

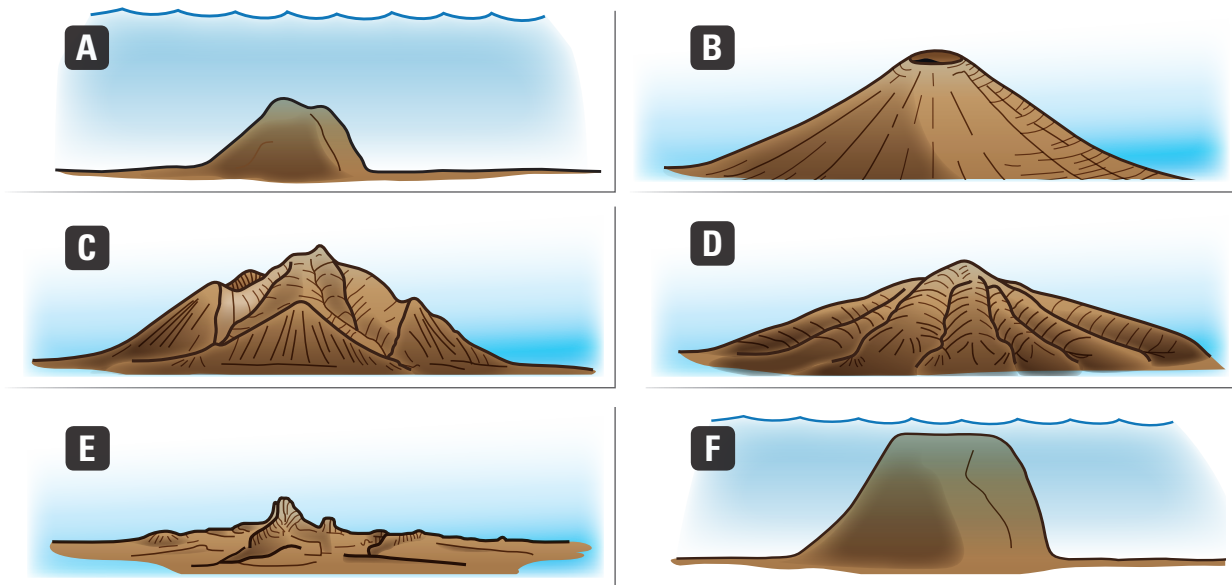
PREFACIO

EL CICLO DE LA ISLA

En la última década hemos asistido a un nuevo impulso en el desarrollo teórico de la biogeografía y ecología insular, merced a una serie de trabajos que han tratado de complementar la ya clásica Teoría del Equilibrio de Biogeografía Insular de MacArthur & Wilson¹. Esta teoría predice que la riqueza en especies que puede contener una determinada isla es función exclusivamente de su área, que determina la tasa de extinción, y de la distancia al continente a la que se encuentra, que determina la tasa de inmigración de propágulos desde el continente. Aunque posteriores refinamientos de la teoría aumentaron de forma importante su capacidad de predicción, especialmente en las islas continentales, es evidente que la no contemplación del tercer gran proceso biogeográfico, la especiación, le imposibilita para explicar en condiciones la realidad de las islas oceánicas, pues en ellas la tasa de endemidad es el elemento más llamativo de la biota.

¹ MacArthur, R. & E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203 pp

① DIFERENTES FASES EN LA ONTOGENIA INSULAR



Junto a la incorporación del proceso de especiación a los modelos más recientes de biogeografía insular², un segundo elemento fundamental para el desarrollo de esta disciplina ha sido el reconocer que, a diferencia de las islas y fragmentos continentales, las islas volcánicas se comportan a lo largo del tiempo como individuos vivos, que nacen, crecen, se erosionan y terminan por desaparecer bajo el fondo del mar. Ello les confiere una existencia más breve que a las islas oceánicas, y un sometimiento a lo largo de su vida más intenso a determinados avatares catastróficos. Es lo que se ha venido a llamar como ciclo de la isla u ontogenia insular (Fig. 1)³.

² Lomolino M.V. 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 1–6.

Heaney L. R. 2000. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 59–74.

³ Whittaker, R.J. & Fernández-Palacios, J.M. 2007. *Island Biogeography. Ecology, evolution and conservation*. 2ª Ed. Oxford University Press, Oxford, 401 pp
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.

Whittaker, R.J., Triantis, K.A. & Ladle, R.J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, 35: 977-984



La vida de una isla volcánica consta de las siguientes de etapas entre su nacimiento y su desaparición bajo el nivel del mar: a) fase de nacimiento y construcción submarina; b) fase de emersión y construcción subaérea, c) fase de erosión y desmantelamiento, d) fase de llanura basal, e) fase terminal de desaparición y, por último, f) fase de monte submarino de cima plana.

Canarias, al igual que los restantes archipiélagos que componen la región biogeográfica de la Macaronesia, está formada por islas oceánicas, es decir islas de origen volcánico que nunca en el pasado tuvieron conexión alguna con los continentes europeo o africano. Ello quiere decir que el ciclo de la isla es perfectamente aplicable al mismo, y considerando la importante edad del archipiélago en su conjunto, debiéramos poder encontrar islas que en la actualidad representen adecuadamente las diferentes fases que cabría esperar de la aplicación de dicho modelo.

De hecho, el impresionante desarrollo en los últimos años de las tecnologías que permiten sondear los fondos oceánicos ha permitido descubrir en el entorno de las islas cordilleras submarinas y montes submarinos de cima plana (técnicamente denominados *guyots*), que son restos de islas que estuvieron emergidos en el pasado. Se ubican tanto entre la Península Ibérica y Canarias (Lars, Anika, Nico, Last Minute, Dacia, Concepción, Amanay, etc.) o Madeira (Ormonde, Ampere, Coral Patch, Seine, etc.), como al sur de Azores (Archipiélago del Gran Meteor) y de Canarias (Archipiélago del Sahara). Hoy sabemos que estos archipiélagos sumergidos fueron creados en el Paleógeno (64-25 millones de años atrás), por las mismas plumas mantélicas o puntos calientes que hace 25 millones de años, en el Mioceno, originaron las islas actualmente emergidas⁴.

Como la mayoría de estos montes submarinos mantienen cimas a profundidades inferiores a los 120 – 130 m, que constituye el umbral máximo del descenso del nivel del mar en los períodos glaciares, debieron haber emergido reiteradamente sobre las aguas, para luego volver a sumergirse en períodos interglaciares como el que actualmente, y desde hace unos 15.000 años, estamos viviendo. Es decir, este conjunto de montes submarinos, que podríamos

4 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

prefacio

denominar Paleomacaronesia, formaría una cadena de islas que ligaría la actual Macaronesia con el continente africano, pero especialmente con el europeo⁵, facilitando así la dispersión de elementos florísticos y faunísticos en ambos sentidos.

Además, como a 130 m de profundidad todavía alcanza la luz solar, las comunidades bentónicas de algas que habitan la cima de estos montes submarinos están separadas de las comunidades de otras cimas similares por abismos oscuros de 3 y 4 km de profundidad. Para las especies de estas comunidades, las cimas constituyen islas ecológicas, aunque sumergidas, por lo que muchas podrían ser exclusivas de cada monte submarino o compartir varios montes cercanos.

Frente a estas evidencias de montes submarinos de cima plana, en la llanura abisal al suroeste de la isla de El Hierro, en los últimos años también se han detectado montes submarinos de cima más o menos picuda que, a pesar de elevarse hasta 1.500 m sobre el fondo del mar, aún distan considerablemente de emerger. Estos montes submarinos, como por ejemplo el denominado Las Hijas⁶, representan estructuras volcánicas donde la cantidad de material acumulado aún no habría sido suficiente como para alcanzar la superficie del océano. Las cimas no planas de estos montes submarinos evidencian que aún no han estado sometidas a los fenómenos erosivos (erosión hídrica, eólica o marina), exclusivos de los ambientes aéreos. Se trataría, por tanto, de embriones de islas que en el futuro, dependiendo de la cantidad de material que se siga acumulando a través del tiempo, podrán o no alcanzar la superficie. Si así ocurriera, constituirían nuevas incorporaciones que engrosarían el número de islas del archipiélago.

La figura 2, que recoge en abscisas el tiempo transcurrido desde su nacimiento, y en ordenadas la altitud que alcanzan las diferentes estructuras sobre el fondo marino, trata de ejemplificar el ciclo insular en el archipiélago canario. La fase inicial (a) de "nacimiento y construcción submarina" estaría representada por los volcanes submarinos aún no emergidos, como es el caso de Las Hijas, los cuales se ubicarían directamente sobre el punto caliente que ha originado el archipiélago.

5 García-Talavera, F. 2001. Consideraciones geológicas, biogeográficas y paleoecológicas. In: *Ecología y cultura en Canarias*. (eds. J.M. Fernández-Palacios, J.J. Bacallado & J.A. Belmonte) pp. 39-63. Museo de la Ciencia y el Cosmos, Cabildo Insular de Tenerife. Santa Cruz de Tenerife.

6 Rihm, R., Jacobs, C.L., Krastel, S., Schminke, H.U. & Alibes, B. 1998. Las Hijas Seamounts –the next Canary island? *Terra Nova* 10: 121-125

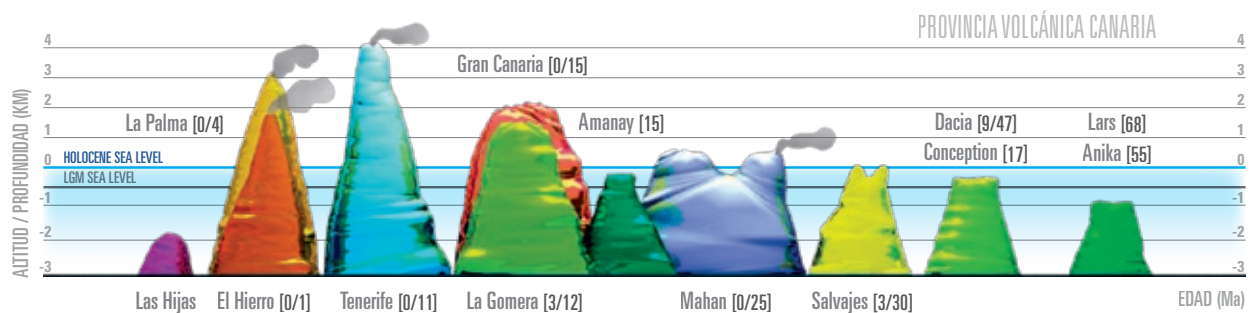
Las islas de La Palma, El Hierro y Tenerife representan la siguiente fase (b) de “emersión y construcción subaérea”. Estas islas alcanzan unas alturas muy considerables, tanto sobre el nivel del mar como, especialmente, sobre el fondo marino (de hecho, el Teide es un volcán de 7 Km de altitud). Aún están en fase de construcción, como demuestra el hecho de que en el presente mantienen actividad volcánica.

La fase (c) de “erosión y desmantelamiento” está en Canarias perfectamente representada por La Gomera y Gran Canaria. Estas islas poseyeron en el pasado una altura mucho más importante que la que tienen hoy en día, cuando los procesos destructivos dominan sobre los constructivos. Es en ellas donde el relieve alcanza su máxima cota de complejidad, por lo que sería de esperar que, pese a no poseer muestras de hábitats naturales de altura, como el matorral de cumbre, sí mantuviesen un importante número de endemismos insulares, como de hecho ocurre.

La fase (d) de “llanura basal” está bien representada en Canarias por Mahan, el único edificio volcánico que reúne las islas de Lanzarote y Fuerteventura, y los islotes circundantes. Hay que decir que la importante renovación volcánica que ha ocurrido en Lanzarote y, más puntualmente, en Fuerteventura, no representa una actividad constructiva significativa en el marco geológico del ciclo de la isla. Aunque Lanzarote y Fuerteventura fueron en el pasado islas muchos más elevadas que en la actualidad, hoy se muestran fuertemente desmanteladas y, a consecuencia de

② ADSCRIPCIÓN DE LAS DIFERENTES ISLAS Y MONTES SUBMARINOS DE CANARIAS A UN DETERMINADO TIPO DE ESTADO DE DESARROLLO TEMPORAL

(Elaboración Propia)



prefacio

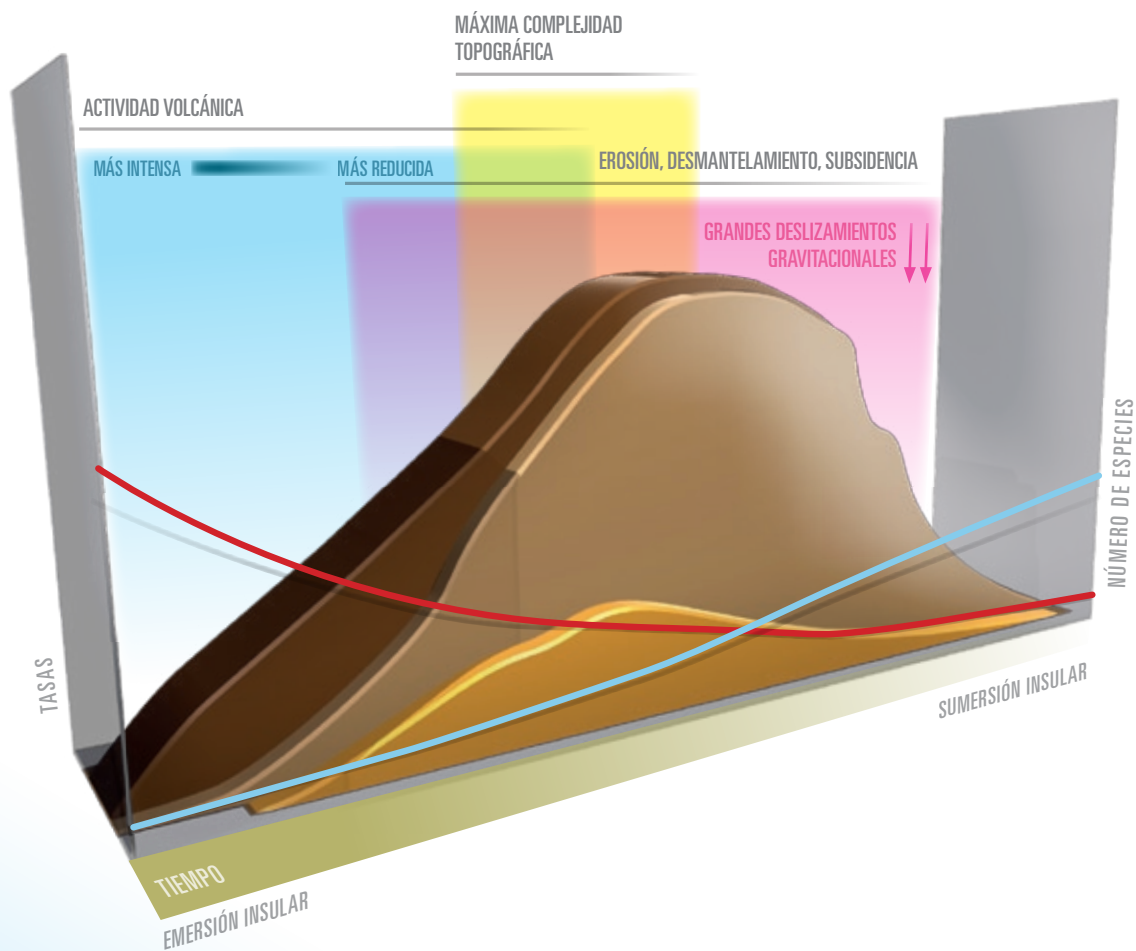
ello, solo albergan los hábitats propios de de las zonas de baja altitud. En cambio, los islotes de Alegranza, Montaña Clara, La Graciosa y Lobos son estructuras recién emergidas (apenas de 30 a 50.000 años) y en fase de formación, pero no han surgido desde el fondo del mar sino a partir de una base ya existente, el zócalo de Mahan.

La fase terminal “de desaparición” (e) está bien representada en Salvajes, islas pertenecientes políticamente al archipiélago de Madeira, pero que geográficamente son producto del mismo punto caliente que ha originado las Canarias. Esta fase es particularmente patente en La Salvajita y el Islote de Fuera, que son estructuras fragmentadas que apenas emergen 30 m sobre el nivel del mar, lo cual permite prever su próxima desaparición bajo el nivel del mar.

Por último, la fase (f) de “monte submarino” está ejemplificada en nuestro archipiélago por los conocidos bancos de Amanay, Concepción y Dacia. Como comentamos anteriormente, estos bancos submarinos emergen ocasionalmente con el descenso del nivel del mar debido a los eventos glaciares, creando así pasillos que facilitan la dispersión de especies entre los archipiélagos macaronésicos y entre éstos y los continentes africano y europeo.



③ EVOLUCIÓN TEMPORAL DE LOS PARÁMETROS MÁS IMPORTANTES QUE DESCRIBEN LA BIODIVERSIDAD INSULAR



■ S (Especiación)	■ R (Riqueza específica)	■ K (Capacidad de carga)
■ I (Inmigración)	■ E (Extinción)	

Evolución de los procesos biogeográficos

a lo largo de la vida insular

La evolución de los procesos esenciales en biogeografía, es decir, inmigración, especiación y extinción, así como de la capacidad de carga de la isla y de la diversidad en especies que una isla volcánica puede llegar a albergar, van a estar en gran medida influidos por la edad de ésta y por la fase de su ontogenia en que se encuentre³ (Fig. 3). En los primeros momentos, tras la emersión, a la isla comenzarán a llegar las especies con mayor poder dispersivo, desde las islas vecinas si se trata de un archipiélago, o directamente del continente si fuera la primera isla en emerger. La tasa de inmigración (I), o número de especies diferentes que llegan a la isla por unidad de tiempo, será alta al principio e irá disminuyendo a medida que la isla se va poblando con las especies de mayor poder de dispersión entre las disponibles. Finalmente, llegará un momento en que la isla habrá sido poblada por todas aquellas especies potencialmente capaces de alcanzarla, con lo que la tasa de inmigración acaba anulándose.

Por su parte, la capacidad de carga de la isla (K), o número de especies que la isla puede llegar a albergar, irá creciendo a medida que la isla aumenta en superficie y altitud mediante la actividad volcánica, alcanzándose un máximo cuando los agentes erosivos (lluvia, viento, olas y deslizamientos gravitacionales) generen una máxima complejidad en la isla (barrancos, riscos, acantilados, planicies, etc.), pero sin llegar a eliminar hábitats altitudinales. Pasado este momento de la ontogenia insular, la erosión progresiva a la que ésta es sometida acabará eliminando hábitats altitudinales y terminará por simplificar la forma de la isla, hasta hacer de ella una planicie costera con una capacidad de carga muy baja. Finalmente, cuando desaparezca bajo las aguas, quedará anulada como hábitat potencial para las especies terrestres.

La riqueza en especies de la isla (R) seguirá una trayectoria muy parecida, aunque desfasada con la de la capacidad de carga (K), debido a que las especies ya existentes o de nueva creación tenderán a ocupar todos los hábitats disponibles. Finalmente, la tasa de especiación (S) o número de especies nuevas que se crean en la isla por unidad de tiempo (endemismos insulares), comienza siendo baja pero se luego dispara cuando la capacidad de carga (K) se sitúa claramente por encima de la riqueza (R).

En un principio el crecimiento de la riqueza sólo se ve favorecido por la llegada de las especies de alto poder de dispersión. En este momento, muchos de los nichos que en otras islas o en los continentes están ocupados



prefacio

por especies con bajo poder de dispersión, aquí se muestran vacíos, lo cual favorece que los colonos que han llegado a las islas se adapten a ellos a través de procesos especiativos derivados de radiaciones adaptativas (diferentes especies con origen común ocupan hábitats diferentes de la misma isla) o vicarianzas (diferentes especies con origen común ocupan el mismo hábitat en diferentes islas), entre otros. Con el paso del tiempo la tasa de formación de nuevas especies iría remitiendo, pues los nuevos colonos irían paulatinamente ocupando todos los nichos, hasta prácticamente anularse cuando la isla desaparezca tras una erosión prolongada e intensa. En cuanto a la tasa de extinción (E), o número de especies que se extinguen en la isla por unidad de tiempo, inicialmente es cero, cuando ninguna especie ha colonizado la isla, pero luego irá creciendo monotónicamente a medida que el poblamiento va siendo mayor y la isla se va desmantelando por la erosión, hasta desaparecer bajo las aguas.

José María Fernández-Palacios

Grupo de Investigación de Ecología y Biogeografía Insular,
Universidad de La Laguna

Robert J. Whittaker

Biodiversity Research Group, Oxford University