde el borde) es rico en especies herbáceas y arbustivas nativas y exóticas, tanto en laurisilva como en pinar. Por término medio, hemos encontrado tres veces más especies (arbóreas y no arbóreas)

en el borde viario que a 90 metros del mismo en laurisilva, aunque la diferencia es menor en el pinar (Fig. 6).

**Figura 6**

Efecto de borde viario en la riqueza específica vegetal global y arbórea (medias + 1ET)



La riqueza de especies arbóreas permanece relativamente constante entre borde e interior en la laurisilva (Fig. 6). En los márgenes de pistas y carreteras de laurisilva dominan los árboles intolerantes a la sombra, como el brezo (*Erica arborea*), el tejo (*E. platycodon*), y la faya (*Myrica faya*).

Algunas especies tolerantes a la sombra (laurel, *Laurus azorica*, hija, *Prunus lusitanica* y follao, *Viburnum rigidum*) dominan en el interior del bosque, aunque se encuentran también presentes en los márgenes. Dado que la mayoría de las especies arbóreas dominantes se encuentran a todo lo largo del gradiente borde-interior, no parece darse tanto un reemplazamiento intenso de especies como una merma de la riqueza florística a costa de los componentes de los estratos bajos, en la progresión hacia zonas del interior.

La variación apreciable en la riqueza vegetal global entre borde e interior es menor en el pinar canario. Sin embargo, los patrones de vegetación son distintos entre los pinares a sotavento, secos y con sotobosque arbustivo, y los situados a barlovento, más húmedos y ricos en especies, por la presencia de un sotobosque arbustivo o arbóreo, con especies propias del monteverde, como faya y brezo. Todo ello se traduce en mayor uniformidad en la distribución de la riqueza en el sentido borde de corredor-interior del pinar respecto a la laurisilva.

Unas pocas especies herbáceas no nativas naturalizadas en la laurisilva (*Ageratina adenophora*, *Galium aparine* y *Oxalis pes-caprae*) y en pinar (*Galium parisine* y *O. pes-caprae*) componen respectivamente un 8,8 y un 7,7% de la comunidad estudiada. Todas ellas se vieron confinadas al estricto margen del corredor (0-5 m) en la laurisilva, mientras que penetran distancias mayores bajo la bóveda del pinar. La baja proporción de especies alóctonas encontrada en este caso, es con toda probabilidad irreal si se traslada a toda la masa forestal regional. Observaciones puntuales al margen de este trabajo alertan de una presencia creciente de especies exóticas, especialmente en la laurisilva, que explotan el corredor viario como vía de dispersión principal (por citar sólo algunas, *Stipa neesiana*, *Lonicera japonica*, y los géneros *Conyza*, *Cyperus* o *Crocsmia*). Algunos taxones tolerantes a la sombra manifiestan potencial invasor y algunos llegan a colonizar zonas bajo densa bóveda arbórea alejadas del corredor (p.e. *Tradescantia fluminensis*, *Hydrangea macrophylla*, *Zantedeschia aethiopica*). El riesgo para la integridad de estos bosques insulares es alto y merece atención urgente para la conservación de los ecosistemas insulares. Algunas de las cuestiones relevantes son ¿qué grado de invasibilidad, asociada a la presencia viaria, detentan los ecosistemas forestales insulares? ¿En qué medida afectan las perturbaciones asociadas a la presencia viaria y la variación en rasgos físicos, estructura de la vegetación y fenómenos de competencia —p.e. interacciones alelopáticas (O. Socas & P. Dittrich, com. pers.)— en el establecimiento de especies invasoras? La identificación temprana de potenciales invasores desde, y a lo largo de, el corredor viario podría prevenir enormes costes ecológicos y económicos.

### *Cambios estructurales*

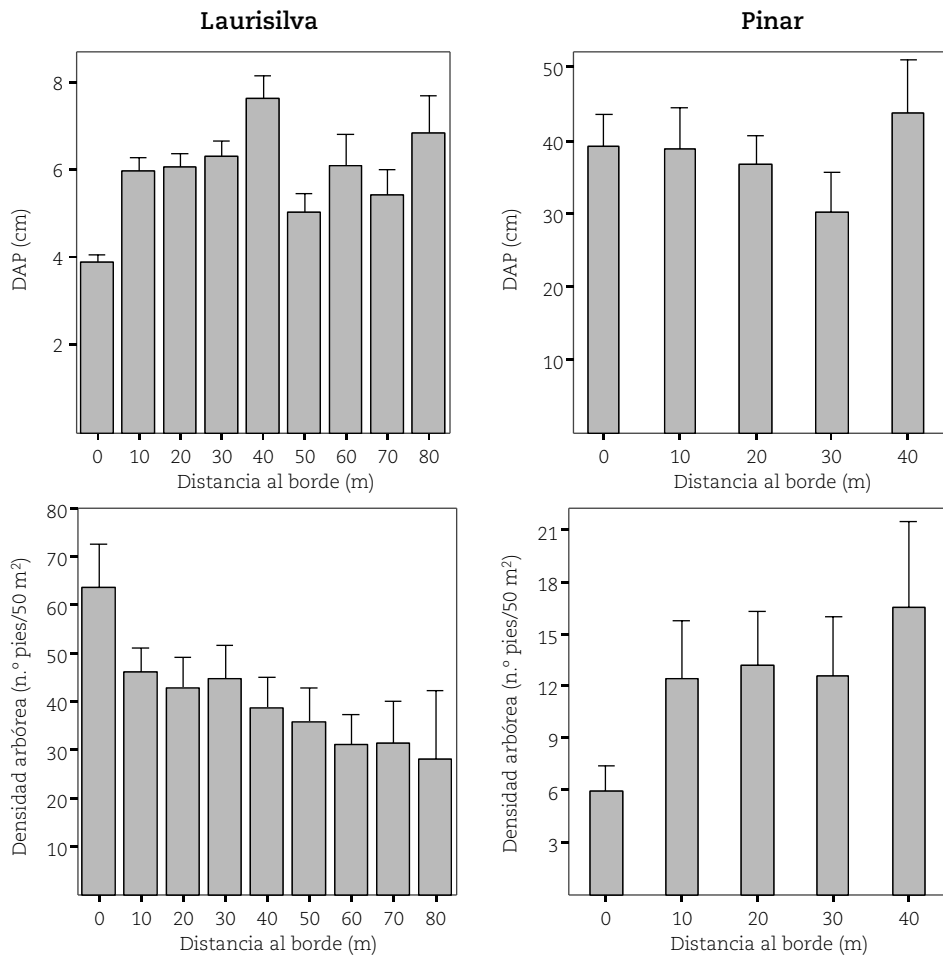
En la laurisilva hemos percibido como efecto más destacado un gradiente estructural de aumento brusco de la densidad y vitalidad (estimada por el número de individuos vivos y muertos), y disminución del diámetro arbóreo (diámetro a la altura del pecho, DAP, Fig. 7) en los primeros 5-10 metros desde el borde. Algunas diferencias pueden persistir aún a distancias intermedias (p.e. bosques riparios en Norteamérica, Harper & MacDonald 2002). En nuestro estudio, estos cambios se pueden interpretar en función de la mayor riqueza específica y densidad vegetativa, y menor área basal, proporción de árboles muertos y producción de necromasa en la proximidad de la vía frente al interior.

El dosel forestal reduce notoriamente la radiación global incidente y así la fracción fotosintéticamente activa (Stoutesdijk & Barkman 1992). La densidad de la bóveda determina de este modo la presencia, en un estrecho margen (unos 3-5 metros de anchura en bordes abruptos de carreteras de laurisilva), de plantas dependientes de la luz (Matlack 1994). El gradiente borde-interior en la vegetación, en consonancia con los cambios microclimáticos del apartado anterior, se produce dentro de un breve intervalo horizontal (0-10 m). La densidad y altura de la bóveda arbórea condicionan la estructura de los fragmentos de bosque divididos por carreteras. Las condiciones de interior, definidas por una cobertura media del dosel de 90-95% en laurisilva y de 80-85% en el pinar, se alcanzan a partir de unos 3 y 6 m respectivamente (Fig. 8).

La estructura vegetal es esencialmente distinta en la zona de contacto con la vía, aunque cambios aleatorios, debidos a la heterogeneidad interna del bosque pueden determinar variación a distancias mayores de la vía (Arévalo & Fernández-Palacios 1998). En el pinar el efecto de borde es menos patente, sugiriendo la presencia de otros controles sobre la vegetación más determinantes que la presencia viaria.

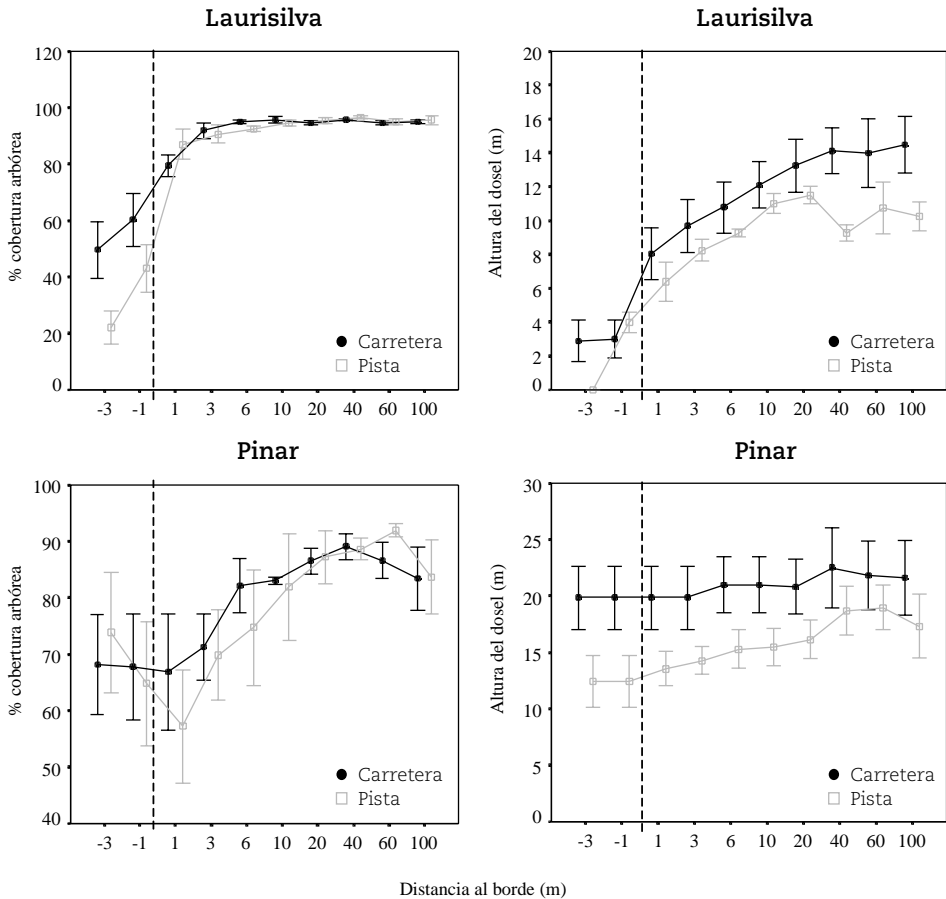
**Figura 7**

Efecto de borde viario sobre el diámetro (a la altura del pecho, DAP) de los árboles (sólo *Pinus canariensis* en pinar) y densidad de árboles (medias + 1ET)



**Figura 8**

Efecto de borde viario sobre la cobertura y la altura del dosel arbóreo (medias  $\pm$  1ET)



*Cambios funcionales: deposición de necromasa*

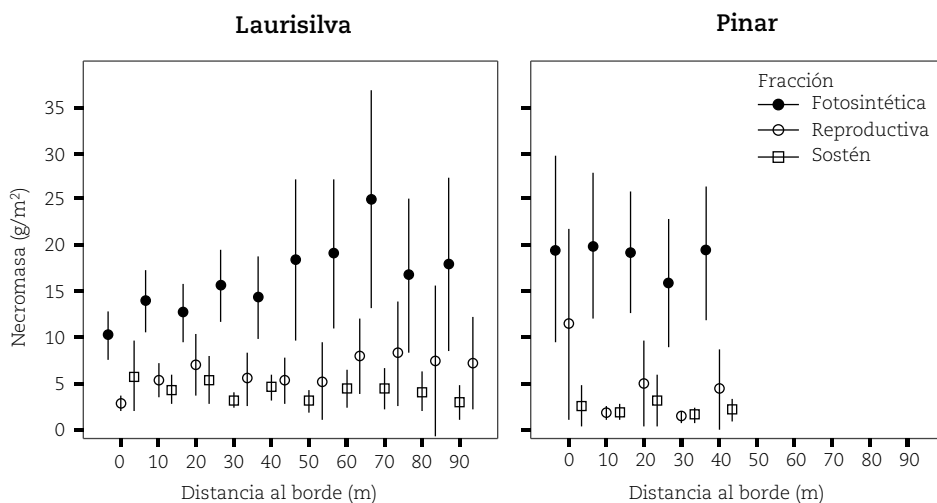
La necromasa aérea (frutos, hojas y ramas) más la subterránea (raíces) componen el principal aporte anual de materia orgánica al suelo (Vitousek 1984). La estima de la producción primaria neta (PPN) aérea a través de la medición del desfronde es apropiada: en estos bosques insulares no hay grandes herbívoros, por lo que la materia orgánica procesada por los fitófagos es despreciable frente a la necromasa que será sustrato de la biota epiedáfica detritívora o de los descomponedores (Fernández-Pala-



cios *et al.* 1992). El máximo de necromasa depuesta en el pinar dobló al de la laurisilva, de forma consistente con el patrón de la biomasa observado en los dos bosques (laurisilva: 27,96 kg/m<sup>2</sup>; pinar: 47,75 kg/m<sup>2</sup>; Fernández-Palacios *et al.* 1992). La cantidad total de necromasa recogida en el borde viario de laurisilva es aproximadamente la mitad que en el interior, especialmente para la fracción fotosintética (hojas) (Fig. 9). En cambio, no se han detectado diferencias apreciables en el pinar, por lo que una vez más la pauta en el pinar es más difusa espacialmente.

**Figura 9**

Variación en la producción de necromasa por fracciones entre borde viario e interior forestal (medias ± 1ET)



La menor PPN registrada en los primeros metros del borde del bosque podría atribuirse a la existencia de perturbaciones continuadas, como las labores de mantenimiento de los bordes de carreteras. Éstas podrían obligar a destinar una mayor parte de la energía a reponer las pérdidas ocasionadas por la sustracción de partes aéreas, haciendo que parte de la biomasa producida deje de convertirse en necromasa contra la tendencia general (Didham 1998). Si se relaciona la baja captación de mantillo en el borde con la mayor densidad arbórea y riqueza específica total, concretamente en la laurisilva, se puede hipotetizar una competencia por los recursos disponibles entre las especies (Lovejoy *et al.* 1986, Matlack 1993). Tal competencia contribuiría a disminuir la capacidad de producción de los árboles del borde, siendo un factor adicional de estrés junto a otras condiciones ambientales agresivas (van der Maarel 1990). La perturbación

en la tasa de desfronde por un efecto de borde viario puede tener consecuencias para la fauna asociada a este medio. A continuación describiremos las alteraciones causadas por estos bordes en la fauna del mantillo en laurisilva y pinar.

### **Efectos de borde viario sobre los invertebrados forestales**

En este apartado se describen algunas respuestas a la proximidad viaria en los invertebrados del mantillo de dos bosques insulares como la laurisilva y el pinar. ¿Genera la cercanía viaria un efecto de borde en la abundancia, riqueza, diversidad o composición de los invertebrados del mantillo? Tradicionalmente se ha dedicado más atención a los efectos del impacto viario sobre componentes conspicuos como muchos vertebrados y plantas (Forman & Alexander 1998, Forman & Deblinger 2000), que sobre otros menos llamativos como los invertebrados del suelo (Spellerberg 1998, Haskell 2000). Los artrópodos del suelo son excelentes indicadores del grado de conservación de los ecosistemas atravesados por carreteras a cualquier escala (Crist & Ahern 1999, Hilty & Merenlender 2000). Como recurso no renovable, el hábitat edáfico mantiene una alta biodiversidad filética y taxonómica, la mayoría de los invertebrados terrestres viven en el suelo en alguna fase de su ciclo vital, y entre 60 y 90% de la producción primaria terrestre es procesada allí (Giller 1996, Didham 1998). El pequeño tamaño, pequeña biomasa individual y, en general, bajo poder de dispersión de los invertebrados del suelo favorece distribuciones restringidas, y mayor partición de nichos espaciales que en los vertebrados, todo lo cual favorece altas diversidades (Giller 1996). Tal conjunto de rasgos convierte a los invertebrados del suelo en indicadores muy precisos de procesos de división del hábitat a pequeña y gran escala (p.e. Didham *et al.* 1998, Hansson 2000, Haskell 2000, Kotze & O'Hara 2003).

Hemos analizado los cambios en el gradiente borde de carretera-interior, utilizando simultáneamente una aproximación comunitaria y a escala de las especies (o en su defecto, *morfoespecies*, Oliver & Beattie 1996) de invertebrados del mantillo. En laurisilva se identificaron, al mínimo nivel taxonómico posible, 15.060 individuos, arrojando 342 morfoespecies en 30 órdenes ( $n = 228$  muestras de mantillo, 31 transectos borde-interior). En el pinar se determinaron 764 individuos (126 morfoespecies en 24 órdenes,  $n = 160$  muestras, 20 transectos). Los resultados en laurisilva y pinar revelan claros efectos de borde viario en la composición, abundancia y diversidad en la comunidad y las especies, que se expresan como un gradiente brusco entre el margen y la matriz, en el que aumenta rápidamente la riqueza y diversidad (Fig. 10). Se ha detectado una distribución mayoritariamente unimodal en la fauna a lo largo de dicho gradiente. La tasa máxima de cambio local en abundancia y riqueza tiene lugar en una estrecha venta-

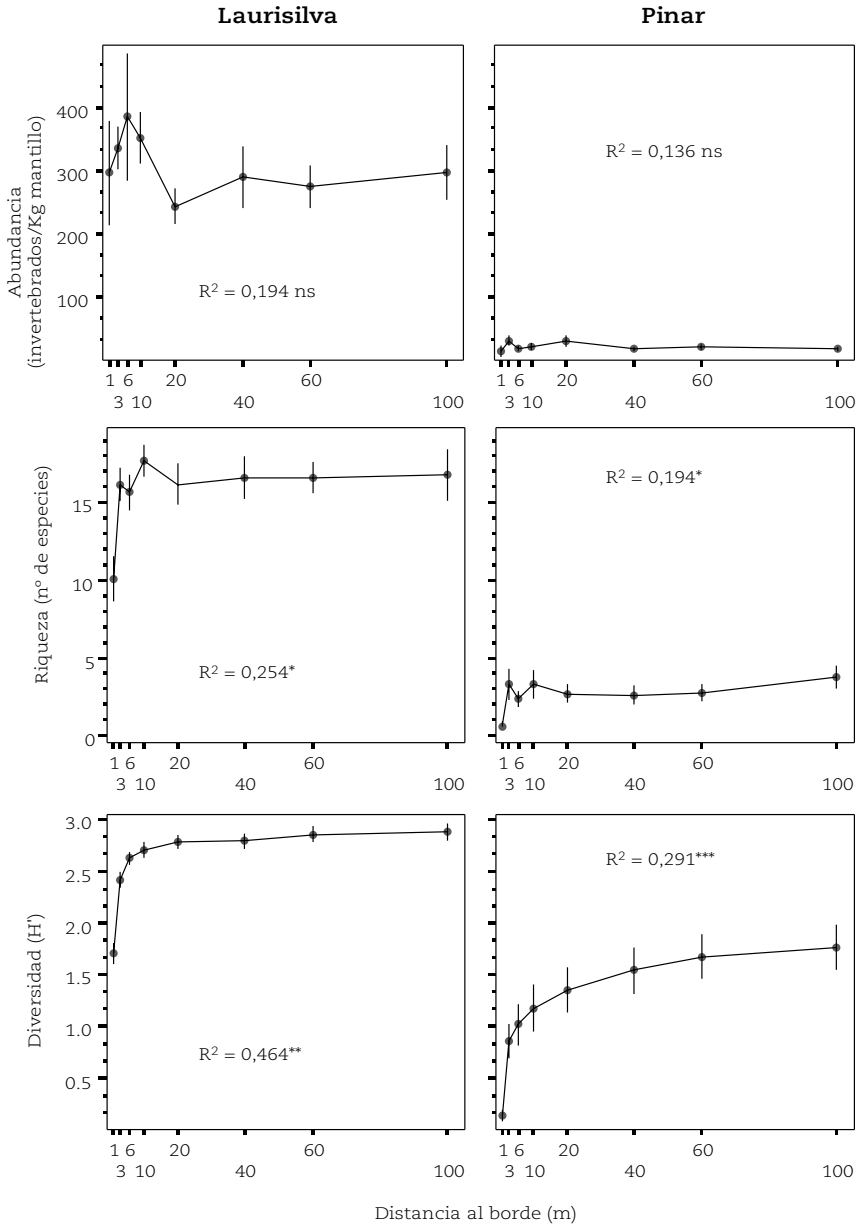
na de entre 6 y 10 metros de anchura desde el borde de las carreteras y pistas.

En otros ecosistemas atravesados por carreteras se han detectado influencias de borde sobre la composición de la fauna que se propagan distancias de hasta 100-200 metros (p.e. coleópteros, Didham *et al.* 1998). La reducción en riqueza taxonómica en los bordes de laurisilva y pinar recuerda notoriamente a lo hallado por Haskell (2000) en bosques de Norteamérica. Este autor detectó un incremento en la riqueza de órdenes de invertebrados entre el borde y unos 15 metros hacia el interior. Además, como en nuestro caso, comprobó la estabilización de la riqueza a partir de una distancia similar en bosque continuo. Sin embargo, su resultado de disminución de la abundancia con la cercanía viaria contrasta con el de este trabajo, donde no se produjo un cambio atribuible a la distancia ni en pinar ni en laurisilva. Al contrario, la abundancia tendió a aumentar localmente cerca del margen viario, si bien con amplios márgenes de variación en ambos ecosistemas (Fig. 10). Haskell (2000) no encontró un sólo orden taxonómico cuya abundancia creciera cerca de la carretera. Por tanto, es vital considerar qué especies y en qué proporciones participan de la abundancia. Por el mismo motivo, es crítico determinar en qué medida la pérdida de diversidad global en la proximidad del margen se traduce en un reemplazamiento de especies (diversidad  $\beta$ ) en el gradiente borde-interior, y evaluar la respuesta particular de las especies implicadas en cada ecosistema. Una alta diversidad  $\beta$  es consistente con la predicción de la teoría del nicho tradicional: una mayor biodiversidad debería resultar en nichos más reducidos y especializados y mayor grado de partición de recursos (Giller 1996).

En nuestro caso, la diversidad  $\alpha$  de macroinvertebrados se estabiliza a partir de unos 10 m hacia el interior en laurisilva, mientras que en pinar no exhibe una pauta clara de variación y no se estabiliza a esta distancia (Fig. 10). Esta distancia de perturbación se ha mostrado consistente usando los índices convencionales (Fig. 10), mediante rarefacción (Fig. 11), y en el análisis a escala de especies (Fig. 12). Las curvas de rarefacción (Fig. 11) permiten visualizar cómo, en laurisilva, la riqueza (número de especies) crece más rápidamente con la captura de nuevos individuos cerca del borde (distancias de 1-20 metros), que entre 40 y 100 metros hacia el interior. La mayor riqueza se alcanza a 10 m del borde. En cambio, no se observa un gradiente claro para la distancia en el pinar cuando se emplea el método de la rarefacción (Fig. 11).

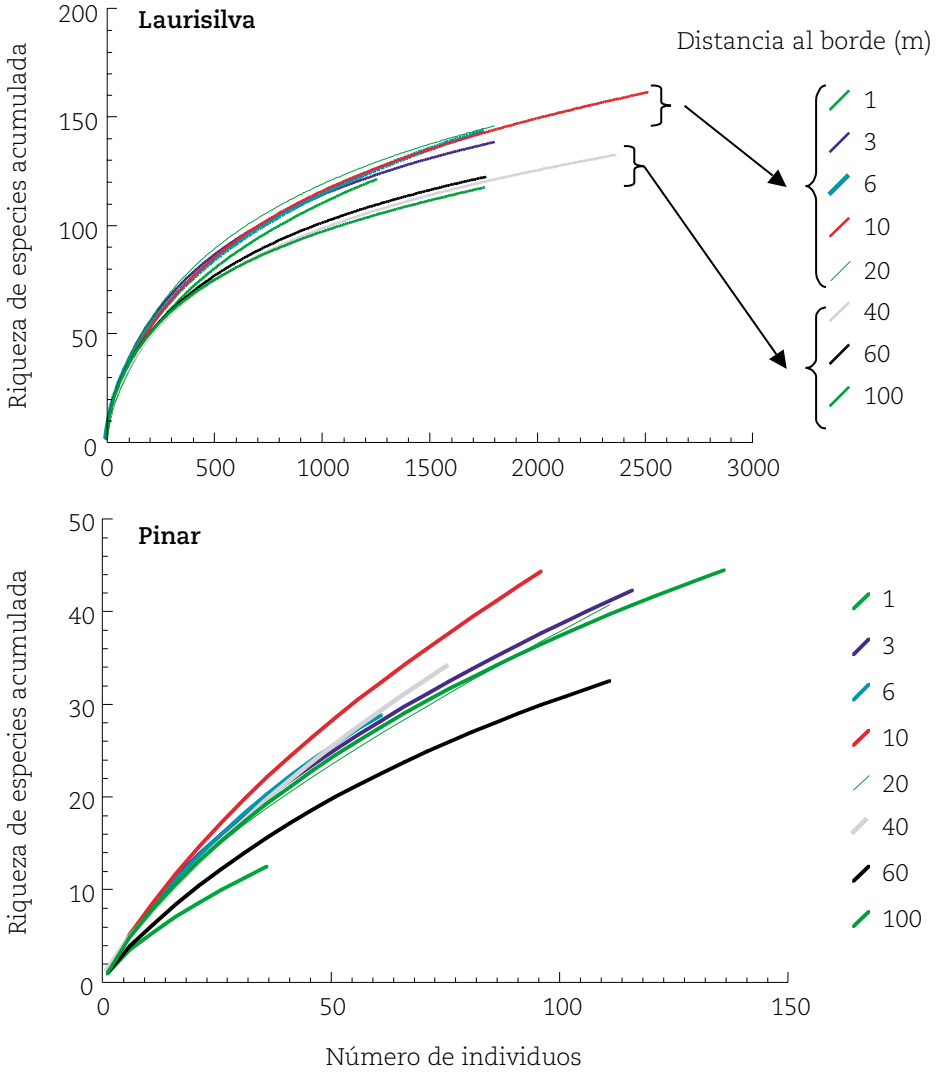
**Figura 10**

Respuestas (medias  $\pm$  1 ET) a la proximidad viaria de los descriptores de la comunidad de macroinvertebrados del mantillo en bosques de Tenerife. Se muestran los coeficientes de determinación  $R^2$  de los modelos univariantes para el efecto de la distancia y significación: \*\*\*  $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ ; ns, no significativo



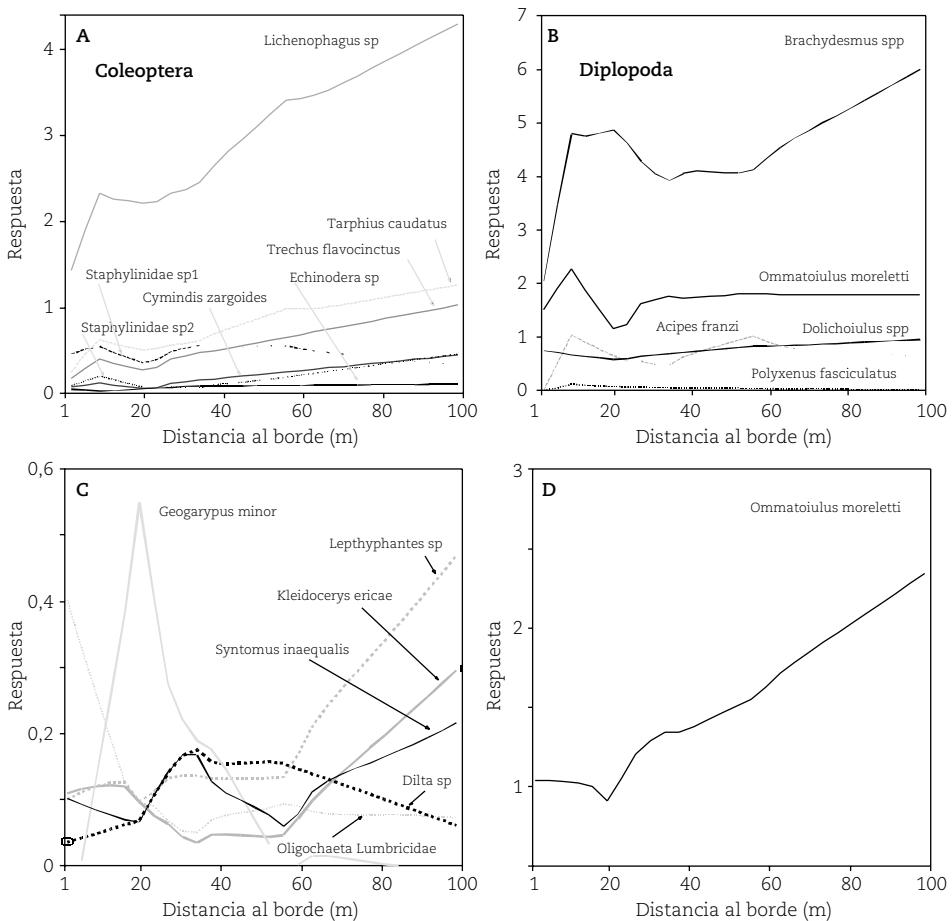
**Figura 11**

Rarefacción de la fauna de invertebrados del mantillo para cada distancia al borde viario en laurisilva y pinar (explicación en el texto)



**Figura 12**

Ejemplos de la diversidad de respuestas específicas a la proximidad del borde viario en laurisilva (A, B) y pinar (C, D). Las curvas representan funciones de regresión localmente ponderada (suavizado lineal, Lowess), a partir de un análisis canónico de correspondencias (CCA) con variables ambientales predictoras (la variable de abscisa, Respuesta, es adimensional). Selección de taxones de invertebrados abundantes o frecuentes en los muestreos de mantillo: en el pinar se muestran representantes de distintos órdenes taxonómicos (C) y la respuesta del diplópodo introducido dominante *O. moreletti* (D). Nótese la diferente repuesta al borde de ésta especie en laurisilva (máxima abundancia, o respuesta positiva, en los bordes) y pinar (máxima abundancia en el interior, respuesta negativa al borde)



Es notable comprobar que, en la laurisilva, la diferencia neta borde-interior en riqueza de especies sea insignificante frente al notable contraste en diversidad (Fig. 10). Por tanto, a la hora de medir este tipo de perturbaciones, puede ser más informativo el grado de recambio de especies que los índices compuestos de diversidad o la simple riqueza (Haskell 2000, Didham *et al.* 1998). La tasa de reemplazamiento de especies (diversidad  $\beta$ ), a lo largo de la transición borde-interior, fue alta en ambos bosques (Fig. 12), lo que se relaciona con una marcada pérdida de diversidad entre 10 metros del borde y el firme viario. Por tanto, el efecto de borde viario sobre los invertebrados puede ser infravalorado con distinto grado de gravedad si se consideran niveles taxonómicos superiores a especie (Oliver & Beattie 1996).

En estos bosques insulares destaca la dominancia numérica de la comunidad por parte de pocas especies introducidas de gran valencia ecológica, como los diplópodos *Ommatoiulus moreletti* y especies de *Brachydesmus*. Los efectos de borde medidos a escala de la comunidad pueden entonces depender fuertemente del comportamiento exhibido por pocas especies generalistas dominantes como estas. Algunos taxones pueden mostrar patrones de respuesta distintos en función del ecosistema analizado. Así, por ejemplo, *O. moreletti* exhibe pautas de variación en abundancia muy distintas en el gradiente borde-interior entre laurisilva y pinar (Fig. 12). Las respuestas de otras especies, posibles indicadores de interés conservacionista que posean requerimientos estrictos de hábitat no perturbado, podrían ser soslayadas en una evaluación a escala supraespecífica.

En conclusión, la fragmentación viaria provoca en ambos bosques un efecto de borde cuyos principales efectos son: 1) incremento de las diversidades  $\alpha$  y  $\beta$ , debido éste último a un rápido reemplazamiento de especies en el gradiente borde-interior, especialmente en los primeros diez metros de bosque; 2) aumento de la abundancia a favor de unas pocas especies introducidas y nativas generalistas, con un aumento concomitante de la dominancia y disminución de la diversidad en el borde; 3) el alcance de la variación en abundancia, riqueza y diversidad  $\alpha$  de invertebrados coincide bastante bien con las zonas de influencia térmica y lumínica del corredor, y con la franja donde se da el mayor contraste en la vegetación, aspectos descritos en apartados anteriores. Esta franja de afección viaria resulta de enorme interés por cuanto aquí se dan las mayores tasas de cambio composicional y de abundancia de invertebrados del mantillo, hábitat crítico en la preservación de la integridad de los restos forestales. Respecto a las escasas, pero sobreabundantes, especies invasoras detectadas, debería determinarse si están implicadas en fenómenos de competencia o desplazamiento de especies nativas que coexisten en los bosques canarios, y sus respuestas a la red viaria.

## Carreteras y avifauna de los bosques canarios

Probablemente, las aves son los organismos que más atención han recibido en el estudio de los impactos viarios y del efecto de borde. Entre otros efectos, la fragmentación en general induce elevadas tasas de nido-parasitismo, depredación de nidos, competencia con especies foráneas o nativas, y distorsiones en la movilidad y comportamiento trófico (Wilcove 1985, Yahner 1988, Bierregaard 1990). Las aves de bosques fragmentados por carreteras sufren también la reducción, subdivisión y pérdida de calidad de los hábitats de cría, procesos que conducen a una pérdida de efectivos poblacionales para aquellas especies dependientes de ambiente forestal extenso y bien preservado (Canaday 1996, Ortega & Capen 1999, Forman & Deblinger 2000). Se ha señalado que incluso vías forestales relativamente estrechas reducen acumulativamente la abundancia de las aves propias de interior (Rich *et al.* 1994).

La fragilidad de las poblaciones de aves ante los efectos de borde de las carreteras dependerá de su complejidad taxonómica y funcional, aspectos que varían geográfica y temporalmente (Ricklefs 1989, Willson *et al.* 1994, Báldi 1996, Tellería & Santos 1998, Nour *et al.* 1999). Así, los nichos ecológicos de las aves son más numerosos y más finamente segregados en la pluvisilva tropical que en los bosques templados mediterráneos (Wilcove *et al.* 1986, Kikkawa 1988).

Los bosques subtropicales canarios son biogeográficamente intermedios entre las comunidades tropicales y las templadas, y albergan avifaunas en parte exclusivas y en parte compartidas con los ecosistemas continentales del Paleártico. ¿Es esta avifauna sensible a efectos de borde de las carreteras forestales? ¿En qué medida? En virtud de su insularidad, y por contraste con las comunidades continentales, la ornitofauna de los bosques canarios se caracteriza por: 1) escaso número de especies, 2) alta endemidad, 3) alta densidad poblacional (compensación de densidades), 4) gran estabilidad anual de la abundancia, 5) reducciones notorias en el tamaño de la puesta (Wright 1980, Báez 1992, Valido & Delgado 1996, Martín & Lorenzo 2001), rasgos todos que pueden determinar, en gran medida, las respuestas comunitarias a la fragmentación viaria.

Tomando como caso de estudio el bosque de laurisilva de Tenerife, la estructura de la comunidad ornítica (véase Tabla 2 para la composición y abundancias relativas por especie) no revela un gran contraste entre el bosque lindante con carreteras y el interior (Fig. 13, Tabla 3). Antes bien, se percibe una tendencia moderada hacia mayor densidad, diversidad, riqueza y uniformidad comunitaria en la proximidad viaria (Fig. 13). Mientras los passeriformes parecen mostrar densidades algo mayores cerca de las carreteras, la Paloma Turquí (*Columba bollii*), ave frugívora endémica con de-



pendencia forestal más estricta, exhibe densidades sensiblemente mayores en el interior (Tabla 3).

Se ha evaluado, como un probable factor causal de esta perturbación en la densidad de palomas cerca de la infraestructura viaria, la intensidad y el ruido del tráfico motorizado (Fig. 14). En nuestro estudio, la intensidad de tráfico media en tramos estrechos de carretera forestal (laurisilva) fue de unos ~1.229 coches/día. La presión sonora del tráfico es bastante elevada en muchos sectores de vía y se alcanzan valores máximos (de hasta 90 decibelios [dBA]) incluso en los segmentos de carretera más remotos. Como resultado más notable, los niveles de ruido se asocian negativamente a la densidad de las dos aves más netamente forestales censadas en la laurisilva, *R. regulus* y *C. bollii*, aunque la respuesta negativa de ésta última es más clara (Tabla 4).

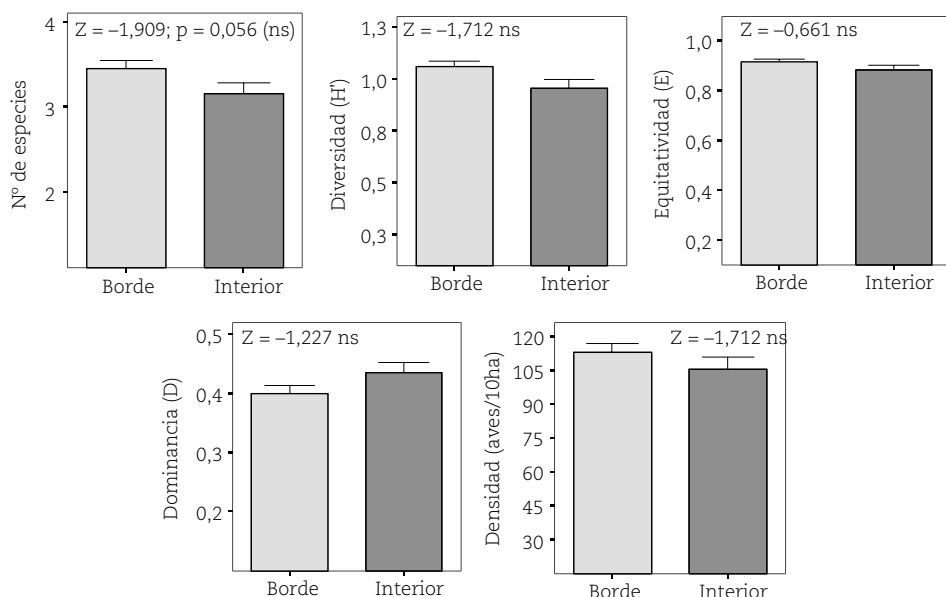
**Tabla 2**

Densidad (aves/10 ha, media  $\pm$  1 DT) y frecuencia de especies (n.º de subunidades de 0,5 ha en que aparecen; n = 185, 3 réplicas; total = 555 muestras) y abundancia relativa respecto al total de la comunidad (%). \* especies registradas sólo en los bordes

Especies	Densidad	Frecuencia	%
<i>Regulus regulus</i>	29,9 $\pm$ 23,79	374	27,21
<i>Phylloscopus canariensis</i>	28,4 $\pm$ 21,89	391	25,80
<i>Turdus merula</i>	12,5 $\pm$ 16,69	223	11,37
<i>Fringilla coelebs</i>	10 $\pm$ 17,47	161	9,13
<i>Columba bollii</i>	8,93 $\pm$ 19,26	132	8,12
<i>Erithacus rubecula</i>	8,49 $\pm$ 12,46	181	7,72
<i>Parus caeruleus</i>	8,29 $\pm$ 14,39	152	7,54
<i>Serinus canarius</i>	2,34 $\pm$ 9,01	38	2,13
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,44 $\pm$ 2,93	11	0,40
<i>Streptopelia turtur</i>	0,28 $\pm$ 2,66	6	0,25
<i>Carduelis chloris</i> *	0,16 $\pm$ 2,18	3	0,14
<i>Carduelis carduelis</i> *	0,12 $\pm$ 1,54	3	0,11
<i>Sylvia melanocephala</i>	0,08 $\pm$ 1,259	2	0,07

**Figura 13**

Descriptores de la comunidad de aves de laurisilva en bordes viarios e interior del bosque (medias + 1 ET) y tests de las comparaciones (U de Mann-Whitney y significación); ns = no significativo



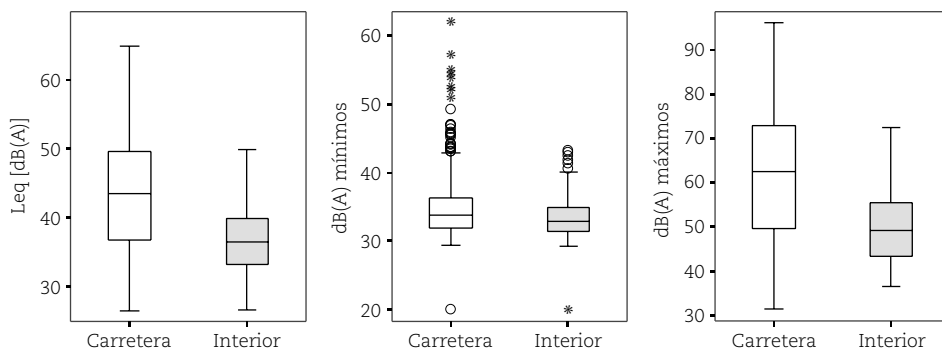
**Tabla 3**

Densidades medias ( $\pm 1$  DT) de las especies de aves dominantes en la época reproductora en bordes de carretera asfaltada e interior de la laurisilva de Tenerife; n: número de subunidades de censo (superficie = 0,5 ha, longitud = 100 m; anchura = 50 m, 3 réplicas por unidad de censo)

Especies	Borde (n = 339)	Interior (n = 216)
<i>Columba bollii</i>	0,3 $\pm$ 0,8	0,7 $\pm$ 1,2
<i>Erithacus rubecula</i>	0,44 $\pm$ 0,6	0,40 $\pm$ 0,7
<i>Fringilla coelebs</i>	0,59 $\pm$ 1	0,35 $\pm$ 0,6
<i>Parus caeruleus</i>	0,42 $\pm$ 0,7	0,41 $\pm$ 0,7
<i>Phylloscopus canariensis</i>	1,5 $\pm$ 1,0	1,28 $\pm$ 1,2
<i>Regulus regulus</i>	1,54 $\pm$ 1,2	1,42 $\pm$ 1,2
<i>Serinus canarius</i>	0,14 $\pm$ 0,5	0,07 $\pm$ 0,3
<i>Turdus merula</i>	0,65 $\pm$ 0,9	0,58 $\pm$ 0,8

**Figura 14**

Variación en los niveles de ruido [dB(A)] del tráfico motorizado entre borde viario e interior de la laurisilva. Los diagramas de caja muestran la mediana (línea horizontal), cuartiles, errores típicos, valores extremos (o) y atípicos (\*)



**Tabla 4**

Correlaciones de Spearman ( $r_s$ ) entre el aforo (vehículos/h), nivel de ruido máximo [dB(A)] y la densidad de las aves más frecuentes en laurisilva.

La correlación con el ruido sólo se calculó para las aves en el borde.

\*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; ns: no significativo

Especies	$r_s$ (vehículos/h)	$r_s$ dB(A)
<i>Columba bollii</i>	-0,730***	-0,278**
<i>Regulus regulus</i>	-0,025 ns	0,037 ns
<i>Erithacus rubecula</i>	-0,115 ns	-0,139 ns
<i>Parus caeruleus</i>	0,038 ns	0,294**
<i>Serinus canarius</i>	0,137 ns	0,272**
<i>Fringilla coelebs</i>	0,209 ns	0,086 ns
<i>Phylloscopus canariensis</i>	0,078 ns	0,105 ns
<i>Turdus merula</i>	-0,034 ns	0,148 ns
Densidad total (aves/10 ha)	0,156 ns	0,062 ns
Riqueza (n.º de especies)	0,065 ns	0,102 ns
Diversidad ( $H'$ )	0,168 ns	0,023 ns
Equitatividad (E)	0,194 ns	-0,036 ns
Dominancia (D)	-0,152 ns	-0,042 ns

Por otra parte, el 91% de la comunidad ornítica se compone de paseriformes, con sólo 2 especies insectívoras (*Phylloscopus canariensis* y *Regulus regulus*) formando tanto como el 50% de la densidad global (Tabla 2). Evidentemente, hay un escaso equirreparto en esta comunidad insular en contraste con sus análogos continentales. Además, éstas y otras aves abundantes en la laurisilva (p.e. *Parus caeruleus*, *Turdus merula*, *Fringilla coelebs*, *Erithacus rubecula*) muestran respuestas moderadamente positivas, lo que ocurre también en distinta medida para especies no forestales como el canario (*Serinus canarius*).

Estos resultados son, en general, consistentes con la hipótesis del enriquecimiento y aumento de la densidad de la avifauna en las zonas de contacto entre ecosistemas (De Graaf 1992). Blair (1996) encontró que las especies nativas susceptibles eran menos frecuentes y abundantes hacia las zonas con mayor densidad viaria y uso humano; sin embargo, la riqueza, diversidad y biomasa global creció en los niveles intermedios de perturbación. La avifauna de laurisilva puede ejemplificar una situación análoga. Muchas de las especies compartidas entre localidades del Paleártico y las islas se comportan respecto al hábitat de modo consistente con esta tendencia (Carrascal 1987, Meunier *et al.* 1999). En la Península Ibérica, por ejemplo, la proximidad de carreteras y autopistas a fragmentos de pinar rodeados de matriz agrícola, desfavorece a las aves de interior, mientras que las especies ubiquestas mostraron respuestas positivas (Brotons & Herrando 2001).

En los ecosistemas templados mediterráneos la influencia humana es secular, la fragmentación natural y artificial es intensa y el paisaje heterogéneo (Santos & Tellería 1998, Burel & Baudry 2002), lo que promovería a las especies de amplia valencia ecológica y afines a los márgenes. Bajo esta óptica se pueden plantear estos factores, como influyentes en la respuesta global a los bordes viarios en laurisilva: a) efectos de la insularidad: comunidad pobre en especies, aumento de la densidad media por especie para compensar el vacío competitivo, y expansión del nicho (Blondel *et al.* 1988); la pobreza en especies de la comunidad y la expansión del nicho han sido sugeridos por otros estudios (Carrascal 1987, Carrascal *et al.* 1992, Valido & Delgado 1996). Estos procesos, no ligados a la fragmentación, pueden dotar de ventajas adaptativas de partida ante la presencia de bordes viarios a muchas especies de laurisilva; b) superior disponibilidad de hábitats marginales, coincidentemente con c) alto porcentaje de especies afines por hábitats marginales (Báldi 1996, Brotons & Herrando 2001); d) alta conectividad general de las manchas de bosque remanentes y alta relación área de matriz forestal/carretera.

Del examen de los trabajos citados en Báldi (1996: p. 165) sobre bordes antropógenos de la zona templada continental, se desprende que un 30-

75% (media~60%) de las especies es indiferente a los bordes, un 34% consistió en especies de borde y sólo un 10% fueron especies de interior. La respuesta general de la avifauna de laurisilva, bosque insular templado en la transición con la zona tropical, se aviene en general a ese patrón geográfico. En nuestro estudio de la laurisilva, si se comparan las densidades medias generales, de 13 especies, 12 (~92%) muestran indiferencia o aún apetencia por los bordes viarios. Este resultado no contradice la percepción de que hay una mayoría de especies afines a los hábitats de borde en la zona templada: la mayoría de especies de passeriformes sería ubi- quista con amplios límites de tolerancia a la presencia de carreteras estrechas en el bosque.

En especies generalistas como *T. merula*, *F. coelebs* y *E. rubecula* la estructura del hábitat tiene también influencia sobre la actividad trófica. *F. coelebs* es versátil en el uso del hábitat en función de los recursos disponibles entre distintos bosques canarios (Carrascal *et al.* 1992, Valido *et al.* 1994). En este pinzón, el mayor uso del suelo en el borde se explica por su carácter granívoro e insectívoro (Carrascal 1987), recursos que puede explotar eficientemente cerca de las carreteras. *E. rubecula* explota *Viburnum rigidum* con preferencia sobre otras plantas con frutos carnosos (Herrera 1995, Valido & Delgado 1996, Delgado 2002). Esta planta exhibe mayores cosechas en claros dentro del bosque y bordes forestales, lo que concuerda con el patrón de selección de hábitat mostrado por éste pájaro dispersor, que forrajea preferentemente en parches de vegetación abierta, baja y de sotobosque denso (Delgado 2002), condiciones que con frecuencia se dan en los márgenes viarios.

La reducción del suministro de alimento en los bordes de ecosistemas fragmentados se ha considerado típicamente una amenaza para las poblaciones de aves (Robinson 1998). No obstante, ésta hipótesis ha sido raramente evaluada (Burke & Nol 1998). Aunque no hemos estimado aún la diferencia en disponibilidad de alimento en los bordes respecto al interior forestal, como se muestra más arriba (Figs. 10-12) se produce un máximo en abundancia de macroinvertebrados del mantillo junto a las carreteras. Aves como el mirlo invierten tiempo en el suelo de bordes de pistas y asfalto, donde depredan principalmente miriápodos (milpiés *Ommatoiulus moreletti*) y otros artrópodos, lombrices de tierra (Delgado & Valido 1998). *O. moreletti* y las lombrices de tierra suponen el componente animal mayoritario en la dieta de *T. merula* en la laurisilva. Estos invertebrados, en gran parte introducidos, suponen un porcentaje alto de la fauna presente en los bordes disponible como alimento. Los invertebrados son un recurso crítico durante la cría para especies que forrajean en este sustrato (*Turdus*, *Fringilla*, *Columba*, *Erithacus*, *Streptopelia*). Esta abundancia diferencial a lo largo de los márgenes podría representar un recurso predecible influyente en algunas especies orníticas que sería consistente con una leve tenden-

cia al aumento de la densidad ornítica en el margen viario. Al mismo tiempo, esto contrasta con lo observado en otros ecosistemas, donde la reducción en disponibilidad de invertebrados en los márgenes de los fragmentos es la norma (Burke & Nol 1998, Robinson 1998, Haskell 2000).

### **Efectos de borde viarios y vertebrados invasores: el caso de las ratas en los bosques canarios**

Uno de los impactos más preocupantes de las carreteras es la creación de hábitats y conductos para un amplio elenco de especies invasoras (Bennet 1991, Saunders *et al.* 1991). Muchas de estas especies son depredadores oportunistas que dañan severamente el hábitat remanente, a menudo en función de la distancia al borde de la carretera (Bennet 1991). La hipótesis de que la tasa de depredación es significativamente superior a lo largo de la frontera de un hábitat ha sido puesta a prueba, con resultados muy heterogéneos, en diversos bosques y otros ecosistemas continentales (Yahner 1988, Hartley & Hunter 1998, Lahti 2000). La simplicidad relativa (pobreza o ausencia de depredadores nativos —especialmente mamíferos—) y la alta fragilidad propia de los ecosistemas insulares los hace especialmente susceptibles a las invasiones, inducidas en gran medida por la fragmentación (Whittaker 1998, D'Antonio & Dudley 1995). A pesar de ello, poco se sabe de los posibles efectos de las carreteras sobre las especies invasoras en islas. En la isla de Tenerife hemos estudiado los patrones de forrajeo de un mamífero introducido, la rata negra (*Rattus rattus*), en relación al borde viario en la laurisilva y el pinar.

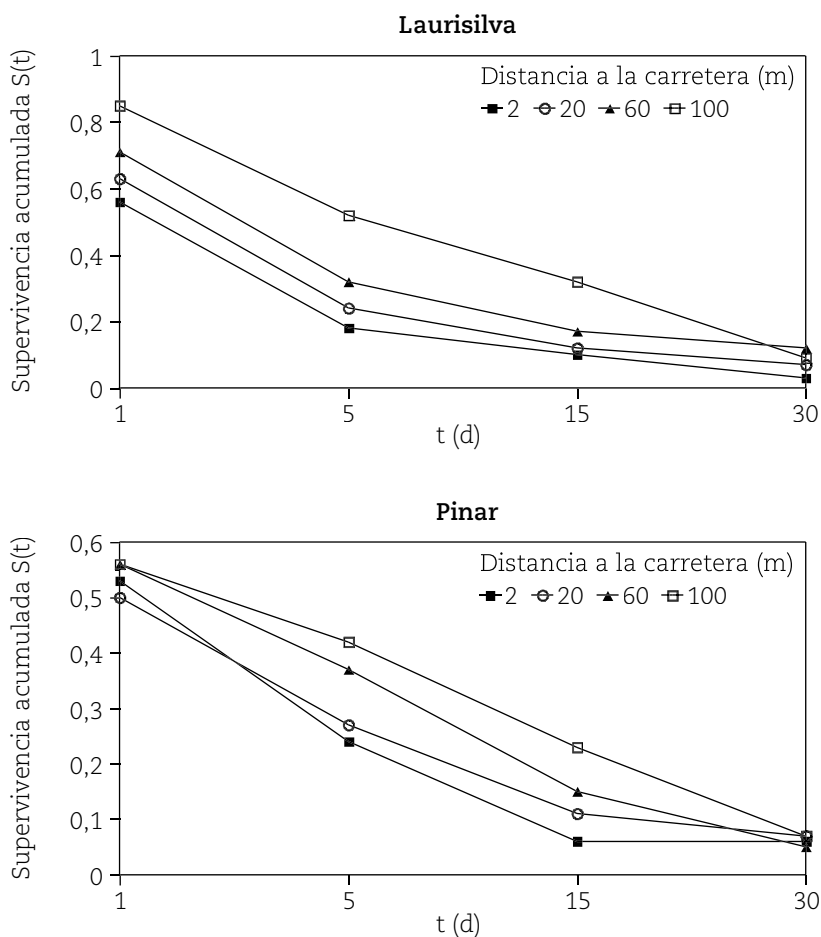
#### *Efecto de borde viario en la actividad depredadora de Rattus rattus*

Ambos bosques insulares están colonizados por *R. rattus* y no albergan actualmente especies nativas de roedores. Podemos esperar que la misma especie invasora muestre patrones de comportamiento distintos en respuesta a las carreteras, y a sus preferencias de hábitat, entre distintos ecosistemas en los que es común a escalas local (dentro de cada bosque) y de paisaje (entre bosques) (Donovan *et al.* 1997, Hernández *et al.* 1999, Delgado 2000, 2002). Comparando la remoción de cebos en exclusiones a distancias variables del borde de las carreteras, hemos encontrado un gradiente decreciente en la intensidad de depredación de las ratas desde los bordes de las carreteras hacia el interior forestal en el suelo de ambos bosques (Fig. 15; Delgado *et al.* 2001a). El efecto de borde sobre dicha actividad está influido por la topografía del bosque: la actividad de los roedores varía en función de la estructura del bosque (Price & Jenkins 1986, Myster & Pickett 1993), que a su vez está condicionada por restricciones inherentes a la heterogeneidad topográfica del mismo (Miller *et al.* 1996).

Los ensayos de depredación de cebos por ratas revelan que: a) en términos de encuentro y consumo de cebos, las ratas muestran mayor intensidad de forrajeo en la laurisilva que en el pinar (Fig. 15); b) dentro de cada ecosistema existe una gran variación espacial en su actividad depredadora, considerando tanto la proximidad a la carretera como la topografía del paisaje forestal (Fig. 16); el efecto de borde viario sobre la búsqueda de alimento fue más acusado en la laurisilva que en el pinar (Fig. 15); c) la inte-

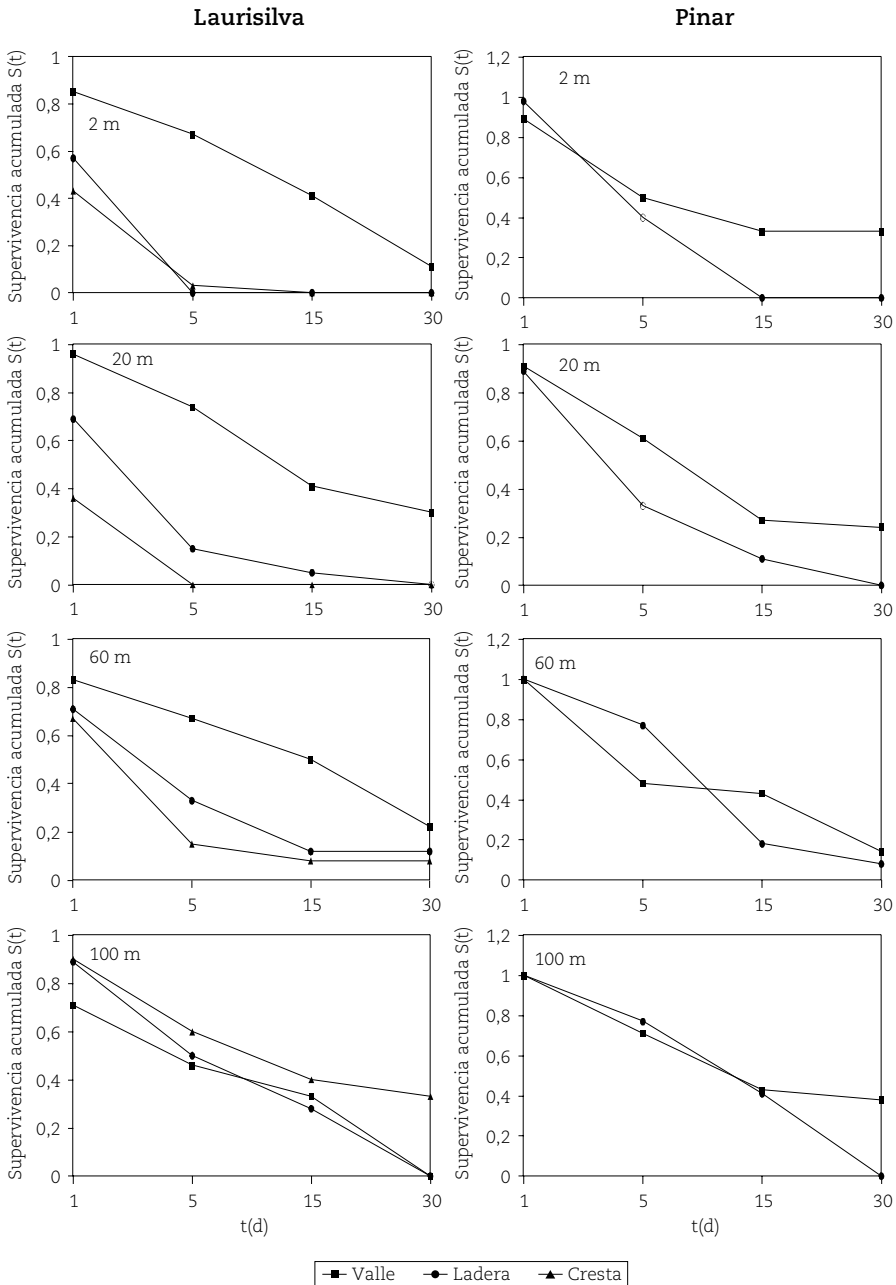
**Figura 15**

Funciones de supervivencia acumuladas (tiempo,  $t$  en días) de los cebos depredados por ratas en laurisilva y pinar, en función de la distancia al borde de la carretera



**Figura 16**

Comparación de las curvas de supervivencia para los cebos depredados por ratas según aspecto topográfico en laurisilva y pinar (sólo 2 categorías en pinar). Se fijó el efecto de la distancia a la carretera en cada caso





racción entre el efecto de borde de las carreteras y la topografía afecta al comportamiento de búsqueda de alimento de las ratas más claramente en laurisilva (Fig. 15). A la vista de lo expuesto aquí, cabe preguntarse si las ratas suponen un mayor riesgo como depredadores en los bordes frente a situaciones más hacia el interior del bosque. En el apartado siguiente exploramos otro aspecto de la relación entre estos vertebrados invasores y las carreteras forestales: su potencial como depredadores de nidos de aves.

*Efectos del borde viario y la perturbación del hábitat en la depredación de nidos por ratas en la laurisilva*

Se han comprobado numerosos efectos negativos de depredadores extraños sobre especies y ecosistemas insulares. Los depredadores no nativos han provocado la extinción o disminución de poblaciones de especies endémicas de aves, reptiles, pequeños mamíferos e invertebrados, con escasa o nula capacidad de recuperación ante la agresividad invasora (Stone & Loope 1987, Hooker & Innes 1995). La red viaria crea corredores artificiales que facilitan la eventual invasión y generalización de estos impactos (Getz *et al.* 1978, Vermeulen & Opdam 1995). Los cambios en la superficie forestal, estructura de la vegetación y disponibilidad de comida alteran la abundancia y comportamiento de los depredadores nativos y exóticos cerca de las carreteras y otros bordes (p.e. Adams & Geis 1983, Arnold & Weeldenburg 1990, May & Norton 1996). En las comunidades de aves continentales afectadas por la fragmentación existe siempre un conjunto de especies cuya densidad y diversidad decrece según merma el área del fragmento y crece el perímetro de los bordes inducidos. Una explicación frecuente es la elevada tasa de depredación de nidos junto a los bordes (Rich *et al.* 1994).

Las revisiones sobre el efecto de borde en la depredación de nidos delatan una mayoría de estudios efectuados en el continente en transiciones entre bosques tropicales y templados y paisajes agrícolas o pastos (p.e. Patton 1994, Andrén 1995, Hartley & Hunter 1998, Söderström 1999, Lahti 2001). Pocos autores han considerado los efectos de la red viaria sobre la depredación de nidos (Burkey 1993, Lindenmayer *et al.* 1999, Bergin *et al.* 2000), particularmente en islas oceánicas.

En hábitats insulares, donde los depredadores naturales son escasos o ausentes, las especies exóticas de mamíferos, como las ratas (*Rattus spp.*), asumen rápidamente el papel de depredadores de nidos generalistas (Atkinson 1986, Martin *et al.* 2000). Este hecho, unido a la proliferación de infraestructuras viarias en territorios insulares limitados, podría promover importantes disminuciones en las poblaciones de aves insulares sensibles

a la fragmentación y/o a los depredadores. Debido a la complejidad de las asociaciones de predadores en hábitats continentales, en muchos casos ha sido difícil identificar con precisión la especie implicada en el expolio del nido (p.e. Bayne *et al.* 1997, Darveau *et al.* 1997, Matthews *et al.* 1999, Bergin *et al.* 2000). Esto conlleva admitir poco poder predictor sobre los correlatos ambientales que explican la tasa de depredación observada (Huh-ta 1995). A la vez, esto puede ocultar la importancia de factores ambientales asociados a los efectos de borde (Lahti 2001). Aquí hemos insistido en la depredación ejercida por una especie concreta para evaluar la interacción entre rasgos del hábitat y el efecto de borde viario.

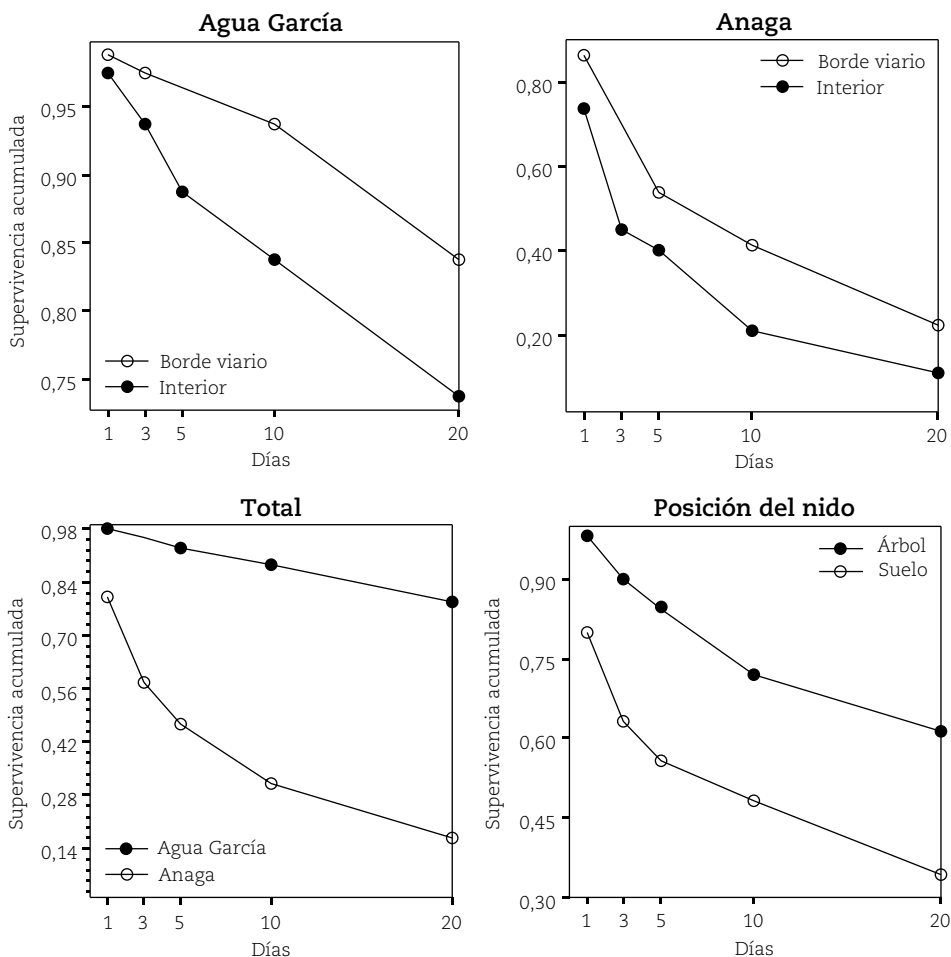
El impacto de la rata negra en los bosques canarios sobrepasa el límite de la carretera para ocupar prácticamente todo el hábitat forestal disponible. *R. rattus* es la causa principal de fracaso reproductivo en las palomas endémicas canarias *Columba junoniae* y *C. bollii* (Martín *et al.* 2000). Su comportamiento arborícola (Hooker & Innes 1995) es causa de este impacto como depredador de nidos de *C. bollii*, así como de la destrucción de partes aéreas de muchas especies vegetales endémicas. Fue de hecho fotografiada en 99,5% de los casos de depredación en filmaciones automáticas en experimentos de depredación de nidos artificiales (Hernández *et al.* 1999). Sin embargo, usa también asiduamente el suelo en los bosques canarios en la búsqueda de comida (Delgado *et al.* 2001a, Fig. 17).

Los experimentos con nidos artificiales y ratas en bordes viarios de laurisilva no corroboran la hipótesis de una mayor tasa de depredación en el borde (Yahner 1988). En una revisión reciente, Lahti (2001) tampoco encontró evidencias concluyentes que induzcan a generalizar las altas tasas de depredación de nidos cerca de los bordes de los ecosistemas. En la laurisilva hemos detectado de hecho mayores tasas de expolio de nidos artificiales a 50 metros hacia el interior de las manchas de bosque que en el margen de pistas y carreteras (Fig. 17).

Esto sugiere una importante influencia de la estructura de la vegetación, que contrasta entre los dos bosques estudiados. Tales efectos no son exclusivamente dependientes de la proximidad de las vías. Independientemente de la proximidad viaria, los nidos del suelo fueron depredados siempre antes que los arbóreos (Fig. 17). Otros factores determinantes de superiores tasas de depredación en el interior que pueden postularse son: 1) virtual ausencia de depredadores autóctonos de nidos (Darveau *et al.* 1997) como competidores de las ratas; 2) alta densidad de aves en todo el bosque; 3) ubiquismo de *R. rattus* (Moors *et al.* 1992, Delgado 2002). En el apartado anterior se señaló una moderada tendencia a una mayor abundancia de aves en los bordes. Sin embargo, el patrón de abundancia de las aves en el borde no se corresponde necesariamente con la distribución de los nidos a escala local. Una tendencia comúnmente asumida es que mu-

**Figura 17**

Efectos de borde viario, reducto forestal (Anaga vs Agua García) y ubicación en la supervivencia de nidos a la depredación por ratas (n = 160 nidos por tratamiento)



chas especies de aves y sus depredadores de nidos son más frecuentes y abundantes a lo largo de los bordes de los fragmentos (Whitcomb et al. 1981, Burkey 1993).

En los reductos de laurisilva conservados (Anaga, Fig. 17), la proliferación de distintos hábitats de borde es menor, y la continuidad, conservación y homogeneidad de la masa forestal son mayores que en Agua García

(reducto muy alterado). Por ello resulta lógico que la variación local y entre parcelas haya sido menor en Anaga. Creemos que, en Agua García, el fuerte contraste en fisonomía de la vegetación entre las parcelas puede explicar buena parte de la variación en la intensidad y distribución espacial de la depredación de nidos por *R. rattus*.

Al menos un trabajo sobre márgenes de carreteras reveló mayor influencia de la composición del paisaje, tipo de hábitat circundante y escala espacial del estudio que la presencia viaria en la depredación de nidos (Bergin *et al.* 2000). El contexto espacial de la mayoría de estos trabajos es un hábitat primario, altamente fragmentado, rodeado por todas partes por la matriz extraña dominante. Comparativamente, la superficie de nuestro sistema es mayoritariamente laurisilva, el hábitat primario de las presas, mientras que el elemento extraño (el corredor viario) representa un porcentaje inferior. La densidad de la red viaria, y por tanto la cantidad de hábitat de borde y el nivel de alteración son superiores en el reducto perturbado que en el mejor conservado. Inesperadamente, la abundancia relativa de ratas y la depredación global de nidos fueron mayores en ésta última.

Este resultado es similar a lo encontrado en el pinar canario (vegetación más abierta, sotobosque más expuesto, bóveda arbórea más alta y menos accesible, menor disponibilidad de alimento), donde la actividad de *R. rattus* fue menos intensa que en la laurisilva, más cerrada, baja, densa y más rica en presas (Delgado *et al.* 2001a). Este patrón podría relacionarse con una menor disponibilidad de comida y riesgo de depredación más alto en hábitats extremos como los márgenes de las pistas y carreteras; esto se vería coadyuvado por la degradación de la vegetación, principalmente por extracción selectiva de madera que promueve un crecimiento vegetativo denso en los márgenes. Nuestros resultados sugieren que la depredación de nidos artificiales en laurisilva no es el resultado estricto de efectos de borde, sino más bien una combinación de factores influyentes relacionados con la estructura del paisaje a escala local. A esta escala operarían condicionantes como la estructura y composición de la vegetación y, por ende, de la variación en las comunidades orníticas.

## Conclusiones

Las carreteras son, claramente, una fuente de perturbaciones que contribuyen a estructurar los patrones composicionales y dinámicos de la vegetación y la fauna de estos bosques fragmentados. La franja marginal viaria definida aquí preliminarmente es una zona acotada y diferenciada del resto del bosque en sus propiedades físicas y biológicas. A escala de paisaje, esta zona de contacto con el corredor antrópico se suma a la su-

perficie de las vías, ocupando una ingente proporción de la superficie forestal remanente, aún por evaluar. Pese a la escasa ocupación de territorio a escala local, las carreteras pueden alterar significativamente los hábitats adyacentes y ocupar enormes extensiones a escala regional (Martín & Fernández-Palacios 2001, Heilman *et al.* 2002). En cuanto a superficie de bosque consumida por kilómetro de longitud, las carreteras forestales tienen un enorme efecto acumulado. Sólo la calzada más los arcenes de una vía de sólo 7 metros de anchura ocupan 7.000 m<sup>2</sup> por kilómetro. Sumemos a esta cantidad la anchura «promedio» de la franja de afección viaria ofrecida aquí como alcance de los cambios estructurales y composicionales más importantes (~10 m), en ambos bordes (27 m de anchura). Sustraemos de este modo una superficie de bosque de 27.000 m<sup>2</sup> por kilómetro de infraestructura (~0,03 Km<sup>2</sup>), superficie equivalente a unos 5 campos de fútbol.

En la laurisilva, la influencia sobre el microclima, la estructura de la vegetación y la  $\alpha$ -diversidad de invertebrados (no así su cambio espacial en composición específica o  $\beta$ -diversidad) se propaga hasta unos 5-10 metros desde el borde. En cambio, los efectos de borde sobre la comunidad de aves y dos facetas de la actividad depredadora de las ratas invasoras en los bosques no pueden definirse con tal precisión en el espacio, y probablemente se extienden, de forma más o menos difusa, a la práctica totalidad de la masa forestal. La zona de influencia descrita no es tan evidente en el pinar.

Las respuestas mostradas para diferentes indicadores de impacto viario sugieren y permiten plantear la existencia de posibles efectos sinérgicos e interrelacionados. Así, por ejemplo ¿influye la distribución de las presas invertebradas en la respuesta en densidad de la avifauna en torno al corredor? ¿Rastrea las ratas la abundancia de presas como nidos de aves, semillas o invertebrados en el gradiente borde-interior forzando cambios en su distribución espacial? Sería de esperar, en cualquier caso, que las respuestas particulares de cada componente de la biota tengan una alta incidencia en los distintos niveles relacionados de la red trófica. Subsiguientes investigaciones podrían analizar éstos y otros factores de estructuración de la biota de la frontera establecida entre la carretera y el bosque.

La utilización de categorías taxonómicas supraespecíficas muy inclusivas como indicadores de influencia del borde viario, posiblemente ofrecen estimas mucho menos precisas y, por lo tanto, menos útiles de su sentido y magnitud ecológica. Esto nos lleva a insistir en la necesidad de conocer exhaustivamente la composición taxonómica fina de las comunidades en bosques fragmentados por carreteras. Evidentemente, este es un vacío por cubrir en la evaluación ambiental con fines de conservación.

A tenor de lo expuesto, pueden proponerse unas recomendaciones para mejorar la gestión y atenuar el contraste ecológico en los márgenes viarios: a) favorecer, donde las condiciones del corredor así lo sugieran, el cerramiento de la bóveda arbórea sobre el firme; b) cerramiento de pistas a vehículos motorizados para promover la recolonización de las mismas por la vegetación forestal; esto podría verificarse evaluando el grado de uso de las pistas, su necesidad de uso objetivo y la importancia ecológica y científica de los restos atravesados en el paisaje fragmentado, con la doble intención de aumentar la conectividad y reducir la superficie de influencia de los bordes; c) la conservación y el estudio de la vegetación marginal respetando su estructura física y riqueza nativa, al tiempo que se controla la riqueza exótica; en este sentido, d) la actual práctica de «limpieza» de los márgenes viarios (i.e. el desarraigo intermitente de la vegetación nativa propia de estos bordes) crea un vacío competitivo que está siendo aprovechado de forma oportunista por especies de flora y fauna invasora, de las que los resultados presentados en este capítulo son sólo un ejemplo; e) además, estas actividades pueden favorecer cambios edafodinámicos y microclimáticos negativos que se propagan hacia el interior del bosque. Algunos beneficios para la biota serían: 1) Las especies que usan la bóveda arbórea como hábitat de cría y forrajeo, o corredor de dispersión (p.e. aves frugívoras, artrópodos), como las que explotan el firme viario, se verán favorecidas por la continuidad del dosel; 2) las condiciones microclimáticas estarían más reguladas en el claro lineal; 3) esto supondría una menor pérdida homeostática del bosque y la existencia de una pantalla natural frente a afecciones viarias (ruido, gases, microclima, impacto visual) y a invasiones de especies exóticas.

Los dos bosques estudiados difieren en estructura y dinámica, por lo que su capacidad de acogida, resistencia y susceptibilidad a los corredores de perturbación son muy distintas. Los patrones de cambio en diversidad y abundancia en el pinar parecen estar más sometidos a variación independiente de la distancia al borde que en la laurisilva. Para rasgos como algunas condiciones físicas y estructurales limitantes, el borde y el interior tienden a ser más parecidos entre sí (menos asimétricos) en el pinar que en la laurisilva. Esto podría condicionar una diferente permeabilidad e *invasibilidad* del borde viario a distintas perturbaciones físicas y biológicas. Otros factores no analizados aquí, como la longitud, forma y área de las franjas marginales, tamaño de los fragmentos forestales divididos por la infraestructura, y efectos de barrera y conducto de estas infraestructuras, deben ser objeto de futuros estudios.

## Referencias

- ADAMS, L.W. & GEIS, A.D. 1983. Effects of roads on small mammals. *Journal of Applied Ecology* 20: 403-415.
- ANDRÉN, H. 1995. Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. In: *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (eds). Chapman & Hall, Londres.
- ANDREWS, A. 1990. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review. *Australian Zoologist* 26: 130-141.
- ARCO, M.J. DEL, PÉREZ DE PAZ, P.L., RODRÍGUEZ, O., SALAS, M. & WILDPRET, W. 1992. Atlas cartográfico de los pinares canarios.II: Tenerife. Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- ARÉVALO, J.R. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 1998. Treefall gap characteristics and its influence on regeneration in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Journal of Vegetation Science* 9: 297-306.
- ARNOLD, G.W. & WEELDENBURG, J.R. 1990. Factors determining the number and species of birds in road verges in the wheatbelt of Western Australia. *Biological Conservation* 53: 295-315.
- ASCHAN, G., JIMÉNEZ, M.S., MORALES, D. & LOSCH, R. 1994. Aspectos microclimáticos de un bosque de laurisilva en Tenerife. *Vieraea* 23: 125-141.
- ATKINSON, I.A.E. 1986. Rodents on New Zealand's northern offshore islands: distribution, effects and precautions against further spread. In: Wright, A.E. & Beaver, R.E. (eds.), *The offshore islands of northern New Zealand*. New Zealand Dept of Lands and Survey Information Ser. 16: 13-40.
- BÁEZ, M. 1992. Zoogeography and evolution of the avifauna of the Canary Islands. Pp 425-431, In: Campbell, K.E. Jr. (ed). *Papers in Avian Paleontology, Science Series 36*, Natural History Museum of Los Angeles County.
- BÁLDI, A. 1996. Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypothesis for the explanation of differences. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 42: 163-172.
- BAYNE, E. M., HOBSON, K.A. & FARGEY, P. 1997. Predation on artificial nests in relation to forest type: contrasting the use of quail and plasticine eggs. *Ecography* 20: 233-239.
- Bennet, A.F. 1991. Roads, roadsides and wildlife conservation: a review. In: *Nature Conservation 2: The role of corridors*. Saunders, D.A. & Hobbs, R.J. (eds.). pp: 99-118. Surrey Beatty & Sons.
- BERGIN, T. M., BEST, L. B., FREEMARK, K. E. & KOEHLER, K. J. 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* 15: 131-143.
- BIERREGAARD, R.O. Jr. 1990. Avian communities in the understory of Amazonian forest fragments. In: Keast, A. (ed.), *Biogeography and ecology of forest bird communities*, pp: 333-343. SPB Academic Publ. La Haya.
- BLAIR, R.B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6: 506-519.
- BROTONS, L. & HERRANDO, S. 2001. Reduced bird occurrence in pine forest fragments associated with road proximity in a Mediterranean agricultural area. *Landscape and Urban Planning* 57: 77-89.
- BUREL, F. & BAUDRY, J. 2002. *Ecología del paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones*. Mundi-Prensa, Madrid.

- BURKE, D.M. & NOL, E. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *The Auk* 115: 96-104.
- BURKEY, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66: 139-143.
- BURNETT, S.E. 1992. Effects of a rainforest road on movements of small mammals: mechanisms and implications. *Wildlife Research* 19: 95-104.
- CANADAY, C. 1996. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* 77: 63-77.
- CARRASCAL, L.M. 1987. Relación entre avifauna y estructura de la vegetación en las repoblaciones de coníferas de Tenerife (Islas Canarias). *Ardeola* 34: 193-224.
- CARRASCAL, L.M., TELLERÍA, J.L. & VALIDO, A. 1992. Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? *Journal of Biogeography* 19: 383-390.
- CONTRERAS, M.J. 1988. Seguimiento de los micromamíferos del P.N. de Garajonay-La Gomera. Resultados: nov. 1987- nov. 1988. Inédito.
- CRIST, T.O. & AHERN, R.G. 1999. Effects of habitat patch size and temperature on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in an old field. *Environmental Entomology* 26: 681-689.
- D'ANTONIO, C.M. & DUDLEY, T.L. 1995. Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. Pp. 103-121, In: Vitousek, P.M., Loope, L.L., & Adersen, H. (eds.). *Islands. Biological diversity and ecosystem function*. Springer, Nueva York.
- DARVEAU, M., BÉLANGER, L., HUOT, J., MÉLANÇON & DEBELLEFEUILLE, S. 1997. Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest. *Ecological Applications* 7: 572-580.
- DEGRAAF, R.M. 1992. Effects of even-aged management on forest birds at northern hardwood stand interfaces. *Forest Ecology and Management* 46: 95-110.
- DELGADO, J.D. & VALIDO, A. 1997. Organización trófica de la comunidad de aves de la laurisilva de Tenerife. Resúmenes V Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET), Córdoba.
- DELGADO, J.D. & VALIDO, A. 1998. Dieta del Mirlo (*Turdus merula*) en la laurisilva de Tenerife. Resúmenes XIV Jornadas Ornitológicas (Aves en Islas). SEO-Birdlife, Puerto de la Cruz, Tenerife.
- DELGADO, J.D. 2000. Selection and treatment of fleshy fruits by the Ship Rat (*Rattus rattus* L.) in the Canarian laurel forest. *Mammalia* 64: 11-18.
- DELGADO, J.D., ARÉVALO, J.R. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2001a. Road and topography effects on invasion: edge effects in rat foraging patterns in two oceanic island forests (Tenerife, Canary Islands). *Ecography* 24: 539-546.
- DELGADO, J.D., ARÉVALO, J.R. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2001b. Fragmentación de los ecosistemas forestales. In: Fernández-Palacios, J.M. & Martín, J.L. (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- DELGADO, J.D. 2002. Interaction between introduced rats and a frugivore bird-plant system in a relict island forest. *Journal of Natural History* 36: 1247-1258.
- DIDHAM, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.
- DIDHAM, R. K., HAMMOND, P.M., LAWTON, J.H., EGGLETON, P. & STORK, N.E. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68: 295-323.



- DONOVAN, T.M., JONES, P.W., ANNAND, E.M. & THOMPSON III, F.R. 1997. Variation in local-scale effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78: 2064-2075.
- DOWDING, J.E. & MURPHY, E.C. 1994. Ecology of ship rats (*Rattus rattus*) in a Kauri (*Agathis australis*) forest in Northland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 18: 19-28.
- DOWNES, S.J., HANDASYDE, K.A. & ELGAR, M.A. 1997. Variation in the use of corridors by introduced and native rodents in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 82: 379-383.
- FERNÁNDEZ, A. 2001. Conservación y restauración ecológica de los bosques. In: Fernández-Palacios, J.M. & Martín, J.L. (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & ARÉVALO, J.R. 1998. Tree strategies regeneration of the trees in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology* 127: 21-29.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & DE NICOLÁS, J.P. 1995. Altitudinal pattern of vegetation variation on Tenerife. *Journal of Vegetation Science* 6: 183-190.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., LÓPEZ, R., LUZARDO, C. & GARCÍA, J. 1992. Descripción ecológica y evaluación de la producción primaria neta de cuatro estaciones representativas de los ecosistemas más característicos de Tenerife (Islas Canarias). *Studia Oecologica* 9: 105-124.
- FORMAN, R.T.T. 1998. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FORMAN, R.T.T. & ALEXANDER, L. E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- FORMAN, R.T.T., BISSONETTE, J., CLEVINGER, A., CUTSHALL, C., DALE, V., FAHRIG, L., GOLDMAN, C., HEANUE, K., JONES, J., SPERLING, D., SWANSON, F., TURRENTINE, T. & WINTER, T. 2002. *Road ecology: Science and solutions*. Island Press, Washington.
- FORTIN, M.-J. 1994. Edge detection algorithms for two-dimensional ecological data. *Ecology* 75: 956-965.
- GETZ, L.L., COLE, F.R. & GATES, D.L. 1978. Interstate roadsides as dispersal routes for *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* 59: 208-212.
- GILLER, P.S. 1996. The diversity of soil communities, the «poor man's tropical rainforest». *Biodiversity and Conservation* 5: 135-168.
- GOBIERNO DE CANARIAS. 2001. *Directrices de Ordenación y del Turismo de Canarias*. Libro I: De las Directrices de Ordenación General. Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- GOOSEM, M. & TURTON, S. 2000. Impacts of roads and powerlines on the Wet Tropics World Heritage Area, Stage 2, July 2000. Rainforest CRC Research Report n.º 6, Australia.
- GUSTAVSSON, T. 1990. Variation in road surface temperature due to topography and wind. *Theoretical and Applied Climatology* 41: 227-236.
- HANSSON, L. 2000. Indicators of biodiversity: recent approaches and some general suggestions. BEAR Technical Report No. 1, Uppsala.
- HARPER, K.A. & MACDONALD, S.E. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-uts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 535-546.
- HARTLEY, M.J. & HUNTER JR., M.L. 1998. A meta-analysis of forest cover, edge effects, and artificial nest predation rates. *Conservation Biology* 12: 465-469.
- HASKELL, D.G. 2000. Effects of forest roads on macroinvertebrate soil fauna of the southern Appalachian Mountains. *Conservation Biology* 14: 57-63.

- HAVLICK, D.G. 2002. *No place distant. Roads and motorized recreation on America's public lands*. Island Press, Washington.
- HEILMAN, G.E., STRITTHOLT, J.R., SLOSSER, N.C. & DELLASALA, D.A. 2002. Forest fragmentation of the conterminous United States: assessing forest intactness through road density and spatial characteristics. *BioScience* 52: 411-422.
- HERNÁNDEZ, M.A., MARTÍN, A. & NOGALES, M. 1999. Breeding success and predation on artificial nests of the endemic pigeons Bolle's laurel pigeon *Columba bollii* and white-tailed laurel pigeon *Columba junoniae* in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Ibis* 141: 52-59.
- HERRERA, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. *Annual Review Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- HILTY, J. & MERENLENDER, A. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation* 92: 185-197.
- HÖLLERMANN, P. 1981. Microenvironmental studies in the laurel forest of the Canary Islands. *Mountain Research and Development* 3-4: 193-207.
- HOOKE, S. & INNES, J. 1995. Ranging behaviour of forest-dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. *New Zealand Journal of Zoology* 22: 291-304.
- HUHTA, E. 1995. Effects of spatial scale and vegetation cover on predation of artificial ground nests. *Wildlife Biology* 1: 73-80.
- KIKKAWA, J. 1988. *Bird communities of rainforests*. Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Ottawa 1986, pp. 1338-1345.
- KOTZE, D.J. & O'HARA, R.B. 2003. Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia* 135: 138-148.
- LAHTI, D.C. 2001. The «edge effect on nest predation» hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99: 365-374.
- LINDENMAYER, D.B., POPE, M.L. & CUNNINGHAM, R.B. 1999. Roads and nest predation: An experimental study in a modified forest environment. *Emu* 99: 148-152.
- LOVEJOY, T.E., BIERREGAARD, R.O., RYLANDS, A.B., MALCOLM, J.R., QUINTELA, C.E., HARPER, L.H., BROWN, K.S., POWELL, A.H., POWELL, G.V.N., SCHUBERT, H.O.R & HAYS, M.J. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soule, M. (ed.). *Conservation Biology: The Science and Scarcity of Diversity*. Sunderland, Massachusetts.
- LUGO, A.E. & GUCINSKI, H. 2000. Function, effects, and management of forest roads. *Forest Ecology and Management* 133: 249-262.
- MAJOR, R.E., CHRISTIE, F.J., GOWING, G. & IVISON, T.J. 1999. Elevated rates of predation on artificial nests in linear strips of habitat. *Journal of Field Ornithology* 70: 351-364.
- MARTÍN, A., HERNÁNDEZ, M.A., LORENZO, J.A., NOGALES, M. AND GONZÁLEZ, C. 2000. *Las palomas endémicas de Canarias*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente de Canarias, SEO-Birdlife, Tenerife.
- MARTÍN, J.L. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2001. Conservación y desarrollo: el difícil equilibrio. In: Fernández-Palacios, J.M. & Martín, J.L. (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- MARTIN J.L., THIBAUT, J.C., BRETAGNOLLE, V. 2000. Black rats, island characteristics and colonial nesting birds in the Mediterranean: current consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology* 14: 1452-1466.
- MARZOL, M.V. 1988. *La lluvia, un recurso natural para Canarias*, Santa Cruz de Tenerife, Servicio de Publicaciones de la Caja de Ahorros de Canarias.

- MATLACK, G.R. 1993. Microenvironmental variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66: 185-194.
- MATLACK, G.R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge: trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.
- MATTHEWS, A., DICKMAN, C.R. & MAJOR, R.E. 1999. The influence of fragment size and edge on nest predation in urban bushland. *Ecography* 22: 349-356.
- MAY, S.A. & NORTON, T.W. 1996. Influence of fragmentation and disturbance on the potential impact of feral predators on native fauna in Australian forest ecosystems. *Wildlife Research* 23: 387-400.
- MEUNIER, F.D., VERHEYDEN, C. & JOUVENTIN, P. 1999. Bird communities of highway verges: Influence of adjacent habitat and roadside management. *Acta Oecologica* 20: 1-13.
- MILLER, J.R., JOYCE, L.A., KNIGHT, R.L. & KING, R.M. 1996. Forest roads and landscape structure in the southern Rocky Mountains. *Landscape Ecology* 11: 115-127.
- MILNE, B.T., JOHNSON, A.R., KEITT, T.H., HATFIELD, C.A., DAVID, J. & HRABER, P.T. 1996. Detection of critical densities associated with piñon-juniper woodland ecotones. *Ecology* 77: 805-821.
- MOORS, P.J., ATKINSON, A.E. & SHERLEY, G.H. 1992. Reducing the rat threat to island birds. *Bird Conservation International* 2: 93-114.
- MYSTER, R.W. & PICKETT, S.T.A. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- NOUR, N., VAN DAMME, R., MATTHYSEN, E. & DHONDT, A.A. 1999. Forest birds in forest fragments: are fragmentation effects independent of season? *Bird Study* 46: 279-288.
- OLANDER, L., SCATENA, F.N. & SILVER, W.L. 1998. Impacts of disturbance initiated by road construction in a subtropical cloud forest in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 109: 33-49.
- OLIVER, I. & BEATTIE, A.J. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10: 99-109.
- ORTEGA, Y.K. & CAPEN, D.E. 1999. Effects of forest roads on habitat quality for ovenbirds in a forested landscape. *The Auk* 116: 937-946.
- PATON, P.W.C. 1994. The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conservation Biology* 8:17-26.
- PRICE, M.V. & JENKINS, S.H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray, D.R. (ed.) *Seed dispersal*. Academic Press, pp. 191-235.
- RICH, A.C., DOBKIN D.S. & NILES, L.J. 1994. Defining forest fragmentation by corridor width: the influence of narrow forest-dividing corridors on forest-nesting birds in southern New Jersey. *Conservation Biology* 8: 1109-1121.
- RICKLEFS, R.E. 1989. Spatial and temporal patterns and processes in communities of forest birds. *Ostrich Suppl.* 14: 85-95.
- RISSE, P. 1995. The status of the science examining ecotones. *Bioscience* 45: 318-325.
- ROBINSON, S.K. 1998. Another threat posed by forest fragmentation: reduced food supply. *The Auk* 115: 1-3.
- ROLSTAD, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 149-163.
- SANTOS, A. 1990. *Bosques de laurisilva en la región macaronésica*. Consejo de Europa, Estrasburgo, Serie Naturaleza y Medio Ambiente, 49: 1-79.

- SANTOS, T. & TELLERÍA, J.L. (eds.) 1998. *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados de las mesetas ibéricas*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, H.J. & MARGULES, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-27.
- SAUNDERS, S.C., CHEN, J., DRUMMER, T.D. & CROW, T.R. 1999. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* 117: 17-31.
- SCHONEWALD-COX, C. & BUECHNER, M. 1992. Park portection and public roads. Pp. 373-395, In: Fieldler, P.L. & Jain, S.K. (eds.), *Conservation Biology-the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman Hall, Nueva York.
- SEILER, A. 2001. *Ecological effects of roads: a review*. Introductory Research Essay, n.º 9, Department of Conservation Biology, Uppsala, 40p.
- SIH, A., JONSSON, B.G. & LUIKART, G. 2000. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 132-134.
- SÖDERSTRÖM, B. 1999. Artificial nest predation rates in tropical and temperate forests: a review of the effects of edge and nest site. *Ecography* 22: 455-463.
- SPELLERBERG, I.F. 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 317-333.
- STONE, C.P. & LOOPE, L.L. 1987. Reducing negative effects of introduced animals on native biotas in Hawaii: what is being done, what needs doing, and the role of national parks. *Environmental Conservation* 14: 245-258.
- TROMBULAK, S.C. & FRISSELL, C.A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14, 18-30.
- VALIDO, A., TELLERÍA, J.L. & CARRASCAL, L.M. 1994. Between and within habitat distribution of the Canary Common Chaffinch (*Fringilla coelebs*): a test of the food abundance hypothesis. *Ardeola* 41: 29-35.
- VALIDO, A. & DELGADO, J.D. 1996. Estudio sobre la comunidad de aves de la laurisilva en la Isla de Tenerife (Islas Canarias). SEO-Birdlife. Viceconsejería de Política Territorial del Gobierno de Canarias. Inédito.
- VAN DER MAAREL, E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1: 135-138.
- VERMEULEN, H.J.W. & OPDAM, P.F.M. 1995. Effectiveness of roadside verges as dispersal corridors for small ground-dwelling animals: A simulation study. *Landscape and Urban Planning* 31: 233-248.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- WILCOVE, D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66: 1211-1214.
- WILCOVE, D.S., McLELLAN, C.H. & DOBSON, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Pp: 237-256 In: Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates.
- WILLSON, M.F., DE SANTO, T.I., SABAG, C. & ARMESTO, J.J. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conservation Biology* 8: 508-520.
- WHITCOMB, R.F., LYNCH, J.F. KLIMKIEWICZ, M.K., ROBBINS, C.S., WHITCOMB, B.L. & BYSTRAK, D. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. Pp. 125-205, In: Burgess, R.L. & Sharpe, D.M. (eds.). *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer, Nueva York.

- WHITTAKER, R.J. 1998. *Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- WRIGHT, S. J. 1980. Density compensation in island avifaunas. *Oecologia* 45: 385-389.
- YAHNER, R.H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333-339.
- YOUNG, A. & MITCHELL, N. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72.