

BIOGEOGRAFÍA SCIENTIA BIODIVERSITATIS



Editores:
Raimundo Real y Ana Luz Márquez

Edición:

Raimundo Real

Ana Luz Márquez

Autores: Los propios autores responsables de cada comunicación.

Diseño portada: Marcelo van Rompaey.

Maquetación: Ana Luz Márquez y Raimundo Real

Colaboran:



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



Edita: Raimundo Real

Ana Luz Márquez

Depósito Legal: MA-2.756-09

ISBN: 978-84-692-5169-0

Relictualismo en islas oceánicas. El caso de la laurisilva macaronésica

José María Fernández-Palacios

Grupo de Ecología y Biogeografía Insular, Universidad de La Laguna

Introducción

Entendemos por relictualismo la capacidad que tienen algunas islas, especialmente las oceánicas, de albergar especies o comunidades que en el pasado estuvieron más ampliamente distribuidas, habitualmente en los continentes cercanos a las mismas, de donde desaparecieron por grandes cambios geológicos y climáticos (Cronq, 1992, 1997, Whittaker & Fernández-Palacios, 2007, Vargas, 2007). El objeto de este ensayo es disertar acerca del papel de la región macaronésica como refugio de la laurisilva, un bosque de afinidades tropicales que durante todo el periodo Terciario ocupara grandes extensiones de los continentes europeos y africanos.

La laurisilva ibérica del Cenozoico

El Cenozoico mediterráneo estuvo caracterizado por la influencia de la gran corriente marina cálida circunecuatorial que unía los océanos Índico y Atlántico a través del Mar de Tethys, influencia que posibilitó la existencia en este área de altas temperaturas y lluvias monzónicas, que propiciaron el desarrollo de un clima tropical húmedo (May, 1989, 1991). De facto, Europa meridional era en aquel entonces un conjunto de grandes islas dispersas en el seno del Mar de Tethys (Figura 1).



Figura 1. Reconstrucción del mapa de Europa durante el Paleógeno. Fuente: Uriarte, 2003.

El cálido clima del mundo paleogénico impedía la existencia de hielo en los polos, permitiendo un nivel del mar superior al actual y con ello la formación de mares epicontinentales,

como los corredores marinos de Turgay o Interamericano, que conectaron los mares de Tethys y Paratethys y el Golfo de México con el Océano Ártico, respectivamente. La existencia de estos corredores marinos, junto a la disponibilidad de puentes continentales como el Puente Continental del Atlántico Norte (NALB, de sus siglas inglesas) que unió Europa con Norteamérica vía Escocia-Islandia-Groenlandia, o el Puente Continental de Bering, que conectó Asia y América Occidental a través de la Península Chukotka y Alaska (Figura 2), posibilitó la existencia de relaciones florísticas extrañas vistas desde nuestra perspectiva. Por ejemplo, Europa estaba florísticamente más próxima a Norte América oriental que a Asia occidental, compartiendo el tipo polínico de *Normapollites*, mientras que las floras de Asia oriental y Norte América occidental compartieron el tipo polínico de *Aquillapollites* (Barrón, 2003, Barrón & Peyrot, 2006).

Durante prácticamente todo el Cenozoico (últimos 65 millones de años, en adelante Ma) hasta la irrupción de los ciclos glaciales, acaecida a finales del Plioceno (3Ma), la mayor parte de la

Península Ibérica, al igual que 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* (Barrón, 2003, May, 1989, 1991), en la que fanerófitos planifolios y perennifolios dominaron las comunidades forestales, en cuyos sotobosques prosperaban los helechos. Ello fue posible en la medida que el clima de la época era mucho más adecuado que el actual para el desarrollo de estas formaciones vegetales, existiendo temperaturas y precipitaciones superiores a las que conocemos en la actualidad para esta franja latitudinal (Barrón, 2003). Testigo de este pasado más exuberante son los numerosos yacimientos fósiles del Mediterráneo, que abarcan todo el Terciario, desde su comienzo (Paleoceno, 65 Ma) hasta su finalización (Plioceno, 2 Ma) y que se encuentran dispersos entre las Penínsulas Ibérica y Anatólica, así como entre el Atlas africano y las llanuras de Europa Central al norte de los Alpes, algunos de los cuales se resumen en la Tabla 1. En todos ellos, las lauráceas (*Cinnamomum*, *Litsea*, *Neolitsea*, *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Persea*, *Laurus*, *Ocotea*, *Apollonias*), dominan la composición de estos bosques paleotropicales, también participados por Fagáceas (*Quercus*, *Castanopsis*), Teáceas (*Visnea*), Arecáceas (*Phoenix*, *Chamaerops*, *Sabal*), Juglandáceas, etc. o helechos (*Culcita*, *Woodwardia*, *Dryopteris*, *Osmunda*, *Trichomanes*, *Davallia*, *Diplazium*, *Hymenophyllum*) (Barrón, 2003).

Tabla 1. Fósiles de los bosques paleotropicales en el Mediterráneo occidental (Fuente: varios autores).

Localidad	Edad (Ma BP)	Especies
Gelinden, Francia	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>), Theáceas (<i>Visnea</i>), Arecáceas (<i>Phoenix</i> , <i>Chamaerops</i> , <i>Sabal</i>)
Cervera, Lleida	Oligoceno inferior (35-29)	17 especies de Lauráceas, <i>Lindera</i>
Izarra, Álava	Mioceno inferior (23-11)	Lauráceas (<i>Daphnogene</i> , <i>Laurophyllum</i>), <i>Myrica</i> , Juglans, <i>Quercus</i> , <i>Byttneriophyllum</i> ,
Moruelos, Teruel	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> , <i>Myrsináceas</i> , <i>Quercus drimeja</i> , <i>Quercus mediterranea</i>
Macizo Central, Francia	Plioceno (5-2)	<i>Ocotea</i> , <i>Laurus</i> , <i>Apollonias</i> , <i>Glyptostrobus</i> , <i>Liriodendron</i> ,
Baja Cataluña	Plioceno (5-2)	<i>Laurus</i> , <i>Persea</i> , <i>Cinnamomum</i> , <i>Benzoin</i> , <i>Quercus laurifolios</i>

El deterioro climático del Cenozoico

Desde el Eoceno, pero especialmente a partir del final del Oligoceno diferentes procesos tectónicos de escala mundial (Tabla 2) crearon las condiciones para que se desencadenase un progresivo deterioro climático que alcanzó su cénit en las glaciaciones pleistocénicas (Willis & McElwain, 2002, Uriarte, 2003), en las que aún nos hallamos inmersos, produciendo un fuerte impacto en la Geoflora Paleotropical del Holártico (Barrón & Peyrot, 2006.). Entre estos eventos, cinco son cruciales para entender el deterioro climático: i) el levantamiento tectónico de la cordillera del Himalaya y la meseta tibetana, hecho que ocurrió hace unos 55-45 Ma BP, raíz del choque del fragmento continental indio con Eurasia, impidiendo el escape hacia el Sur de las masas siberianas de aire frío; ii) la apertura del estrecho de Drake (45-29 Ma BP), que desencadenó el aislamiento, aún vigente, de la Antártida, a raíz de la formación de la corriente marina circumpolar que rodea este continente circulando en el sentido de las agujas del reloj, e impide su contacto con las cálidas aguas tropicales, hecho que forzó su congelación y, consecuentemente, la disminución del nivel del mar en unos 30 m, lo que supuso la desaparición de los mares epicontinentales de Europa y Norteamérica; iii) la colisión hace unos 19-12 Ma BP

de las placas turcas y arábica, cerrando el Mar de Tethys y por ello la conexión Índico-Atlántico. Este evento de hecho constituyó el nacimiento del Mar Mediterráneo y el fin de la corriente marina cálida circunecuatorial, que tuvo que buscar una nueva ruta bordeando Sudáfrica; 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 Sahara; 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. 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 y la aparición del clima mediterráneo, caracterizado por inviernos húmedos y veranos secos, y del bioma a él asociado, los bosques esclerófilos mediterráneos.

Tabla 2. Eventos geológicos más significativos del Cenozoico y su repercusión climática y ambiental. Fuente: Barrón & Peyrot (2006) modificado.

Ma BP	geológicos	climáticos	biogeográficos
2.5	Cierre del istmo de Panamá	Ciclos glaciales. Aparición del clima mediterráneo	Formación del hielo ártico y en la Antártida Occidental. Ciclos de desertización del Sahara
6	Cierre de Gibraltar	Aridificación de Europa y N. de África	Desecación y salinización del Mediterráneo. Comienza la desertización del Sahara
19-12	Choque de las placas Arábica y Turca → Cierre del Mar de Thetys	Fin de la corriente marina cálida circunecuatorial, que ahora habrá de bordear África → Deterioro climático centroeuropeo.	El Mediterráneo se vuelve un mar interior, tras el fin de la conexión Atlántico -Índico
45-29	Apertura del estrecho de Drake	La Antártida se aísla y comienza a congelarse	El nivel del mar baja, desapareciendo los mares continentales (Interamericano y Turgay)
55-45	Levantamiento del Tíbet, por el choque de la India con Eurasia	Cierre de la salida del aire frío y seco al Sur de Asia	La laurisilva europea comienza a ser desplazada

Este paulatino deterioro climático puede caracterizarse por un descenso paulatino de las temperaturas y de las precipitaciones (Uriarte, 2003) que además pierden su carácter monzónico para centrarse mayoritariamente entre el otoño y la primavera. Ello forzó la paulatina 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 Flora Paleotropical debida al deterioro climático, fue especialmente intenso en Europa, debido a la disposición longitudinal (Este a Oeste) de sus accidentes geográficos más importantes (Alpes, Pirineos, Cáucaso o el propio Mar Mediterráneo) en 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 latitudinal al este del Himalaya desde Corea a Indonesia, accidentes que actuaron como obstáculos a la dispersión latitudinal de las especies siguiendo los cambios climáticos. Estas circunstancias geográficas tuvieron como consecuencia una tasa mucho más elevada de extinción en el seno de la Geoflora Paleotropical europea que en el resto de esta Geoflora en el Holártico. De hecho, los refugios de este singular paleobioma se circunscriben en la actualidad a Asia Sudoriental, a algunas islas japonesas y a la Península Anatólica, en Asia, a Florida y los Apalaches en Norteamérica (Mirne *et al.*, 2006), por únicamente los archipiélagos macaronésicos para la Geoflora europea.

Evidencias de la existencia de Paleomacaronesia

La región de la Macaronesia, tal y como la entendemos en la actualidad, está constituida por cinco archipiélagos volcánicos (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde) localizados frente a las costas de la Península Ibérica y Norte de África (Fernández-Palacios & Dias, 2001)

que poseen una edad máxima de 27 millones de años en Salvaje Grande (Geldmacher *et al.*, 2005). No obstante, la significativa mejora acaecida en la cartografía de los fondos submarinos, debida fundamentalmente al desarrollo de las tecnologías de barrido multi-haz ocurrido en las últimas décadas, ha permitido el descubrimiento de cordilleras y *guyots* (montes submarinos de cima plana, evidencia indirecta de que estuvieron emergidos en el pasado), localizados en las profundidades marinas que separan estos archipiélagos entre sí y a éstos de sus respectivos continentes (Tabla 1). Hoy en día sabemos que estos montes submarinos se originaron en el Paleógeno (64-25 Ma BP) debido a la actividad de los mismos puntos calientes que mucho más tarde generarían las islas actualmente emergidas que forman los archipiélagos de Madeira y de Canarias (Geldmacher *et al.* 2001, 2005) (Figura 2). Un tercer punto caliente habría originado entre Canarias y Cabo Verde el archipiélago del Sahara, archipiélago del que hoy sólo quedan los *guyots* que atestiguan su pasada existencia. Finalmente, al Sur de las Azores, se encuentra el archipiélago del Gran Meteor, así mismo hoy constituido exclusivamente por montes submarinos, que sin duda, como reflejan sus cimas planas, estuvieron emergidos en un pasado (Figura 2).

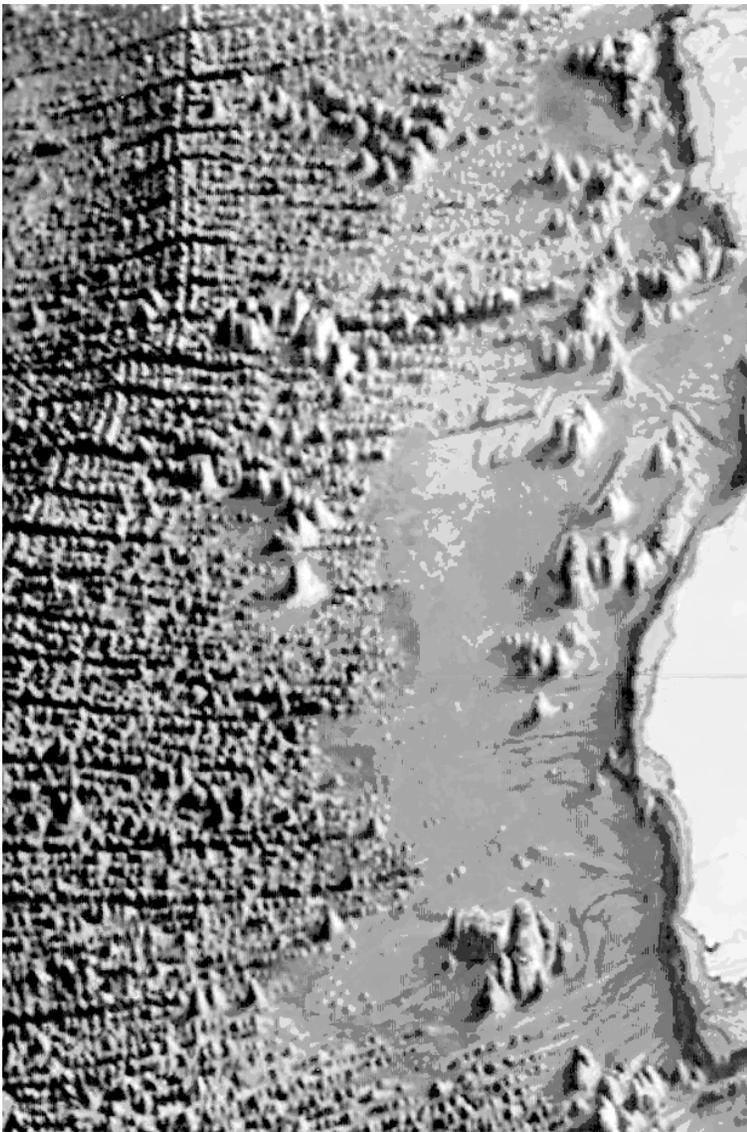


Figura 2. Mapa a océano vacío de la Macaronesia. Pueden observarse los montes submarinos que constituyen Paleomadeira (al norte de Madeira), Paleocanarias (al norte de Canarias), el archipiélago del Sahara (al sur de Canarias) y el archipiélago del Gran Meteor (al sur de Azores).

Como ocurre en otras islas oceánicas, una vez que la actividad volcánica ha cesado, estas islas primitivas fueron progresivamente desmanteladas por los deslizamientos gravitacionales en sus edades más tempranas y posteriormente por la acción de procesos destructivos, como la erosión eólica, hídrica y marina, hasta alcanzar el nivel del mar. Si estos *guyots* no han experimentado una subsidencia importante debido al hundimiento del fondo oceánico sobre el que descansan, y mantienen cimas a menos de 100 m de profundidad (como es de

hecho el caso para muchos de ellos), estos montes submarinos emergerán reiteradamente durante las transgresiones marinas debidas a las glaciaciones, como ha ocurrido a lo largo del Pleistoceno, constituyendo *stepping stones* entre los archipiélagos actualmente emergidos y los continentes europeo y africano (Kämmer 1982, García-Talavera 1999) (Figura 3). Estos bancos submarinos, que tras emerger volverán a sumergirse en los respectivos interglaciares, jugaron sin

lugar a dudas tanto cuando fueron islas propiamente dichas como durante su época de montes submarinos emergentes, un papel fundamental en la colonización de las mismas, determinando la composición pasada y actual de la biota y de las comunidades macaronésicas.

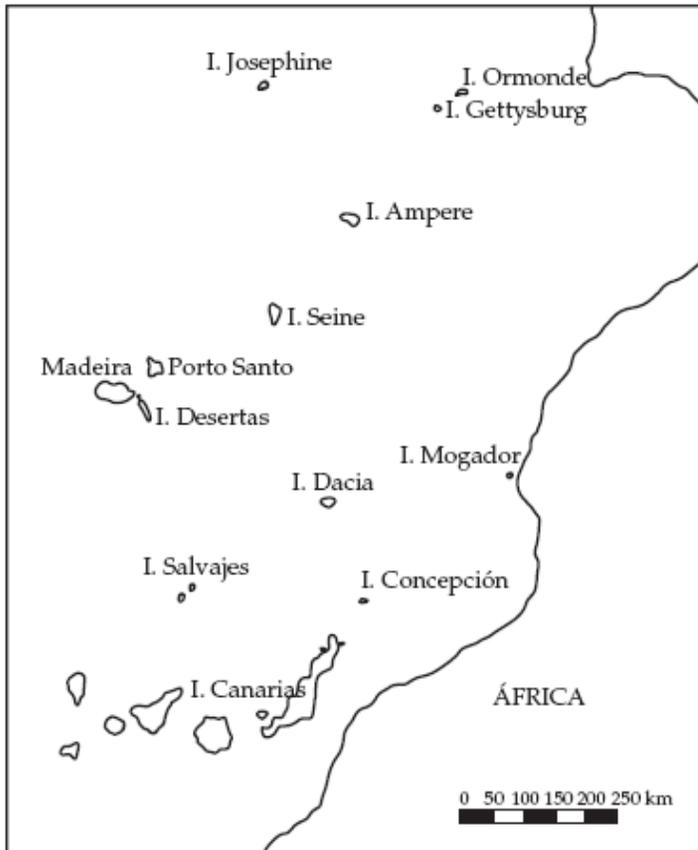


Figura 3. Paleomacaronesia en el último máximo glacial, hace unos 18 ka. Fuente: García-Talavera, 1999.

Más aún, la datación geocronológica de estos bancos submarinos (Tabla 3) permite abordar la reconstrucción, aunque indudablemente con gran incertidumbre, de la secuencia de emersión de los mismos, y con ello conocer su papel como posible fuentes de colonización de propágulos de las especies que integraron en ese entonces las comunidades continentales cercanas. De hecho, cuando estos hoy montes submarinos eran aún islas emergidas, estaban mucho más cercana a la Península Ibérica que los archipiélagos actuales, y estaban afectadas por la gran

corriente marina cálida circunecuatorial, que fluía a través del Mar de Tethys en sentido Este-Oeste, lo que favorecía indudablemente su colonización desde dichos continentes.

Los más antiguos de estos montes submarinos, Ormonde, perteneciente a la provincia volcánica de Madeira, y Lars, perteneciente a la de Canarias, tienen unos 70 Ma de antigüedad (Geldmacher *et al.* 2001, 2005), por lo que fueron originados aún en el Cretácico, cuando el Mar de Tethys aún conectaba el Océano Índico con el Atlántico. Esto es decir que esta Paleomacaronesia, como podríamos denominar a estas islas hoy desaparecidas previas a las actuales, triplica la edad que hasta ahora había sido considerada máxima, los 27 millones de años de Salvaje Grande.

Las islas volcánicas son conocidas por alcanzar grandes altitudes en su juventud cuando los procesos constructivos están aún en vigor, lo que les permite albergar diferentes ecosistemas altitudinales. No obstante, en su senectud los procesos erosivos dismantelan y allanan las islas hasta su paulatina desaparición bajo el nivel del mar (Whittaker *et al.*, 2007, 2008). Por ello es lógico pensar que la disponibilidad durante más de 65 Ma de islas volcánicas elevadas suficientemente cercanas (< 200 km) a la Península Ibérica o al Norte de África esperando para ser colonizadas por los propágulos de las especies continentales posibilitó sin duda la presencia de una versión empobrecida de la Paleoflora continental Terciaria en la Paleomacaronesia. En todo caso, cabría considerar que aquellas especies arbóreas dispersadas por vertebrados terrestres o aves carentes de la habilidad de cruzar brazos de mar no habrían tenido la oportunidad de alcanzar estas paleoislas, o incluso que algunas de las que hubieran tenido la oportunidad de alcanzarlas, no hubieran podido colonizarlas por no encontrar en ellas satisfechos sus requerimientos ecológicos particulares.

Por otra parte, el progresivo deterioro climático que experimentaron las áreas continentales fue con certeza menos intenso en las islas, fundamentalmente debido al efecto atemperador del

océano y al hecho de que las oscilaciones de las condiciones térmicas e hídricas podían ser más fácilmente contrarrestadas en las islas que en los continentes gracias a la migración vertical, es decir la posibilidad de satisfacer sus requerimientos climáticos desplazándose varios cientos de metros (hacia la cumbre en períodos cálidos y hacia la costa en periodos fríos) a lo largo del gradiente altitudinal de la isla.

Tabla 3: Parámetros geográficos de los montes submarinos e islas emergidas de las provincias volcánicas de Madeira y de Canarias.

Nombre	Localización	Aislamiento (km)	Edad (Ma)	Profundidad (-m) o altitud (+m)
Provincia volcánica de Madeira				
Josephine	36°45'N 14°15'W	430 (Iberia)	?	-178
Ormonde	36°02'N 11°09'W	200 (Iberia)	65-67	-50
Gettysburg	36°31'N 11°34'W	240 (Iberia)	?	-63
Ampere	35°00'N 12°48'W	404 (Iberia)	31	-59
Coral Patch	34°56'N 11°57'W	300 (Iberia)	31	?
Unicorn	34°47'N 14°35'W	525 (África)	27	?
Seine	33°45'N 14°45'W	485 (África)	22	-86
Porto Santo	33°04'N 16°20'W	630 (África)	14-11	+425
Madeira-Desertas	32°44'N 16°55'W	650 (África)	5-0	+1850
Provincia volcánica de Canarias				
Lars	32°50'N 13°10'W	345 (África)	68	-900?
Anika	31°34'N 12°59'W	285 (África)	55	?
Nico	30°50'N 13°00'W	275 (África)	?	?
Last Minute	30°10'N 14°50'W	301 (África)	?	?
Salvajes	30°09'N 15°52'W	388 (África)	26	-163
Dacia	31°15'N 13°45'W	355 (África)	9-47	-80
Concepción	30°00'N 12°50'W	182 (África)	> 17	-140
Mahan	28°05'N 14°22'W	96 (África)	25-0	+807
Amanay	28°13'N 14°44'W	25 (Mahan)	15-0	-25
Gran Canaria	27°57'N 15°36'W	196 (África)	15	+1949
La Gomera	28°06'N 17°15'W	333 (África)	12-3	+1487
Tenerife	28°16'N 16°38'W	284 (África)	11-0	+3718
La Palma	28°45'N 17°53'W	416 (África)	4-0	+2425
El Hierro	27°43'N 18°03'W	383 (África)	1-0	+1501

El conocimiento de las edades de los escudos basales de los montes submarinos que forman la Paleomacaronesia (Geldmacher *et al.*, 2005) nos permite considerar como muy probable la existencia simultánea de diferentes islas que representarían los diferentes estadios del ciclo de las islas volcánicas (Fernández-Palacios & Whittaker, en prensa). Las islas más antiguas estarían localizadas más próximas a la Península Ibérica, mientras que las más jóvenes irían siendo formadas por los respectivos puntos calientes varios centenares de kilómetros al SW de las primeras, debido al tenue giro en sentido anti-horario con el que se desplaza la placa africana (Geldmacher *et al.*, 2001, 2005). Estas nuevas islas, localizadas cada vez más alejadas de Iberia y del Norte de África, pero así mismo a favor de la corriente marina circumtropical, pudieron haber sido colonizadas por la paleoflora tropical desde dos fuentes diferentes, bien directamente desde los respectivos continentes o, más probablemente, si el brazo de mar que las separaba era considerable, desde las islas ya emergidas.

El proceso de colonización de las islas recién emergidas se caracterizó muy probablemente por el progresivo empobrecimiento de dicha comunidad forestal, por la imposibilidad de que todas

las especies presentes en las islas más cercanas al continente alcanzaran las nuevas. No obstante, algunas especies que habrían podido evolucionar *in situ* para dar lugar a neoendemismos insulares pudieron no haber desaparecido con las islas al sumergirse, sino que podrían haber sobrevivido en diferentes islas, tras eventos exitosos de dispersión entre las islas emergidas.

Consecuencias biogeográficas locales y generales de la existencia de una Paleomacaronesia desde el comienzo del Cenozoico.

Es evidente que reconocer la existencia de una Paleomacaronesia cuyo origen parece remontarse a más del doble de su edad actual, implica así mismo asumir que la existencia de estas islas tuvo unas consecuencias biogeográficas locales, es decir en el marco del propio poblamiento de estos archipiélagos, así como generales, de mucha importancia. A continuación, reflejo algunas de las consecuencias que a mi juicio pudo tener de la existencia de Paleomacaronesia:

- a) Una contribución importante al funcionar como *stepping stones* a la dispersión paleártica-neártica (fundamentalmente en sentido Europa → Norte América, aunque sin descartar cierta aportación en sentido contrario) de taxones de la Paleoflora tropical europea y norteafricana tras el cierre definitivo del corredor Atlántico-Norte (Escocia-Groenlandia-Canadá) (Islandia no surge hasta hace unos 16 Ma) que ocurrió hace unos 50 Ma por el deterioro climático sufrido a estas latitudes (Milne & Abbott, 2002, Milne, 2006) en el marco de un Océano Atlántico significativamente más estrecho. Esta hipótesis había sido defendida por Daniel Axelrod (1975) sin que contara en su defensa con las evidencias de la existencia de una Macaronesia significativamente más antigua que la actual.
- b) La viabilidad de la llegada a Macaronesia de taxones extintos en Iberia/África del Norte (paleoendemismos) antes de que emergieran las islas actualmente emergidas más antiguas de la Macaronesia (Salvaje Grande, 27 Ma; Sal (Cabo Verde), 25.6 Ma y Fuerteventura (Canarias), 21 Ma) a comienzos del Mioceno.
- c) La disponibilidad de refugios pre-Miocénicos insulares desde donde poder recolonizar Iberia o África del Norte.
- d) Un aumento significativo del plazo de tiempo disponible para la especiación *in situ*, con la posibilidad de explicar la existencia de neoendemismos más antiguos que las islas hoy en día emergidas que habrían ido saltando de isla en isla según éstas fueran surgiendo. (→ Señal pre-Fuerteventura).
- e) Reiterada y significativa alteración del mapa de Macaronesia entre los periodos glaciares e interglaciares del Plioceno y Pleistoceno debido al descenso del nivel del mar (aprox. 120 m), dando lugar a la emersión de islas, pero también a que montes submarinos con cima por debajo de la zona eufótica puedan alcanzarla.
- f) La facilitación de la colonización desde Iberia o Norte de África a la Macaronesia actualmente emergida, a través de los montes submarinos que emergerían reiteradamente durante los periodos glaciares, actuando como *stepping stones* (García-Talavera, 1999).
- g) La facilitación de las colonizaciones entre archipiélagos macaronésicos en el pasado (Paleo Canarias-Cabo Verde vía Archipiélago del Sáhara, Paleo Madeira-Azores vía Josephine, etc.).
- h) Un aumento significativo de la biodiversidad en el ámbito macaronésico mediante la existencia de endemismos exclusivos o compartidos entre las comunidades bentónicas fotosintéticas de los montes submarinos.
- i) La posibilidad de que nuevas islas de Madeira y Canarias sigan emergiendo progresivamente en el futuro al SW del actual emplazamiento de ambos archipiélagos, en la medida que la placa africana seguirá girando al NE.

Las opciones de la flora integrante de la laurisilva ante el deterioro climático de Iberia.

Como hemos visto, el deterioro climático del Neogeno 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 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.

Las opciones que tuvieron las especies integrantes de la flora paleotropical ante el deterioro climático del Neógeno pueden quedar resumidas en las siguientes (Tabla 4):

a) Una progresiva adaptación al clima mediterráneo, caracterizado por inviernos frescos (o incluso fríos) y húmedos y por veranos cálidos y secos, hecho que implica 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 rigidum* o *Phillyrea angustifolia*, hoy en día miembros de los bisques mediterráneos parecen haber optado por esta solución (Benito Garzón & Saenz de Hollero, 2002).

b) Supervivencia en refugios ibéricos caracterizados por una importante precipitación anual (Montañas de Cádiz, 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 como *Laurus*, *Prunus lusitanica*, *Tetraclinis articulata*, arbustos como *Rhododendron* o helechos como *Culcita macrocarpa*, *Davallia canariensis*, *Diplazium caudatum*, *Dryopteris guanchica*, *Hymenophyllum tunbrigense*, *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, por las razones anteriormente comentadas fue mucho menor.

c) Extinción en Iberia pero supervivencia en Macaronesia, lugar en donde se hallaban presentes antes del deterioro climático, y donde fue mucho menos afectada que en el continente por los siguientes motivos: i) el efecto atemperador del océano, ii) la posibilidad de la migración altitudinal y iii) la influencia del mar de nubes, que le proveerá de la necesaria disponibilidad hídrica estival. Entre estas podríamos nombrar a árboles como *Apollonias*, *Clethra*, *Ocotea*, *Persea*, *Picconia*, *Pleiomeris* o *Visnea*, todos ellos paleoendemismos canario-maderenses.

d) Imposibilidad de sobrevivir en Iberia y 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 en Los Apalaches norteamericanos (*Carya*, *Magnolia*), Asia Suroriental (*Cinnamomum*, *Carpinus*, *Juglans*, *Zelkova*) o en ambas áreas simultáneamente (*Liquidambar*, *Liriodendron*) dando lugar a unas interesantes distribuciones disjuntas (Axelrod, 1975).

e) Extinción global al no poder sobrevivir en ningún lugar, como ocurrió con géneros como *Daphnogene*, *Laurophyllum* o los *Quercus* de hoja lauroide (*Q. mediterránea* y aliados).

Tabla 4: Opciones de la laurisilva ibérica Terciaria ante el deterioro climático (Fuente: Benito Garzón & Saenz de Hollero, 2002, modificado).

Opciones	Algunos ejemplos
Adaptación al clima mediterráneo	<i>Arbutus unedo</i> , <i>Rhamnus alaternus</i> , <i>Viburnum rigidum</i> o <i>Phillyrea angustifolia</i>
Supervivencia en refugios ibéricos y en Macaronesia	<i>Laurus</i> , <i>Prunus lusitanica</i> , <i>Culcita macrocarpa</i> , <i>Davallia canariensis</i> , <i>Diplazium caudatum</i> , <i>Dryopteris guanchica</i> , <i>Woodwardia radicans</i>
Extinción en Iberia y supervivencia en Macaronesia	<i>Persea</i> , <i>Ocotea</i> , <i>Apollonias</i> , <i>Visnea</i> , <i>Myrsinaceae</i> ,
Extinción en Iberia y supervivencia en otros refugios terciarios asiáticos o americanos	<i>Magnolia</i> , <i>Cinnamomum</i> , <i>Liquidambar</i> , <i>Liriodendron</i> ,
Extinción global	<i>Daphnogene</i> , <i>Laurophyllum</i> , <i>Quercus laurifolios</i>

En la actualidad, la composición en especies arbóreas de la laurisilva macaronésica destacan por un lado el grupo de paleoendemismos macaronésicos ausentes de Iberia (*Picconia*, *Visnea*, *Heberdenia*, *Ocotea*, *Persea*, *Rhamnus*, *Apollonias*, *Frangula*, *Clethra*, *Pittosporum* y *Pleiomeris*), y por otro los géneros presentes tanto en los archipiélagos macaronésicos como en Iberia (como *Laurus*, *Myrica*, *Prunus*, *Ilex*, *Erica*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Vaccinium* y *Arbutus*).

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 apenas conocemos algunos. Muy recientemente, de Nascimento *et al.* (2009) descubrieron carpe (*Carpinus betulus*) y un roble indeterminado (*Quercus spp.*), probablemente caducifolio, en polen fósil holocénico de la laguna que dio origen al nombre de la ciudad de La Laguna, en Tenerife, muy probablemente extinguidos por la actividad de los aborígenes prehistóricos. Además, en yacimientos del Mioceno-Plioceno gran canario Andersson *et al.*, (2009) detectaron entre otra especies laurófilas, el araar (*Tetrachynis 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 se presencia en Macaronesia.

No obstante, el yacimiento de laurisilva más importante analizado hasta ahora es el yacimiento Plio-Pleistocénico de Sao 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 Macaronesia (*Osmunda regalis*, *Trichomanes speciosum*, *Asplenium marinum*, *Woodwardia radicans*, *Davallia canariensis*, *Pteridium aquilinum*, *Myrica faya*, *Laurus azorica*, *Rosa canina*, *Myrtus communis*, *Clethra arborea*, *Erica arborea*, *Vaccinium padifolium* y *Frangula azorica* –esta última presente en Azores pero extinta en Madeira–), pero otras ya extinguidas (*Ilex bartungi*, *Ulmus minor*, *Corylus australis*, *Pistacia phaeocum*).

Aproximación a la reconstrucción de la composición y distribución de la laurisilva pre-Pleistocénica en Canarias

La laurisilva paleomacaronésica habría sido una versión empobrecida de la ibérica y de la norteafricana, debido al filtro que suponen los brazos de mar que separaron las islas de los continentes a la dispersión de muchas especies, hecho denominado empobrecimiento insular. Además, este empobrecimiento habría ido en aumento a medida que se fueran colonizando las nuevas islas bien desde el continente o desde las islas ya emergidas, pues éstas emergían cada vez más alejadas de las fuentes originales. También el progresivo deterioro climático sufrido habría ido empobreciendo paulatinamente la laurisilva de Paleomacaronesia de especies que sí pudieron colonizar en su momento. Pese a ello, la concurrencia en las islas de un mar de nubes debido a los vientos Alisios, el 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 posibilitado 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 denominados paleoendemismos, elemento habitual de islas como las que integran la Macaronesia.

Antes del establecimiento del clima mediterráneo en la zona, hace unos 2.5 Ma BP a raíz de los ciclos glaciales, imperó en Canarias, y probablemente en el conjunto de la Macaronesia, un clima ecuatorial, caracterizado por temperaturas cálidas y abundantes lluvias durante todo el año, estando incluso afectadas por huracanes (Meco, 2008). En la medida que los vientos alisios han soplado en esta latitud desde siempre, existió un mar de nubes a barlovento de las islas más altas, que no habría sido imprescindible para cobijar a la laurisilva, pues no existía aún el estrés hídrico veraniego que caracteriza al clima mediterráneo actual del archipiélago, labor que sí desempeña en el contexto climático actual. Además, la corriente marina de Canarias ya existía, habiéndose potenciado tras la formación del istmo de Panamá.

En estas circunstancias cabría esperar una distribución insular de la laurisilva en ambas vertientes, y con un más amplio rango de distribución altitudinal, tanto hacia la costa como hacia la cumbre, pues el clima era más cálido y húmedo, es decir, abarcando una extensión mucho mayor que la potencial actual.

Sin embargo, la existencia de fósiles de pinos muy antiguos, datados en 15 Ma BP (García-Talavera *et al.*, 1995), atestiguaría que por encima de la laurisilva existiría 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 facto, algunas de las especies del termófilo son nativas no endémicas, lo que hablaría a favor de una llegada a Canarias relativamente reciente. Finalmente, tras el establecimiento del clima mediterráneo hace un par de millones de años, la distribución de la laurisilva quedó restringida a la zona de influencia del mar de nubes, desapareciendo del resto de su distribución previa, donde sería sustituida por los bosques termófilos en su margen inferior y por el pinar, en su margen superior, desapareciendo de las vertientes a sotavento no influidas por el mar de nubes.

La laurisilva macaronésica antes de la llegada de los humanos. Distribución potencial y composición

Como hemos visto, el deterioro climático del Plioceno y Pleistoceno, aunque mucho menos evidente en Macaronesia que en el continente, sin duda empobreció la laurisilva en especies y sobre todo, restringió su distribución altitudinal a la franja influida directamente por el mar de nubes, es decir las vertientes a barlovento de las islas altas aproximadamente entre los 500 y los 1200 m de altitud. Este ecosistema forestal se extendía antes de la llegada de los humanos a Canarias, las primeras islas en ser pobladas por etnias beréberes en algún momento del primer milenio AC, de forma muy importante en las islas centrales y occidentales, aunque sólo puntualmente podría estar así mismo presente en las cotas más altas de Lanzarote y Fuerteventura, como parecen atestiguar algunos restos de especies propias de este ecosistema que subsisten 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, con excepción de las zonas costeras meridionales de la misma, en donde los bosques termófilos abundarían, la laurisilva dominó en todos los ámbitos, mientras que sólo estaría puntualmente representada en las zonas más altas de Porto Santo y Deserta Grande.

En general, hoy se cree que la laurisilva en Canarias pudo ocupar unas 100.000 ha, frente a unas 60.000 Madeira y, tal vez, unas 200.000 en Azores, dando un total de 460.000 ha para el conjunto de los archipiélagos macaronésicos (Tabla 5). 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 Sahara. Aún 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 Antao y Sao Nicolau.

Tabla 5: Distribución potencial y actual de la laurisilva macaronésica.

Isla	Área potencial (miles de ha)	Área actual (miles de ha)	% restante del potencial
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	460	57,3	12,5

La laurisilva macaronésica en la actualidad: Distribución actual, composición e impacto humano

A la llegada de los humanos a Macaronesia la laurisilva sufre una serie de impactos derivados de su modelo económico, basado en la ganadería en el caso de los aborígenes canarios y en la agricultura y en la ganadería en el caso de los colonos que poblaron Azores, Madeira. En el primer caso, el uso del fuego, la recolección de frutos y raíces y especialmente la introducción de animales (cabras, ovejas, cerdos y perros) produjeron un impacto muy importante sobre la vegetación, llegando incluso a la extinción de especies arbóreas tal y como se ha puesto reciente de manifiesto en el análisis del polen fósil en la ciudad de La Laguna (de Nascimento *et al.*, 2009). De Gran Canaria prácticamente ha desaparecido, mientras que en el resto de las islas altas se encuentra en fase de recuperación. Sólo en La Gomera se han mantenido manchas importantes, protegidas en la actualidad en el Parque Nacional del Garajonay.

En Azores las talas indiscriminadas para la obtención de tierras de cultivo, mermaron de forma muy importante la vegetación natural, y posteriormente el desarrollo de la industria maderera y la proliferación de pastos para el ganado vacuno, los dos pilares de su actual economía, han hecho desaparecer la laurisilva casi por completo, con la salvedad de algunos relictos que aún perduran en la Sierra de Tronqueira en Sao Miguel, Sierra de Santa Bárbara en Terceira o en Pico y Flores. Finalmente, en Madeira el impacto de los colonos no impidió que importantes manchas de laurisilva hayan llegado en buen estado hasta la actualidad, por lo que esta isla posee, junto con La Gomera, las mejores manifestaciones de la laurisilva atlántica que subsisten.

En la actualidad, tanto debido a las medidas de protección, pero sobre todo al 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 la recuperación de la laurisilva desde los enclaves en los que pudo subsistir. Sin embargo, es de esperar que el incremento en el conocimiento de los sedimentos polínicos u otros yacimientos fosilíferos aumente la relación de especies que se extinguieron tanto por el deterioro climático del Pleistoceno como por la llegada de los humanos a Macaronesia.

Referencias

- Andersson, C., Channing, A. & Zamuner, A.B. 2009. Life, death and fossilization on oceanic islands, with special reference to Gran Canaria. *Journal of Biogeography*, in press.
- 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. & Peyrot, D. 2006. La vegetación forestal en el Terciario. In: Carrión, J., Fernández, S. & Fuentes, N. (eds.) *Paleoambientes y cambio climático*. Fundación Séneca / Agencia de Ciencia y Tecnología de la Región de Murcia, Murcia.
- Benito Garzón, M. & Sainz de Ollero, H. 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.
- Cronk, Q.C.B. 1992. Relict floras of Atlantic Islands: patterns assessed. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46: 91-103.
- Cronk, Q.C.B. 1997. Islands: Stability, diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 6: 477-493.
- de Nascimento, L., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M., Criado, C. & Whittaker, R.J. 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna. *Journal of Biogeography* 36: 499-514.
- Fernández-Palacios, J.M. & Dias, E. 2001. El marco biogeográfico macaronésico. En: J.M. Fernández-Palacios & J.L. Martín Esquivel (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Ed. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. pp. 45-52.
- Fernández-Palacios, J.M. & Whittaker, R.J. El ciclo de la isla. In: *Atlas de la Biodiversidad de Canarias* Martín Esquivel, J.L. Turquesa Ediciones, Santa Cruz de Tenerife, en prensa.

- García-Talavera, F. 2001. Consideraciones geológicas, biogeográficas y paleoecológicas. En: J.M. Fernández-Palacios, J.J. Bacallado & J.A. Belmonte (eds.) *Ecología y cultura en Canarias*. Museo de la Ciencia y el Cosmos, Cabildo Insular de Tenerife. Santa Cruz de Tenerife. pp. 39-63.
- García-Talavera, F., Sánchez-Pinto, L. & Socorro, S. 1995. Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*: 7: 77-91.
- Geldmacher, J., Hoernle, K., van den Bogaard, P., Zankl, G. & 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., Hoernle, K., van den Bogaard, P., Duggen, S. & Werner, R. 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.
- Heer, O. 1855. Über die fossilen Pflanzen von St. Jorge in Madeira. *Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften*, Band XV: 1-40.
- Kämmer, F. 1982. *Beiträge zu einer kritischen Interpretation der regenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira Archipel, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Archipel und der Kapverdischen Inseln, mit einem Ausblick auf Probleme des Artenverschwindes in Makaronesien*. Autoedición. 179 pp.
- 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 Arctotertiary-Palaeotropical geofloral concept. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 68: 29-36.
- Meco, J. 2008. *Historia geológica del clima en Canarias*. Meco Editor, Las Palmas de Gran Canaria.
- 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. & Abbott, R. 2002. The origin and evolution of Tertiary relict Flora. *Advances in Botanical Research*, 38: 281-314.
- Uriarte, A. 2003. *Historia del clima en la Tierra*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco 306 pp.
- Vargas, P. 2007. Are Macaronesian Islands refugia of relict plant lineages? A molecular survey. In: S. Weiss & N. Ferrand (eds.) *Phylogeography of Southern European Refugia*. Pp. 297-314.
- Willis, K. & McElwain, J.C. 2002. *The Evolution of Plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R. & Fernández-Palacios, J.M. 2007. *Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R.J., Triantis, K.A. & Ladle, R.J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35: 977-984.
- Whittaker, R.J., Ladle, R.J., Araújo, M.B., Fernández-Palacios, J.M., Delgado, J.D. & Arévalo, J.R. 2007. The island immaturity – speciation pulse model of island evolution: an alternative to the “diversity begets diversity” model. *Ecography* 30: 321-327.