

DETERMINANTES DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DE AVES EN LAS ISLAS SELVAGEM Y CANARIAS

L. M. CARRASCAL*^{1,2} & D. PALOMINO*

RESUMEN.—*Determinantes de la riqueza de especies de aves en las islas Selvagem y Canarias.* Se analizan las variaciones en el número de especies de aves terrestres nidificantes por isla en el archipiélago de las Canarias y Selvagem, teniendo en cuenta las diferencias entre islas en variables geológicas-fisiográficas y de vegetación (superficie, distancia al continente, altitud máxima, antigüedad, complejidad estructural media de la vegetación y diversidad de formaciones vegetales en cada isla). Se propone un modelo de relaciones estructuradas entre estas variables que es examinado utilizando un "path analysis". La variación interinsular en el número de especies apoya las hipótesis del efecto de la superficie, la distancia al continente y la diversidad de hábitats: la cantidad de especies de aves reproductoras aumentó al ser mayor la superficie y la diversidad de hábitats, y menor la distancia al continente. Globalmente, el modelo propuesto explicó el 95% de las variaciones observadas en la riqueza de especies. Ni la antigüedad de las islas ni la complejidad estructural de las formaciones vegetales presentes en éstas afectó a la riqueza de especies.

Palabras clave: avifauna terrestre, biogeografía insular, islas Canarias, "path analysis", riqueza de especies, Selvagem.

SUMMARY.—*Factors affecting bird species richness in Selvagem and Canary Islands.* Differences in the number of breeding landbird species among the Canary and Selvagem islands (Fig. 2) are analyzed according to physiographic-geological and vegetation variables (area, distance to mainland, maximum altitude and age of each island, average structural complexity of habitats in each island, and within-island habitat diversity; Table 1). A hypothesised model of relationships among variables was tested by means of a path analysis (Figures 1 and 3). Variation among islands in species richness supports the area *per se* and habitat diversity hypotheses. Within-island habitat diversity was closely related to the altitudinal range of the islands, but it was independent of area or geological age of islands. Distance to mainland negatively affected species richness. This is a striking result considering that the Canary and Selvagem islands are not a remote archipelago and that birds are a taxon with high dispersal abilities. Neither the average structural complexity of habitats in each island, nor the age of the islands had a significant contribution on the differences in species richness among islands.

Keywords: Canary Islands, insular biogeography, landbirds, path analysis, Selvagem, species richness.

INTRODUCCIÓN

El aumento en el número de especies a medida que se consideran áreas geográficas mayores es una de las observaciones más tempranas en biogeografía (Williamson, 1988; Wiens, 1989; Brown & Lomolino, 1998; Whittaker, 1998). Se han enunciado varias hipótesis para tratar de explicar esta relación entre el número de especies y el área de las islas en archipiélagos (S-A de aquí en adelante), siendo las tres más relevantes la hipótesis de la ordenación aleatoria de especies (Connor & McCoy, 1979; Coleman, 1981), la hipótesis del

equilibrio dinámico de especies (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) y la hipótesis de la diversidad de hábitats (Williams, 1964). Esta última propone que las islas mayores presentarían mayor heterogeneidad ambiental y albergarían mayor número de hábitats, siendo esta heterogeneidad la responsable directa de la riqueza de especies y, por tanto, la responsable de la relación S-A. Esta idea contrasta con el gran papel que confieren las otras dos hipótesis al área *per se* como responsable principal de las relaciones S-A. El papel prominente de la superficie en la determinación del número de especies por isla ha sido cuestionado por algu-

* Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, España.

¹ Autoría por orden alfabético

² e-mail: mcnc152@mncn.csic.es

TABLA 1

VARIABLES DESCRITORAS DE LAS CARACTERÍSTICAS DE LAS ISLAS. STOT: número de especies de aves terrestres nidificantes; SUP: área insular (km²); ALT: altitud máxima (m); DIS: mínima distancia hasta el punto continental más cercano (km); ANT: antigüedad máxima datada (millones de años); CEM: complejidad estructural media de los hábitats (adimensional; véase el texto para más detalles); DIV: Diversidad de hábitats (nats).

[Variables describing island characteristics. STOT: number of breeding terrestrial bird species; SUP: island area (km²); ALT: maximum altitude (m); DIS: minimum distance to nearest mainland (km); ANT: oldest age dated (million years); CEM: average structural complexity of habitats (adimensional); DIV: habitat diversity (nats).]

Isla [Island]	STOT	SUP	ALT	DIS	ANT	CEM	DIV
Tenerife	51	2059,0	3718	288	11,60	2,1	2,2
Gran Canaria	51	1640,8	1949	197	15,00	1,7	1,7
Fuerteventura	40	1730,4	807	96	20,00	1,5	0,7
La Gomera	40	387,8	1487	337	10,00	2,0	2,1
El Hierro	36	273,1	1500	384	1,00	1,7	1,7
La Palma	38	832,6	2426	417	2,00	2,2	2,0
Lanzarote	37	814,9	670	127	15,50	1,2	1,5
La Graciosa	19	30,3	266	152	0,04	1,3	0,8
Alegranza	14	10,2	289	168	0,03	1,5	0,6
Lobos	14	4,9	122	123	0,10	1,6	0,8
Montaña Clara	8	1,8	256	160	0,04	1,6	0,5
Selvagem Grande	2	2,0	75	375	25,50	1,5	0,0

nos autores (Gilbert, 1980; Williamson, 1989; Brown & Lomolino, 1998, 2000). Una de las principales objeciones hace referencia a que si la diversidad y tipos de hábitats presentes en cada isla se correlacionan con el área de la misma, bien directamente o bien a través de terceras variables (altitud, aislamiento, etc), la relación S-A observada debería ser considerada secundaria.

Para abordar el problema de las interacciones complejas entre variables es necesario contar con procedimientos analíticos adecuados. El 'path analysis' (Steiger, 1989, 1995), a diferencia de los análisis de regresión, es una herramienta estadística que permite considerar simultáneamente variables predictoras que se hallan interrelacionadas según un sistema de asociaciones jerarquizadas, y permiten examinar hipótesis contenidas en un modelo que sintetiza dichas relaciones estructuradas. Esta aproximación puede ser especialmente importante para abordar el análisis de variables que guardan relaciones complejas e imbricadas, como las determinantes del número de especies por isla, y está contribuyendo a que cada vez sea más utilizada como alternativa a los

procedimientos clásicos de regresión, no sólo en biogeografía insular (Kohn & Walsh, 1994; Cowie, 1995; Calmé & Desrochers, 1999), sino también en otras disciplinas ecológicas (Palomares *et al.*, 1998; Duncan *et al.*, 1999; Scheiner *et al.*, 2000).

Aunque los estudios sobre el origen de la avifauna canaria datan de mediados del siglo pasado (Volsøe, 1955; Bannerman, 1963), los trabajos recientes de carácter biogeográfico que se plantean el análisis de las relaciones S-A en el archipiélago son casi inexistentes. Recientemente, el número de estudios multiespecíficos relativos a los patrones biogeográficos de la fauna macaronésica ha experimentado un importante impulso (véase Juan *et al.*, 2000 para una revisión), si bien las aves apenas se han beneficiado de este creciente interés. Por ejemplo, las comparaciones interinsulares de Báez (1992) y Martín & Lorenzo (2001) suponen una aproximación muy somera, mientras que las de Fernández-Palacios & Andersson (1993) se centran más en patrones de co-ocurrencia de especies y similaridad taxonómica. En este trabajo se aborda la cuestión de cuáles son los factores ambientales responsables de las dife-

rencias en el número de especies entre las islas del archipiélago canario. Para ello se estudia, mediante el empleo del 'path analysis', la consistencia entre los datos observados en la actualidad para las islas Canarias y Selvagem y un modelo sencillo de relaciones entre variables.

Modelo explicativo de la riqueza de especies por isla

En la Figura 1 se representa gráficamente el diagrama de relaciones propuesto en este trabajo. Una de las hipótesis básicas en biogeografía insular enuncia que una mayor distancia al continente implicará menos posibilidades de colonización para aquellas especies con bajo potencial dispersivo. Además, las poblaciones presentes en islas más cercanas al continente estarían recibiendo un mayor refuerzo de individuos y genes que las "rescataría" de la extinción ante una eventual crisis demográfica ('rescue effect'; Brown & Kodric-Brown, 1977). Por tanto, la distancia al continente presentaría una correlación negativa con el número de especies.

La complejidad estructural media de las formaciones vegetales es uno de los principales

determinantes de la variación en la riqueza de especies de aves, lo cual está justificado por la asociación positiva entre ambas variables fuertemente apoyada por numerosos estudios (véase Wiens, 1989 y referencias allí dadas). Por tanto, las islas donde predominasen formaciones de tipo forestal acogerían avifaunas con mayor número de especies que las islas dominadas por hábitats con una estructura de la vegetación más sencilla (e.g., campos de lava, herbazales, matorrales).

En contraste con las relaciones sencillas anteriormente propuestas, el área de las islas y la diversidad de hábitats dentro de éstas serían las variables con relaciones más complejas en nuestro sistema de estudio. Además de su efecto directo sobre el número de especies, el área y la diversidad de hábitats influirían o serían influidas por otras variables (Fig. 1), lo que se traduciría en la aparición de efectos de tipo indirecto sobre el número de especies por isla.

La superficie de las islas tendría un efecto directo *per se*, producido por un incremento pasivo de la capacidad de captación de propágulos colonizadores con el aumento del área ('target effect'; Gilpin & Diamond, 1976). Además, en islas grandes las especies colonizadoras podrían alcanzar tamaños poblacionales mayores, que garantizarían su viabilidad ante futuros

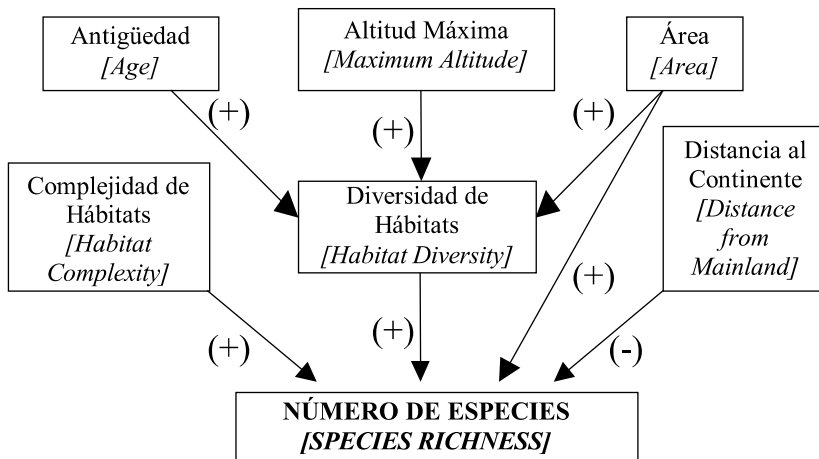


FIG. 1.—Diagrama de relaciones propuesto para explicar la variación interinsular en la riqueza de especies de aves terrestres nidificantes de las Islas Canarias. Las flechas indican relaciones de causa-efecto entre pares de variables y el signo entre paréntesis indica si la relación esperada es positiva o negativa.

[Path diagram proposed to explain the among-islands variation in the number of breeding landbird species of the Canary and Selvagem Islands. The arrows indicate cause-effect relationships between pairs of variables and the sign in brackets the direction of the expected trend.]

colapsos demográficos, minimizando así las extinciones (MacArthur & Wilson, 1963; 1967). Por último, las islas suficientemente grandes acumularían mayor número de especies a través de su mayor tasa de radiación evolutiva *in situ* (Whittaker, 1998).

La diversidad de hábitats presente en cada isla ejercería un efecto positivo directo promoviendo mayores riquezas de especies. Puesto que con cada tipo de hábitat se asocian comunidades de aves distintas debido a los diferentes patrones de selección de hábitat de las especies, las islas con mayor variedad de hábitats darán cabida a mayor número de comunidades animales y mostrarán globalmente una mayor riqueza de especies.

No obstante, a través de la diversidad de hábitats se manifestaría un efecto indirecto relacionado con otras variables. Así, la superficie tendría gran importancia, ya que las islas mayores tendrían una mayor variedad de hábitats como consecuencia de su mayor heterogeneidad ambiental (orográfica, climatológica, edáfica). Por otro lado, la diversidad de hábitats también se vería afectada por la altitud y la antigüedad de las islas, debido a que es más probable que una mayor variedad de formaciones vegetales diferentes se de a lo largo de un rango altitudinal mayor y en las islas más antiguas que han tenido más tiempo para evolucionar geológica y biológicamente.

MATERIAL Y MÉTODOS

Situación geográfica

El archipiélago de Canarias y las islas Selvagens se localiza próximo a la costa del noroeste de África, aproximadamente entre 27°30'-29°30'N y 13°20'-18°15'O. Está integrado por una serie de islas e islotes de origen volcánico, algunas aún hoy activas, de relieve abrupto y accidentado. La más oriental de sus islas se halla separada de la costa del continente africano por un estrecho brazo de mar de unos 100 km, mientras que la distancia más extrema entre las islas estudiadas es de aproximadamente 475 km (El Hierro-Aleganza; Fig. 2). La distribución espacial general de estas islas se alinea según un eje E-O (Fig. 2). Esta disposición, en combinación con las características orográficas propias de cada isla, deter-

mina sus particularidades climáticas, que definen un marcado gradiente paisajístico vegetal que en términos de diversidad y complejidad estructural de los hábitats aumenta de Este a Oeste (Santos, 2000). En total se han considerado 12 islas mayores de 1 km² (Fig. 2) que, de acuerdo a su tamaño, se pueden diferenciar claramente en dos grupos: las siete islas mayores del archipiélago canario -El Hierro, La Palma, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote-, frente a los cuatro islotes orientales -Lobos, La Graciosa, Montaña Clara y Aleganza- y la isla mayor del grupo Selvagem (Selvagem Grande). Esta última se incluyó por su proximidad al archipiélago canario propiamente dicho (unos 200 km al norte de Tenerife) y por la disponibilidad de información ornitológica y botánica. Además, su pequeña extensión, junto con su gran antigüedad y distancia al continente, contribuyen a disminuir las correlaciones existentes entre las variables independientes de la figura 1, haciendo el análisis de datos más abordable desde un punto de vista estadístico (*i.e.* menor redundancia entre variables independientes).

Especies consideradas

Para la datación del número de especies por isla (Tabla 1) se ha seguido el listado de las aves publicado por Martín & Lorenzo (2001). Sólo hemos considerado aquellas especies silvestres que han establecido poblaciones reproductoras en las islas. No se han considerado aquellas especies introducidas recientemente e inequívocamente ligadas al hombre (*Threskiornis aethiopicus*, *Alectoris rufa*, *Numida meleagris*, *Streptopelia roseogrisea*, todas las *Psittaciformes*, *Acridotheres tristis*, *Estrilda* spp.), ni aquellas actualmente extintas (p.e., *Columba junoniae* o *C. bollii* en Gran Canaria, *Milvus milvus* en todas las islas en las que antes era reproductor, *Phylloscopus collybita [canariensis] exsul* en Lanzarote, etc). De las 78 especies de aves autóctonas nidificantes en el archipiélago canario, 67 desarrollan sus actividades de búsqueda y obtención de alimento dentro de las islas e independientemente del mar, siendo la mayoría de ellas estrictamente terrestres (unas pocas especies son nidificantes escasas que están vinculadas a masas de agua dulce o salobre).



FIG. 2.—Archipiélago de las Canarias e islote de Selvagem Grande.
[Map of the Canary Archipelago and the islet of Selvagem Grande.]

Variables descriptoras de las islas

Las variables fisiográficas (Tabla 1) indicativas de la superficie, altitud máxima, aislamiento de cada isla (distancia mínima hasta la costa africana) y antigüedad máxima de cada isla (datada en escudos volcánicos subaéreos) fueron extraídas de Anónimo (1980), Santos (2000), Juan *et al.* (2000), Fernández-Palacios & Días (2001), de la Nuez *et al.* (1998) y 'Atlas Multimedia Encarta' (Microsoft, 1999). También se han cuantificado dos variables sintéticas indicativas de la estructura de la vegetación y la variedad de grandes formaciones vegetales (Tabla 1) a partir de la extensión en cada isla (medida con una tableta digitalizadora) de las formaciones descritas en un atlas específico del archipiélago (Anónimo, 1980). Estas variables fueron:

1) Índice de complejidad estructural media de la vegetación. Cada una de las formaciones concretas halladas en cada isla se identificó con uno de los ocho hábitats principales en que se puede resumir la flora del archipiélago (véanse los apartados a-h más abajo) y se le asignó un valor definitorio de su grado de desarrollo ver-

tical medio (*DV*, 0 = casi o totalmente nulo; 1 = porte herbáceo; 2 = arbustivo; 3 = transicional entre 2 y 4; 4 = arbóreo):

- a) Malpaíses [*DV* = 0]. Campos de lava casi o completamente descubiertos de vegetación (conos volcánicos y coladas).
- b) Pastizal (pastizales *s.l.*, herbazales y vegetación halófila sobre suelos arenosos) [*DV* = 1]. Formaciones subarbustivas sobre terrenos de escaso desarrollo edáfico y dominados por diversas gramíneas silvestres.
- c) Matorrales (codesares, retamares, jarales, tomillares y aulagares) [*DV* = 2]. Gran variedad de formaciones de porte arbustivo situadas mayoritariamente por encima del cardonal-tabaibal hasta los 2700 m. Las especies de arbustos más extendidas en estos medios son *Spartocytisus* spp., *Chamaecytisus proliferus*, *Adenocarpus* spp., *Cistus* spp. y *Micromeria* spp.
- d) Cardonales-tabaibales [*DV* = 2]. Entre el nivel del mar y los 500 m. Están dominados por plantas marcadamente xerófilas de porte arbustivo y subarbóreo tales

- como *Euphorbia* spp., *Plocama pendula* y *Kleinia neriifolia*.
- e) Cultivos [$DV = 1, 2$ o 3]. En sentido amplio y a diferentes altitudes, presentando mayoritariamente porte herbáceo o arbustivo y, en algunas ocasiones, árboles pequeños dispersos (campiñas arboladas).
- f) Bosques termófilos (sabinares, palmerales, saucedas) [$DV = 3$]. De carácter transicional entre los paisajes arbustivos y los forestales y definidos por la presencia dominante de *Juniperus turbinata*, *Phoenix canariensis* o *Dracaena draco*.
- g) Monteverde (fayal-brezal y laurisilva) [$DV = 4$]. Desde los 500 m y hasta los 1200 m, básicamente localizados en las vertientes septentrionales de las islas más occidentales. Formaciones arbóreas umbrófilas, perennifolias y de elevada diversidad florística asentadas en zonas de elevada humedad ambiental. Las especies más extendidas son *Erica arborea*, *Myrica faya*, *Persea indica*, *Ocotea foetens*, *Laurus azorica*, *Picconia excelsa* e *Ilex canariensis*.
- h) Pinares [$DV = 4$]. Desde los 1200 m en las vertientes septentrionales y desde los 500 en las meridionales donde sustituye al monteverde. Se trata de bosques monótonos y generalmente poco densos, bien autóctonos (pinares de *Pinus canariensis*) o repoblaciones de especies alóctonas (pinares de *Pinus radiata*).

La complejidad estructural media de la vegetación de cada isla se calculó como la media ponderada de los DV de los hábitats principales que alberga en función de las superficies ocupadas por cada uno.

2) Índice de diversidad de hábitats (DIV). Valorado a partir de los ocho hábitats principales mediante la ecuación de Shannon-Weaver:

$$DIV_j = - \sum_{ij} \cdot \log_e p_{ij}$$

donde p_{ij} es la cobertura (en tanto por uno) del hábitat i en la isla j .

Análisis estadísticos

Las variables que se desviaron de la normalidad fueron transformadas logarítmica-

mente antes de los análisis estadísticos, que fueron realizados con el paquete estadístico STATISTICA 5.5 para Windows (StatSoft, 1999).

La hipótesis de la figura 1 fue analizada mediante un 'path analysis' confirmatorio (Mitchell, 1992; Steiger, 1995). Los coeficientes del modelo fueron estimados a partir de la matriz de correlaciones entre las variables consideradas, utilizando el procedimiento 'Maximum Wishart Likelihood'. Se ha utilizado una aproximación de análisis completamente estandarizada en donde todas las variables manifiestas (*i.e.*, medidas) tuvieron varianza igual a uno. El grado de ajuste entre la matriz de correlaciones observadas entre las variables y la matriz de correlaciones determinada por el modelo de 'path analysis' (Fig. 1) fue estimado mediante el valor RMS residual ('Root Mean Square standardized residual'; Steiger, 1995), que debe ser menor de 0,05 para que exista un buen ajuste. Debido al bajo tamaño muestral (12 islas) en relación al número de variables independientes consideradas (siete variables), la significación de los coeficientes del modelo se estimó mediante simulaciones de Monte Carlo utilizando la aproximación implementada en el módulo 'Structural Equation Modeling' de la versión 5.5 de STATISTICA (StatSoft, 1999). Se efectuaron 1000 simulaciones, con lo que se obtuvieron 1000 valores para cada uno de los coeficientes del modelo.

RESULTADOS

El 'path analysis' efectuado con la estima del número de especies por isla indicó un ajuste aceptable del modelo de la figura 1 a los datos (valor RMS residual: 0,034). El gradiente altitudinal de cada isla (medido por su altitud máxima) fue la única variable que tuvo efecto sobre la diversidad de hábitats ($P < 0,001$): las islas de mayor altitud presentaron más diversidad de hábitats. La superficie y la antigüedad de las islas no se relacionaron significativamente con la diversidad de hábitats, mostrando la superficie una relación negativa contraria a la postulada. Globalmente, el 84% de la variación entre islas en la diversidad de hábitats (uno menos el valor U de la figura 3, expresado en porcentaje) pudo ser explicada por la antigüedad, superficie y altitud máxima de cada isla.

La riqueza de especies estuvo afectada significativamente por la superficie de las islas y la diversidad de hábitats de modo positivo y por la distancia al continente de modo negativo. La complejidad estructural media de la vegetación de cada isla no afectó al número de especies encontrado en ellas. Esto es, dentro del archipiélago canario la cantidad de especies de aves reproductoras aumentó al ser mayor la superficie y la diversidad de hábitats y menor la distancia al continente. Las variables que se asociaron directamente con la riqueza de especies en el modelo ilustrado en la Figura 1 explicaron el 95% de la varianza (uno menos el valor U de la Figura 3, expresado en porcentaje).

de la diversidad de hábitats sería globalmente mayor que el del área, a juzgar por los coeficientes obtenidos (Fig. 3). Esto apoya la idea apuntada por algunos autores de que ambas variables tienen distintas contribuciones, que responden a hipótesis causales diferentes, aunque habitualmente predomina alguna de las dos con mayor claridad (Reed, 1981; Losos, 1986; Nilsson *et al.*, 1988; Chown *et al.*, 1998; Davidar *et al.*, 2001).

En el caso de las islas Canarias la adición de nuevos hábitats, con el consiguiente incremento en el número de especies, es fundamentalmente el resultado del gradiente altitudinal de cada isla (Losos, 1986; Cowie, 1995; Ricklefs & Lovette, 1999), pero no del área insular (Fig. 3). En el conjunto de islas estudiado la relación entre área insular y diversidad de hábitats no fue significativo. Esto podría explicarse considerando que algunas de las islas mayores (Fuerteventura y Lanzarote) tienen poca altitud y se hallan mayoritariamente cubiertas por unas pocas formaciones vegetales, mientras que otras de menor área (El Hierro y La Gomera) presentan masas montañosas que alcanzan los 1500 m y que permiten la aparición de más pisos bioclimáticos y una mayor variedad de hábitats para las aves.

DISCUSIÓN

Efecto de la complejidad estructural y la diversidad de hábitats dentro de islas

Los resultados de este trabajo apoyan la idea de que el área y la diversidad de hábitats tienen contribuciones significativas e independientes a la riqueza de especies observada en cada isla. Es decir, existe un efecto del área *per se* sobre el número de especies por isla, si bien el efecto

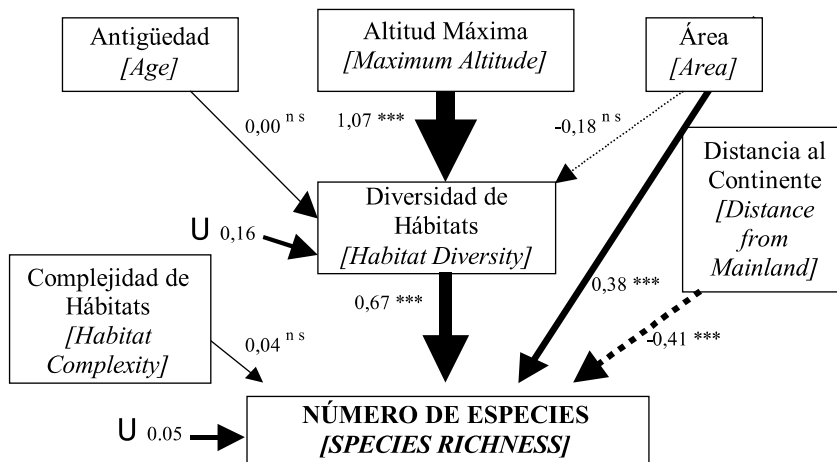


FIG. 3.—Coeficientes de relación del modelo propuesto en la figura 1. La anchura de las flechas es proporcional a la intensidad de cada relación. Las flechas discontinuas indican asociaciones negativas. U: Variabilidad no explicada expresada en proporción. ns: $P > 0.05$; ***: $P < 0.001$.

[Coefficients for the path diagram in figure 1. The width of the arrows is proportional to the magnitude of path coefficients. Dashed lines show negative relationships. U: proportion of unexplained variability. ns: $P > 0.05$; ***: $P < 0.001$]

El efecto de la complejidad estructural de las formaciones vegetales sobre la riqueza y diversidad de aves es un fenómeno ampliamente reconocido en muchas comunidades (por ejemplo, Wiens 1989 y referencias allí dadas). A pesar de ello, esta variable no parece ejercer ninguna influencia sobre la cantidad de especies observadas. Este fenómeno ilustra un efecto de escala en los procesos ecológicos (Wiens *et al.*, 1987; Wiens, 1995). Aunque los medios estructuralmente más complejos proporcionan una oferta mayor de nichos ecológicos que dan cabida a más especies por unidad de superficie, este fenómeno opera a escala intra-hábitat. Cuando en unidades mayores de superficie se mezclan diferentes formaciones vegetales, entonces la riqueza viene modulada por los patrones de agregación de especies distintas con diferentes preferencias de hábitat.

Efecto de la superficie de las islas

En el archipiélago estudiado el área ejerce una influencia importante sobre el número de especies por isla, independientemente del efecto de otras variables como la diversidad de hábitats o la distancia al continente. En consecuencia, la relación S-A observada en nuestro archipiélago debe explicarse con alguna hipótesis que aluda a su importancia *per se*. Uno de los postulados de la hipótesis de MacArthur & Wilson (1963, 1967) es que en islas progresivamente mayores los tamaños de población por especie serían mayores, lo que reduciría su susceptibilidad a extinguirse permitiendo la existencia de más especies en islas grandes que en otras más pequeñas. Además, en las islas mayores también se posibilitaría el establecimiento de redes tróficas más complejas y con mayor oferta de nichos, dando cabida a más especies y acentuando la relación S-A (Wylie & Currie, 1993; Harte & Kinzig, 1997; Holt *et al.*, 1999). Por otro lado, la hipótesis relativa a una mayor tasa de especiación con el aumento del área no parece apropiada en este caso, ya que sería aplicable a especies con menores habilidades dispersivas que las aves, en archipiélagos más remotos (i.e., más alejados del continente) y a partir de superficies insulares mayores que las encontrados en las islas analizadas (Cowie, 1995; Losos, 1996; 2000). Además, este tipo de influencia del área *per se* implicaría una alta

tasa de endemidad de la avifauna canaria, superior al 9% de las 67 especies consideradas (teniendo en cuenta sólo a *Columba bollii*, *Columba junoniae*, *Phylloscopus [brehmii] canariensis*, *Regulus [regulus] teneriffae*, *Fringilla teydea* y *Saxicola dacotiae* como especies exclusivamente presentes en las islas Canarias, puesto que *Apus unicolor*, *Serinus canarius* y *Anthus berthelotii* también están presentes en Madeira). Este porcentaje contrasta claramente con los observados en otros taxa de menor potencial dispersivo, tales como reptiles (100% de 14 especies; González *et al.*, 1996; Nogales *et al.*, 1998; Brown & Pestano, 1998), invertebrados terrestres 50% de unas 6500 especies; Juan *et al.*, 2000) o plantas vasculares 27% de unas 1000 especies; Juan *et al.*, 2000).

Efecto de la distancia al continente

De acuerdo con uno de los principales supuestos de la hipótesis del equilibrio dinámico de especies, las islas más lejanas al continente deberían albergar un menor número de especies (MacArthur & Wilson, 1963). No obstante, cada vez parece más claro que esta relación está muy lejos de ser tan generalizable como la relación S-A (véase, por ejemplo, Williams, 1981; Buckley, 1985; Nilsson *et al.*, 1988; Tangney *et al.*, 1990; Cowie, 1995; Losos, 1996; Chown *et al.*, 1998; Davidar *et al.*, 2001). En las islas estudiadas, la distancia al continente tiene un efecto significativo, lo que podría indicar que las especies encuentran problemas para alcanzar las islas más alejadas de la fuente continental. Este resultado es especialmente significativo, pues se mantiene a pesar de la relativamente escasa distancia tanto entre las distintas islas del archipiélago como entre las islas más orientales y el continente, implicando que las aves puedan salvar con vuelo ininterrumpido distancias máximas de sólo 100-200 km.

Ausencia de efecto de la antigüedad de las islas

En el modelo de la Figura 1 se incluye a la antigüedad de las islas como posible variable que ha podido afectar a la diversidad de hábitats. Sin embargo, este efecto no fue significativo, lo que podría explicarse considerando que

la vegetación actual de estas islas es el resultado de las profundas modificaciones operadas en los últimos siglos, tanto por la acción humana como por fenómenos volcánicos.

Algunos trabajos han encontrado que la antigüedad es una variable relevante para explicar los patrones de riqueza de especies en algunos sistemas insulares (Cowie, 1995; Chown *et al.*, 1998; Borges & Brown, 1999). Sin embargo, esta relación directa no se estableció en el modelo para las Canarias-Selvagem en razón del generalizado potencial dispersivo de las aves y la cercanía entre las islas (ambos fuertes limitantes del efecto del aislamiento genético), junto con la influencia que los cambios recientes en las condiciones ambientales climáticas, ecológicas o antrópicas han tenido minimizado el papel de la antigüedad sobre la riqueza de especies.

Las cortas distancias entre las islas y el gran potencial dispersivo de las aves ha podido determinar en el archipiélago de estudio la escasa restricción de especies endémicas a islas únicas o pares de islas próximas (en la actualidad sólo *Saxicola dacotiae* en Fuerteventura y *Fringilla teydea* en Tenerife y Gran Canaria de un total de 67 especies), en comparación con lo observado para otros taxa. Entre los reptiles, por ejemplo, 12 especies de un total de 14 se restringen a una o dos islas (considerando los islotes próximos a Lanzarote y Fuerteventura; González *et al.*, 1996; Nogales *et al.*, 1998; Brown & Pestano, 2000), mientras que entre los dípteros muscoideos ocurre lo mismo con 39 especies de un total de 94 (Báez, 1982). El registro fósil de las aves terrestres sugiere un patrón similar en la distribución de endemismos en el pasado (Alcover & Florit, 1987; Rando *et al.*, 1997; 1999).

Por otro lado, las formas subespecíficas diferentes a las continentales o diferentes entre varias islas (casos paradigmáticos en *Fringilla coelebs* y *Parus caeruleus*), así como las posibles nuevas especies (*Phylloscopus [brehmii] canariensis* y *Regulus [regulus] teneriffae*), han debido tener tiempos de divergencia desde ancestros comunes continentales o de otras islas del archipiélago de unos 100000-250000 años (Helbig *et al.*, 1996), una fracción de tiempo relativamente breve en comparación con la antigüedad de las islas más antiguas del archipiélago (véase la revisión de Klicka & Zink, 1997 para tiempos evolutivos que separan a especies y subespecies en aves). Además, la avifauna

del Paleártico Occidental ha sufrido notables cambios durante los últimos 100000 años como consecuencia de los cambios climáticos acaecidos durante ese periodo (Sánchez-Marco, 1996, 2002). Estos cambios explican la presencia antigua en Canarias de especies como *Haliaeetus* sp. (posiblemente *H. albicilla*; Rando, 1995) o *Accipiter gentilis* (Rando, 2002), o que a lo largo de los últimos 15000 años algunas especies hayan desaparecido de algunas islas que ocupaban antiguamente (p.e., *Pyrrhonorax pyrrhonorax* registrada en el pasado en El Hierro, La Gomera y Tenerife, o *Chlamydotis undulata*, antes presente también en Tenerife; Rando *et al.* 1997, 1999).

Como síntesis podemos afirmar que la riqueza de especies en el archipiélago estudiado es un fenómeno determinista, explicable recurriendo a fenómenos formulados por varias hipótesis de biogeografía insular. Entre ellos destacan la importancia de la diversidad de ambientes ecológicos dentro de las islas, junto con el efecto positivo de la superficie de éstas y el negativo de la distancia al continente. La antigüedad de las islas no ejerce ninguna influencia sobre la riqueza de especies, lo cual es esperable considerando el gran potencial dispersivo de las especies estudiadas y las relativamente cortas distancias de las islas al continente, dos factores que han debido limitar mucho el papel del aislamiento genético y la aparición, mediante radiación *in situ*, de altas tasas de endemismo en todo el archipiélago y de exclusividad de endemismos dentro de cada isla.

AGRADECIMIENTOS.- Tomás Santos, Manolo Nogales, Pedro Cordero, Mario Díaz y José Luis Tellería efectuaron interesantes sugerencias a una primera versión del manuscrito. Marili nos ayudó en la digitalización de la vegetación a partir del atlas temático utilizado. Este trabajo es una contribución al proyecto BOS2000-0993. Durante la realización de este trabajo, D.P. disfrutó de una beca predoctoral del CSIC en la Estación Biológica de El Ventorrillo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOVER, J. A. & FLORIT, X. 1987. Una nueva especie de *Carduelis* (Fringillidae) de La Palma. *Vieiraea*, 17: 75-86.
- ANÓNIMO 1980. *Atlas Básico de Canarias*. Interinsular Canaria, S. A. Santa Cruz de Tenerife.

- BÁEZ, M. 1982. Estudio biogeográfico de la superfamilia *Muscoidea* en la Macaronesia, con especial referencia a las islas Canarias (*Insecta, Diptera*). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 7: S257-S273.
- BÁEZ, M. 1992. Zoogeography and evolution of the avifauna of the Canary Islands. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series*, 36: 425-431.
- BANNERMAN, D. A. 1963. *Birds of the Atlantic islands. Vol. 1 A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages*. Oliver & Boyd, Edimburgo.
- BORGES, P. A. V. & BROWN, V. K. 1999. Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66: 373-410.
- BROWN, J. H. & KODRICH-BROWN, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445-449.
- BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. V. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. V. 2000. Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 87-92.
- BROWN, R. P. & PESTANO, J. 1998. Phylogeography of skinks (*Chalcides*) in the Canary Islands inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, 7: 1183-1191.
- BUCKLEY, R. C. 1985. Distinguishing the effects of area and habitat types on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation. *Journal of Biogeography*, 12: 527-535.
- CALMÉ, S. & DESROCHERS, A. 1999. Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. *Oecologia*, 118: 361-370.
- CHOWN, S. L., GREMMEN, N. J. M. & GASTON, K. J. 1998. Ecological biogeography of southern ocean islands: species-area relationships, human impacts, and conservation. *American Naturalist*, 152: 562-575.
- COLEMAN, B. D. 1981. On random placement and species-area relations. *Mathematical Bioscience*, 54: 191-215.
- CONNOR, E. F. & MCCOY, E. D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 113: 791-833.
- COWIE, R. H. 1995. Variation in species diversity and shell shape in Hawaiian land snails: In situ speciation and ecological relationships. *Evolution*, 49: 1191-1202.
- DAVIDAR, P., YOGANAND, K. & GANESH, T. 2001. Distribution of forest birds in the Andaman islands: importance of key habitats. *Journal of Biogeography*, 28: 663-671.
- DE LA NUEZ, J., QUESADA, M. L. & ALONSO, J. J. 1998. *Los volcanes de los islotes al norte de Lanzarote*. Fundación César Manrique. Teguiise.
- DUNCAN, R. P., BLACKBURN, T. M. & VELTMAN, C. J. 1999. Determinants of geographical range sizes: a test using introduced New Zealand birds. *Journal of Animal Ecology*, 68: 963-975.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. & ANDERSSON, C. 1993. Species composition and within archipelago co-occurrence patterns in the Canary Islands. *Ecography*, 16: 31-36.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. & DÍAS, E. 2001. Marco biogeográfico Macaronésico. En, J. M. Fernández-Palacios & J. L. Martín (Eds.): *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 45-52. Publicaciones Turquesa, S. L.. Santa Cruz de Tenerife.
- GILBERT, F. S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography*, 7: 209-235.
- GILPIN, M. E. & DIAMOND, J. M. 1976. Calculations of immigration and extinction curves from the species-area distance relation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 73: 4130-4134.
- GONZÁLEZ, P., PINTO, F., NOGALES, M., JIMÉNEZ-ASENSIO, J., HERNÁNDEZ, M. & CABRERA, V. M. 1996. Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6: 63-71.
- HARTE, J. & KINZIG, A. P. 1997. On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. *Oikos*, 80: 417-427.
- HELBIG, A. J., MARTENS, J., SEIBOLD, I., HENNING, F., SCHOTTLER, B. & WINK, M. 1996. Phylogeny and species limits in the Palaearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: Mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. *Ibis*, 138: 650-666.
- HOLT, R. D., LAWTON, J. H., POLIS, G. A. & MARTÍNEZ, N. D. 1999. Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology*, 80: 1495-1504.
- JUAN, C., EMERSON, B. C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M. 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 104-109.
- KLICKA, J. & ZINK, R. M. 1997. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 277: 1666-1669.
- KOHN, D. D. & WALSH, D. M. 1994. Plant species richness – the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology*, 82: 367-377.
- LOSOS, J. B. 1986. Island biogeography of day geckos (*Phelsuma*) in the Indian Ocean. *Oecologia*, 68: 338-343.
- LOSOS, J. B. 1996. Ecological and evolutionary determinants of the species-area relation in Caribbean anoline lizards. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 351: 847-854.

- LOSOS, J. B. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*, 408: 847-850.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- MARTÍN, A. & LORENZO, J. A. 2001. Aves del archipiélago canario. Francisco Lemus Editor. La Laguna.
- MITCHELL, R. J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modeling. *Functional Ecology*, 6: 123-129.
- NILSSON, S. G., BENGTSSON, J. & ÅS, S. 1988. Habitat diversity or area *per se*? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology*, 57: 685-704.
- NOGALES, M., LÓPEZ, M., JIMÉNEZ-ASENSIO, J., LARRUGA, J. M., HERNÁNDEZ, M., & GONZÁLEZ, P. 1998. Evolution and biogeography of the genus *Tarentola* (Sauria: Gekkonidae) in the Canary Islands, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Journal of Evolutionary Biology*, 11: 481-494.
- PALOMARES, F., FERRERAS, P., TRAVAINI, A. & DELIBES, M. 1998. Coexistence between Iberian lynx and Egyptian mongooses: estimating interaction strength by structural equation modelling and testing by an observational study. *Journal of Animal Ecology*, 67: 967-978.
- RANDO, J. C. 1995. Presencia de restos de pigargo (*Haliaeetus* sp.) (Aves: Accipitridae) en yacimientos paleontológicos de Fuerteventura. *Viera-ea*, 24: 65-69.
- RANDO, J. C. 2002. New data of fossil birds from El Hierro (Canary Islands): probable causes of extinction and some biogeographical considerations. *Ardeola*, 49: 39-49.
- RANDO, J. C., LÓPEZ, M. & JIMÉNEZ, M. C. 1997. Bird remains from the archaeological site of Guinea (El Hierro, Canary Islands). *International Journal of Osteoarchaeology*, 7: 298-302.
- RANDO, J. C. & LÓPEZ, M. 1999. A new species of extinct flightless Passerine (Emberizidae: *Emberiza*) from the Canary Islands. *The Condor*, 101: 1-3.
- REED, T. 1981. The number of breeding landbird species on British islands. *Journal of Animal Ecology*, 50: 613-624.
- RICKLEFS, R. E. & LOVETTE I. J. 1999. The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1142-1160.
- SÁNCHEZ-MARCO, A. 1996. Aves fósiles del Pleistoceno ibérico: rasgos climáticos, ecológicos y zogeográficos. *Ardeola*, 43: 207-219.
- SÁNCHEZ-MARCO, A. 2002. Aves fósiles de la Península Ibérica. *Quercus*, 191: 27-41.
- SANTOS, A. 2000. La vegetación. En: G. Morales & R. Pérez-González (Eds.): *Gran atlas temático de Canarias*, pp. 121-146. Arafo. Tenerife.
- SCHEINER, S. M., MITCHELL, R. J. & CALLAHAN, H. S. 2000. Using path analysis to measure natural selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 423-433.
- STATSOFT 1999. *STATISTICA for Windows* [computer program]. StatSoft. Tulsa.
- STEIGER, J. H. 1989. *EzPATH: a supplementary module for SYSTAT and SYGRAPH*. Systat. Evanston.
- STEIGER, J. H. 1995. *Structural equation modeling* [computer program]. StatSoft. Tulsa.
- TANGNEY, R. S., WILSON, J. B. & MARK, A. F. 1990. Bryophyte island biogeography: a study in Lake Manapouri, New Zealand. *Oikos*, 59: 21-26.
- VOLSØE, H. 1955. The breeding birds of the Canary Islands, II. Origin and history of the Canarian avifauna. *Dansk Naturhistorik Forening, Copenhagen. Videnskabelige Meddelelser*, 117: 117-178.
- WHITTAKER, R. H. 1998. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press. New York.
- WIENS, J. A. 1989. *The ecology of bird communities. Vol. I: foundations and patterns*. Cambridge University Press. Cambridge.
- WIENS, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island vs. landscape perspectives on bird conservation. *Ibis*, 137: S97-S104.
- WIENS, J. A., ROTENBERRY, J. T. & VAN HORNE, B. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos*, 48: 132-147.
- WILLIAMS, C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Academic Press. New York.
- WILLIAMS, G. R. 1981. Aspects of avian island biogeography in New Zealand. *Journal of Biogeography*, 8: 439-456.
- WILLIAMSON, M. 1988. Relationship of species number to area, distance and other variables. En: A. A. Myers & P. S. Giller (Eds.): *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*, pp. 91-113. Chapman and Hall. New York.
- WILLIAMSON, M. 1989. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. *Journal of Biogeography*, 16: 3-4.
- WILY, J. L. & CURRIE, D. J. 1993. Species-energy theory and patterns of species richness: 1. Patterns of bird, angiosperm, and mammal species richness on islands. *Biological Conservation*, 6: 137-144.

[Recibido: 13-3-02]
[Aceptado: 16-7-02]

