

VIERAEA	Vol. 33	455-475	Santa Cruz de Tenerife, diciembre 2005	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **Biodiversidad marina en archipiélagos e islas: patrones de riqueza específica y afinidades faunísticas**

ANGEL PÉREZ-RUZAF A<sup>1</sup>, CONCEPCIÓN MARCOS<sup>1</sup> & JUAN JOSÉ BACALLADO<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Departamento de Ecología e Hidrología. Facultad de Biología.  
Universidad de Murcia, 30100 Murcia.*

<sup>2</sup> *Museo de Ciencias Naturales de Tenerife*

PÉREZ-RUZAF A, A., MARCOS, C. & BACALLADO, J.J. (2005). Marine biodiversity in oceanic archipelagos: specific richness patterns and faunistic affinities. *VIERAEA* 33: 455-475.

**ABSTRACT:** Species richness in islands depends on the area and the distance to the closest continent which affects colonization rates. However, in marine species such patterns are not well known. In this work we analyze species richness data of several marine groups from 23 archipelagos in relation with archipelago characteristics. We discuss which factors determine richness patterns and endemic species number. Habitat characteristics (depth, heterogeneity and structural complexity) determine richness at small scales. At higher scales the size of the archipelago, the number of islands and dispersion, joint to climate heterogeneity (on the basis of its temperature range) became the most important factors. Distance to the nearest continent has low influence, but isolation respect to other archipelagos or between islands, seems to limit the number of species.

**Key words:** Biodiversity, island biogeography, fishes, echinoderms, Macaronesia, Canary Islands, Galapagos, Cabo Verde

**RESUMEN:** La riqueza específica de las islas depende de su área y de la distancia al continente más cercano, que limita las tasas de colonización. Sin embargo, en las especies marinas dichos patrones no son bien conocidos. En este trabajo se analizan datos de riqueza de distintos grupos marinos en 23 archipiélagos o islas en relación con distintas características de los mismos y se discuten sus efectos sobre los patrones de riqueza y los procesos de especiación y aparición de endemismos. Las características del hábitat (profundidad, heterogeneidad o la complejidad estructural) determinan la riqueza a pequeña escala. A mayor escala cobran importancia el tamaño del archipiélago, el número de islas que lo componen y el grado de dispersión que presentan, unidos a la heterogeneidad climática (basada en el rango de temperaturas del agua). La distancia al continente más cercano no parece influir, sin embargo el aislamiento de otros archipiélagos o entre islas sí condiciona el número de especies.

**Palabras clave:** Biodiversidad, biogeografía insular, peces, equinodermos, Macaronesia, Canarias, Galápagos, Cabo Verde

## INTRODUCCIÓN

Los patrones de riqueza y los procesos implicados en su generación en ecosistemas insulares son bien conocidos desde las propuestas de McArthur y Wilson (1967). Pero las islas han sido, ya desde antes, ambientes especialmente propicios para el estudio y la percepción de los mecanismos evolutivos y ecológicos (Darwin, 1859; Wallace, 1881). Las razones por las que las islas resultan tan interesantes a la hora de realizar estudios ecológicos radican en que se trata de ecosistemas cuyas comunidades se automantienen dentro de un espacio geográfico bien delimitado que contiene los procesos, propiedades e interacciones fundamentales de un ecosistema pero sin la complejidad de los continentales (Vitousek *et al.*, 1995).

En general, se asume que la biodiversidad de los ecosistemas insulares es de menor magnitud que la de las áreas continentales equivalentes (Adersen, 1995). Sin embargo, desde el punto de vista de la biodiversidad del planeta, no cabe duda de que, aunque las islas suelen tener un número de especies relativamente bajo en muchos grupos, como los vertebrados, en otros, como los moluscos terrestres, las elevadas tasas de especiación hacen de ellas auténticos puntos calientes de biodiversidad. Al mismo tiempo, el grado de endemismo alcanza valores altísimos en comparación con regiones continentales semejantes.

Todo ello es debido al efecto combinado del aislamiento, que reduce la llegada de especies y el intercambio genético entre subpoblaciones, y de la posibilidad de explotar un espectro relativamente amplio de recursos y hábitats sin la competencia interespecífica que se ejerce en el continente, siendo la intraespecífica el principal motor evolutivo.

De hecho, este proceso da lugar a lo que se ha denominado el ciclo taxonómico (Wilson en Gorman, 1991). En él, una especie que llega a una isla como nueva colonizadora inicia un proceso de expansión, especialización, en muchos casos divergente, de sus distintas poblaciones y diversificación, para finalmente decaer e, incluso, extinguirse, probablemente ante la llegada de nuevos colonizadores que resultan ser mejores competidores.

Pero si, como decíamos, los patrones y procesos implicados en la riqueza y generación de especies insulares están razonablemente estudiados en las zonas emergidas, no puede decirse lo mismo de las especies marinas.

En general, se asume que el medio marino presenta menos barreras biogeográficas que el terrestre y que las condiciones ambientales son mucho más estables a escalas espaciales y temporales razonablemente grandes. Además, el hecho de que todos los océanos del planeta estén intercomunicados geográficamente y por sistemas de corrientes muy activos, unido a la mayor capacidad de dispersión de los organismos marinos en forma de huevos y larvas planctónicos, hace esperar que el aislamiento de las poblaciones insulares marinas sea menos drástico y los procesos de especiación sean mucho menos activos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

En este trabajo se revisan los patrones de riqueza específica de los principales grupos marinos en 23 archipiélagos e islas (fig. 1) en base a la información bibliográfica disponible, incluyendo FishBase (Froese y Pauly, 2005), y a nuestros propios datos y de colaboradores próximos obtenidos en las distintas campañas realizadas en el Atlántico norte, en los archipiélagos macaronésicos (Cabo Verde, Canarias, Salvajes, Madeira y

Azores) (campaña “Macaronesia 2000”, entre 1998-2004), y en las islas Galápagos en el Pacífico oriental (“Galápagos, patrimonio de la humanidad”, 1990-1992).

El estudio de los patrones de riqueza marina en archipiélagos presenta dificultades que no suelen darse en los correspondientes ecosistemas terrestres. Por un lado la fauna y flora marinas han sido mucho menos estudiadas que las terrestres. Los mayores requerimientos de infraestructuras (embarcaciones, equipos de buceo), la inaccesibilidad de las zonas profundas y lo relativamente reciente del desarrollo de las técnicas adecuadas hacen que los datos sean escasos y heterogéneos respecto a las islas y los grupos taxonómicos estudiados, no sólo entre archipiélagos sino también en el propio continente más o menos próximo. Por otro lado, si una de las ventajas del estudio de sistemas insulares emergidos es su perfecta delimitación, bajo el agua esta circunstancia no existe y aunque la batimetría puede utilizarse para ello, las especies tienen límites de distribución batimétrica relativamente difusos y los listados faunísticos no siempre son claros a la hora de definir el rango que incluyen.

A pesar de estas dificultades, los datos muestran que la baja intensidad en el estudio de los distintos grupos no resulta una objeción seria, ya que las relaciones entre el número de especies de los distintos grupos taxonómicos son semejantes a las encontradas en los ecosistemas terrestres (figs. 2 y 3), y en ellas se observa que el número de especies de cualquier grupo en un archipiélago aumenta al hacerlo el de los demás, lo que indica una cierta homogeneidad en los esfuerzos de muestreo. Utilizando las aves terrestres como grupo de referencia en los ecosistemas terrestres (fig. 2), la tasa de incremento



1 Caribe	9 Tobago	17 Filipinas
2 Azores	10 Sao Tomé	18 Wallacea
3 Islas Británicas	11 Ascensión	19 Nueva Caledonia
4 Malta	12 Sta. Helena	20 Nueva Zelanda
5 Madeira	13 Madagascar	21 Hawái
6 Salvajes	14 Reunión-Mauricio	22 Cocos
7 Canarias	15 Seychelles	23 Galápagos
8 Cabo Verde	16 Palau	24 Easter (Pascua)

Fig. 1. Localización de los archipiélagos e islas considerados en este trabajo.

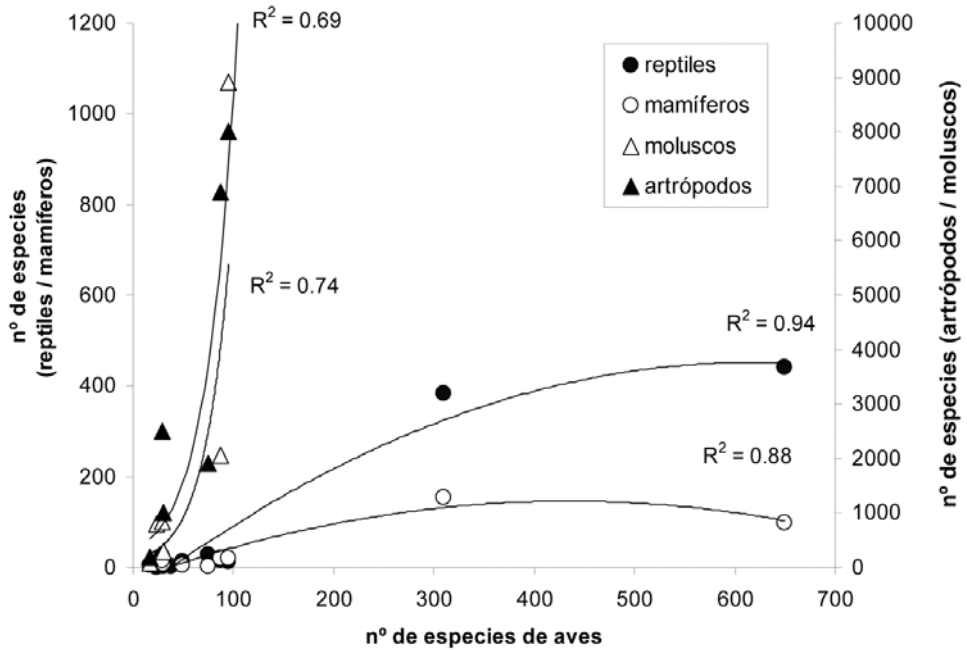


Fig. 2. Número de especies en distintos grupos taxonómicos terrestres en relación con el número de especies de aves terrestres en distintos archipiélagos e islas. Nótese el distinto comportamiento de los invertebrados y de los vertebrados.

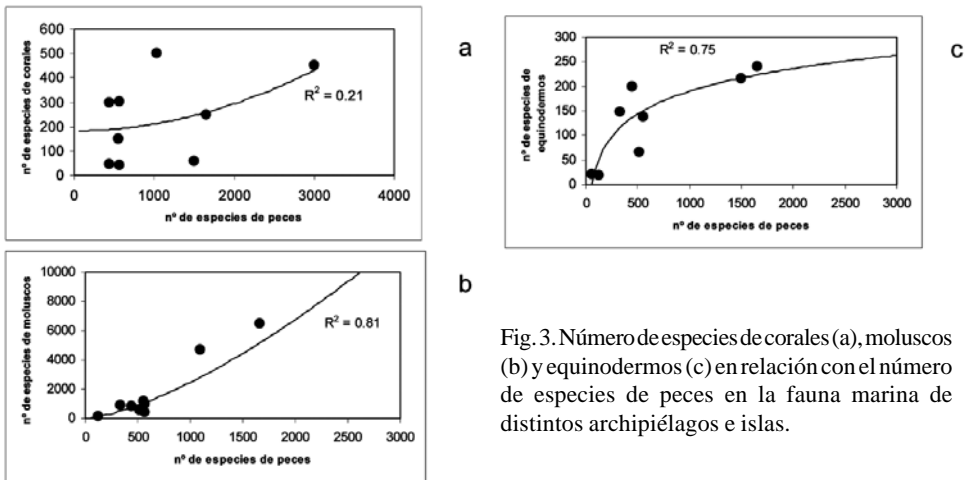


Fig. 3. Número de especies de corales (a), moluscos (b) y equinodermos (c) en relación con el número de especies de peces en la fauna marina de distintos archipiélagos e islas.

de la riqueza específica de los otros grupos taxonómicos está relacionada con su tamaño corporal, con una clara diferencia entre la pauta de los vertebrados e invertebrados. En los grupos marinos (fig. 3), los equinodermos son los que parecen mostrar una menor tasa de diversificación. En este contexto, para el análisis de los patrones de biodiversidad en la fauna marina de los sistemas insulares se han utilizado principalmente los datos corres-

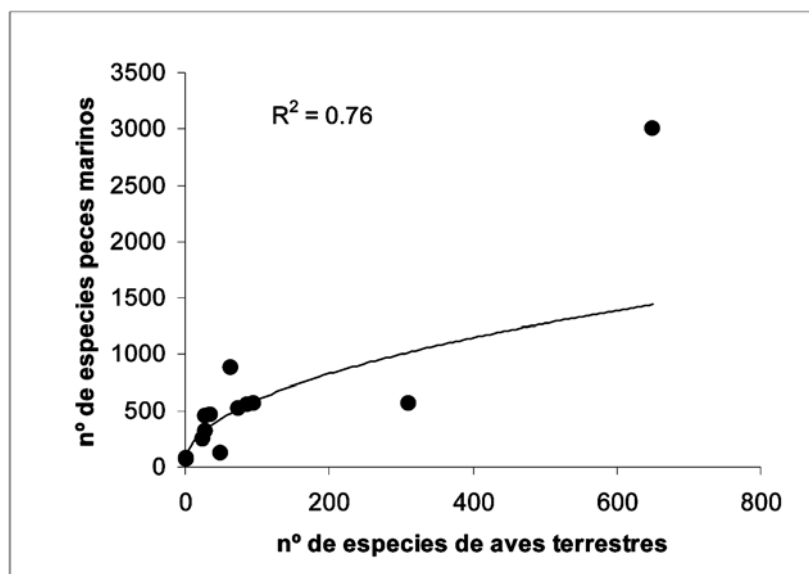


Fig. 4. Relación entre el número de especies de peces marinos y el de aves terrestres en distintos archipiélagos e islas.

pondientes a la fauna ictiológica, que suele ser la mejor estudiada y puede ser representativa de patrones más generales.

En cada archipiélago se han considerado descriptores de tamaño (área total, longitud de costa total), complejidad estructural (número de islas, densidad insular, índice de costa o relación entre la longitud total de costa y el área cubierta por el archipiélago) y aislamiento (distancia al continente más próximo, distancia media entre islas, profundidad mínima entre archipiélagos y la costa más próxima). Muchos de los datos e índices utilizados han sido obtenidos de la base de datos del Programa de Acción de las Naciones Unidas sobre Islas (<http://islands.unep.ch>) así como de numerosas fuentes bibliográficas.

Para analizar las relaciones entre variables se han utilizado correlaciones de Pearson y regresiones múltiples entre los descriptores de los archipiélagos (incluyendo sus términos cuadráticos y cúbicos) y la riqueza de especies en el contexto de los modelos lineales generalizados (GLM) (McCullagh y Nelder, 1989), con selección progresiva de variables (utilizando  $P < 0.05$  como criterio de inclusión).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### **Factores que determinan la composición específica y la riqueza de especies marinas en islas y archipiélagos**

*La importancia de las escalas espaciales.*- La riqueza de especies en los archipiélagos oceánicos está determinada por multitud de factores (biogeográficos, históricos, ecológicos, taxonómicos) que operan a distintas escalas espaciales.

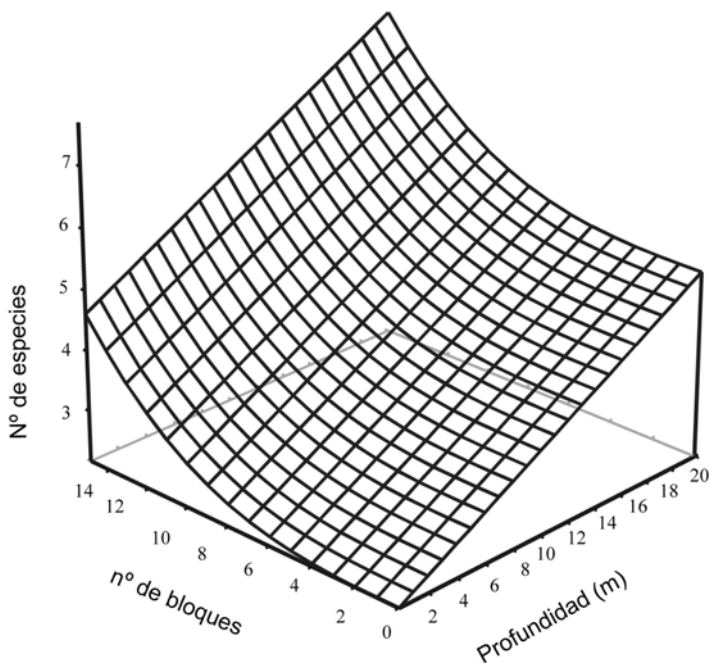


Fig. 5. Principales factores que determinan la riqueza de especies de equinodermos en los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde a pequeña escala espacial ( $<10^1$  km). El modelo incluye las variables seleccionadas de entre distintos descriptores de la heterogeneidad y complejidad del hábitat mediante un análisis de regresiones múltiples (GLM) con selección progresiva de variables (utilizando  $P < 0.05$  como criterio de inclusión) (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2003).

En principio, la relación positiva entre el número de especies de peces marinos y el de aves terrestres nidificantes, por ejemplo, en los archipiélagos e islas sugiere que los factores que determinan la riqueza de especies podrían ser semejantes en los medios sumergido y terrestre o, al menos, estar relacionados. Sin embargo, la biodiversidad ictiológica es muy superior a la de la avifauna (fig. 4).

A pequeña escala espacial, entre localidades de una misma isla, la riqueza de especies bentónicas está determinada por características del hábitat, como la profundidad, la complejidad estructural (medida como número de bloques de distinto tamaño), o la heterogeneidad (medida como diversidad de tipos de sustrato o comunidades) (fig. 5). Los patrones encontrados por nosotros para los equinodermos de Cabo Verde (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2003, Entrambasaguas *et al.* en elaboración) no son muy distintos de los de los peces en el Mediterráneo o en Galápagos (Brito *et al.*, 1997; García-Charton & Pérez-Ruzafa, 1998).

Sin embargo, a mayores escalas espaciales, entre islas dentro del mismo archipiélago, las características del hábitat dejan de ser relevantes, y son otros factores, como la productividad biológica o la temperatura de las aguas los que pueden cobrar importancia.

En el archipiélago de Cabo Verde se observa un marcado gradiente de riqueza específica en la fauna de equinodermos desde la isla de Santo Antão, en el extremo noroeste, a la de Maio, en el sureste (fig. 6). Dicho gradiente, al igual que las afinidades faunísticas

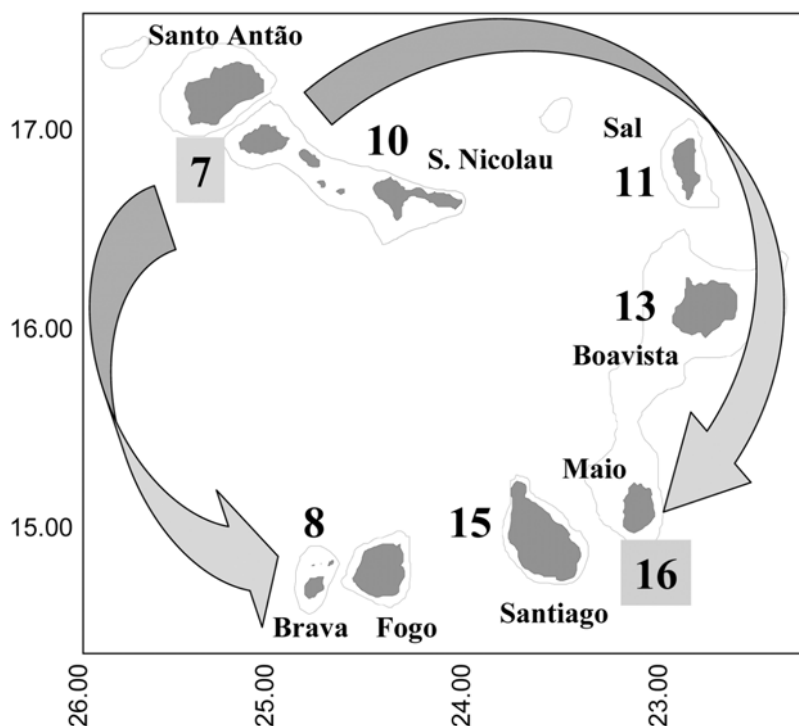


Fig. 6. Número total de especies de equinodermos censadas en las distintas islas del archipiélago de Cabo Verde durante el proyecto “Macaronesia 2000” (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2003). Las flechas indican el gradiente noroeste-sureste observado en el archipiélago.

entre islas y localidades en el archipiélago medidas con el índice de Czekanowski (fig. 7), es explicado por las características térmicas de las aguas superficiales en las distintas regiones del archipiélago (fig. 8), siendo las temperaturas mínimas invernales (con un gradiente noreste-suroeste) y las temperaturas máximas y el rango de variación térmica (ambos con un gradiente noroeste-sureste) los que determinan la composición específica y la biodiversidad (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2003).

Los mismos patrones fueron observados en la distribución de las especies de peces en el archipiélago de Galápagos (Brito *et al.*, 1997), donde también la temperatura mínima de las masas de agua en cada zona del archipiélago es determinante de la composición del poblamiento ictiológico (fig. 9).

*Gradientes latitudinales.*- Uno de los factores que tradicionalmente se relaciona con los patrones de riqueza de especies es la distancia al ecuador. Con frecuencia, la biodiversidad específica disminuye a lo largo de un gradiente latitudinal que va desde los trópicos a las zonas polares. Entre las razones que se han esgrimido para explicar dicho patrón está el que dichas zonas (como el Caribe en el Atlántico o la región Indonesia-Wallacea en el Índico-Pacífico) sean los focos originales de creación y expansión de las especies o que las condiciones tropicales son más estables, lo

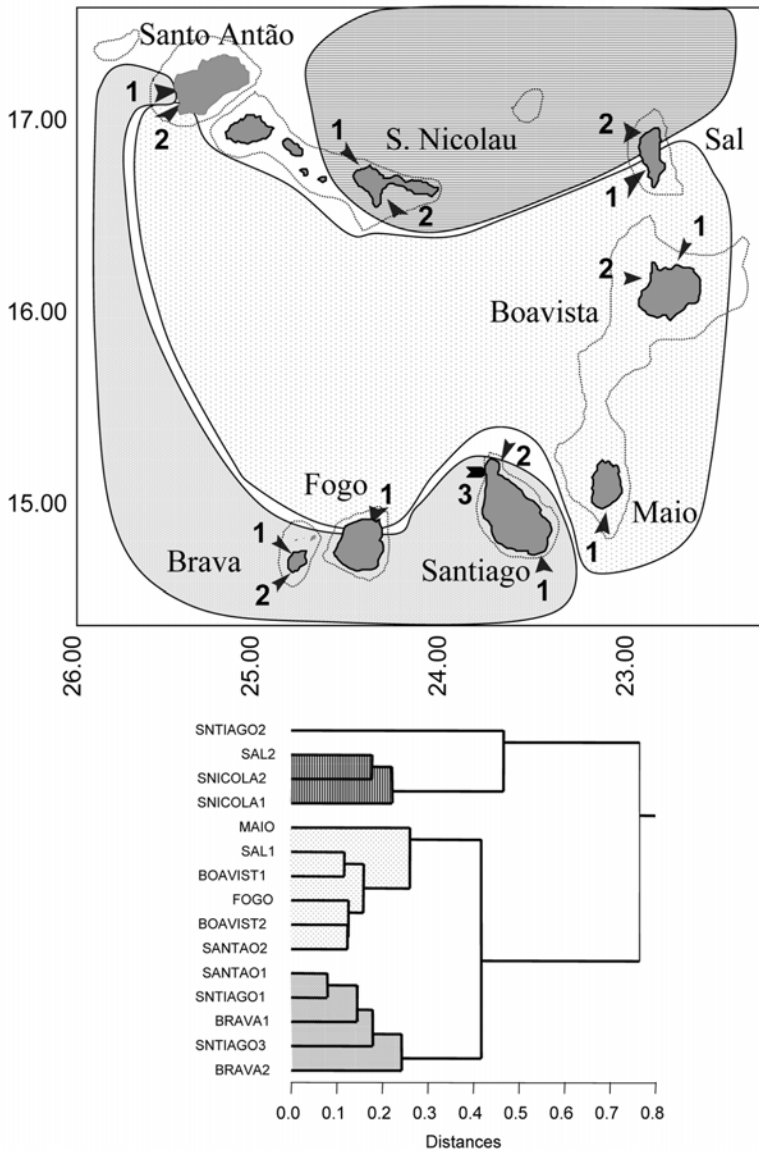


Fig. 7. Zonas faunísticas identificadas en el archipiélago de Cabo Verde a partir de los censos realizados en el poblamiento de equinodermos de los fondos rocosos infralitorales durante el proyecto “Macaronesia 2000”. Las flechas en el mapa indican las localidades muestreadas. Las tramas en el mapa se corresponden con los agrupamientos producidos por un análisis de “cluster” sobre la matriz de afinidades faunísticas, obtenida mediante el índice de Czekanowski para datos de abundancia (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2003).



que propicia la especiación y la evolución y sucesión hacia ecosistemas más complejos, estructurados y diversos.

Esta tendencia no es tan clara en los pobladores marinos de los archipiélagos en general (fig. 10). En el caso de los peces litorales hay una cierta tendencia a que las mayores riquezas específicas se den en los trópicos, pero la ausencia de un patrón claro en el hemisferio sur es remarcable.

*Relación especies área.*- El tamaño de los archipiélagos parece ser uno de los factores más importantes que condicionan el número de especies marinas que albergan. Como norma general, el número de especies de los distintos grupos taxonómicos marinos se incrementa al hacerlo el área cubierta por el archipiélago (fig. 11).

Sin embargo, bajo este patrón general parece esconderse un comportamiento fractal. El patrón se repite con un incremento de escala de 200000 km<sup>2</sup> y quizás esconda una serie exponencial (fig. 12a, b). El comportamiento de los archipiélagos oceánicos atlánticos estaría encuadrado en el primer ciclo.

Pero si el área total es importante, la estructuración del archipiélago parece influir también de forma decisiva. Como es esperable, el número de especies aumenta al hacerlo la longitud total de costa (fig. 13a) y el número de islas (fig. 13b), pero disminuye con la densidad de islas (*nº de islas/área*) (fig. 13c) y con el índice *longitud de costa/área\*número de islas* (fig. 13d). Es decir, con la compactación del archipiélago.

El que la dispersión del archipiélago (mayor área total, con mayor número de islas) y una mayor longitud de costa total favorezcan la riqueza específica podría estar relacionado con la diversificación de ambientes y zonas climáticas en el archipiélago, lo que resulta coherente con lo comentado anteriormente para los archipiélagos de Cabo Verde y Galápagos. Este tipo de comportamiento podría explicar también el patrón fractal en la relación especies/área. Las clases de tamaño vienen determinadas por el área cubierta por la isla principal y, dentro de cada clase de tamaño, la riqueza aumenta al hacerlo el número de islas que conforman el archipiélago y su dispersión. Así, en el primer grupo definido en la fig. 12 estarían los archipiélagos constituidos por islas relativamente pequeñas, incluyendo Galápagos, Hawai, Nueva Caledonia y los archipiélagos macaronésicos. En el segundo grupo se incluirían las Islas Británicas, el Caribe, Nueva Zelanda, Filipinas y Wallacea. Finalmente, quedaría Madagascar, como único representante de un nuevo salto de escala.

*Distancia al continente y aislamiento geográfico.*- El grado de aislamiento es un factor decisivo en la configuración de los poblamientos insulares. En el caso de los organismos terrestres, el océano es una auténtica barrera biogeográfica que sólo puede ser salvada por organismos voladores o que se dispersen con el viento (aves e insectos y semillas) o, con mayor dificultad, que puedan sobrevivir a un viaje largo, arrastrados por las corrientes, ya sea flotando o en balsas de vegetación u objetos a la deriva. En los archipiélagos continentales el grado de aislamiento ha venido marcado por las fluctuaciones del nivel del mar, y puede haber sido inexistente durante periodos de tiempo más o menos extensos. Por contra, en los archipiélagos típicamente oceánicos, surgidos de la actividad volcánica en las dorsales oceánicas o en puntos calientes de la corteza oceánica, como los archipiélagos macaronésicos, las islas Galápagos o las islas de Ascensión y Santa Helena, el alejamiento o aproximación a las masas continentales tiene lugar a un ritmo constante marcado por la deriva continental.

En este contexto, para los organismos marinos, y obviando las introducciones de especies ligadas a la actividad humana y al transporte marítimo, se asume que las posibi-

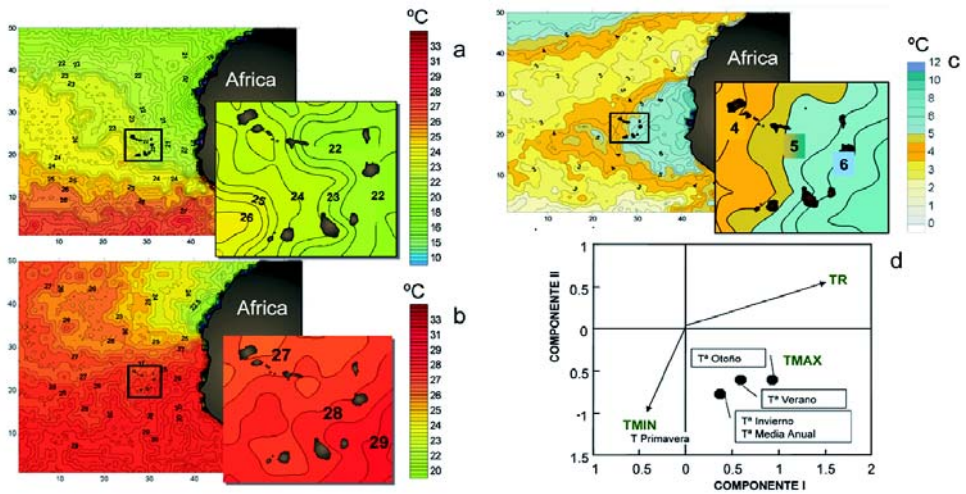


Fig. 8. Características climáticas de las aguas superficiales en el archipiélago de Cabo Verde. Las figs. a-c corresponden a la temperatura media mínima, temperatura media máxima y rango de temperaturas (diferencia entre las medias mensuales mínimas y máximas), respectivamente, obtenidas mediante imágenes de satélite. La figura d muestra las variables asociadas a los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (PCA) realizado sobre la matriz de píxeles correspondientes a los cuadrados en los que aparece incluido el archipiélago (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2003). La ordenación obtenida, no representada en la figura, se corresponde con las regiones faunísticas presentadas en la fig. 7.

lidades de colonización vienen determinadas por una combinación entre distancia, velocidad y trayectoria de las corrientes, duración del desarrollo larvario y ciclos de vida pelágicos (la inmensa mayoría de las especies marinas presentan alguna fase pelágica, generalmente planctónica) y las barreras ambientales (en general, como hemos visto, especialmente relacionadas con la temperatura mínima del agua), incluida la profundidad máxima del espacio marino a cruzar.

La distancia al continente más próximo no parece tener una influencia importante en la riqueza total de especies de un archipiélago (fig. 14a-d). En general, la fauna de peces tiende a ser algo mayor en grupos insulares relativamente próximos al continente, como Wallacea, Nueva Caledonia o el Caribe, todos ellos con más de 1500 especies registradas y a menos de 1000 km (fig. 14d), pero es evidente que otros factores, como el propio tamaño, pueden tener un peso decisivo (Wallacea y Caribe, con 346000 y 263000 km<sup>2</sup>, respectivamente, se encuentran entre los cinco archipiélagos de mayor tamaño). De hecho, si se estandarizan los datos de riqueza por unidad de área, dicha tendencia se invierte (fig. 15a, b) y sólo el archipiélago de Seychelles, a una distancia mínima de 640 km del continente africano, mantiene una elevada biodiversidad relativa. Esta inversión de la tendencia general al considerar el número de especies por unidad de área de archipiélago es incluso más patente en el caso de las islas oceánicas Atlánticas y la Macaronesia (fig. 15c).

El efecto del aislamiento parece un poco más claro cuando se tiene en cuenta un índice de aislamiento que considera, no sólo la distancia al continente más cercano, sino también a otros archipiélagos y entre islas del propio archipiélago. De este modo el índice es un indicador del grado de aislamiento del archipiélago o la isla respecto a fuentes

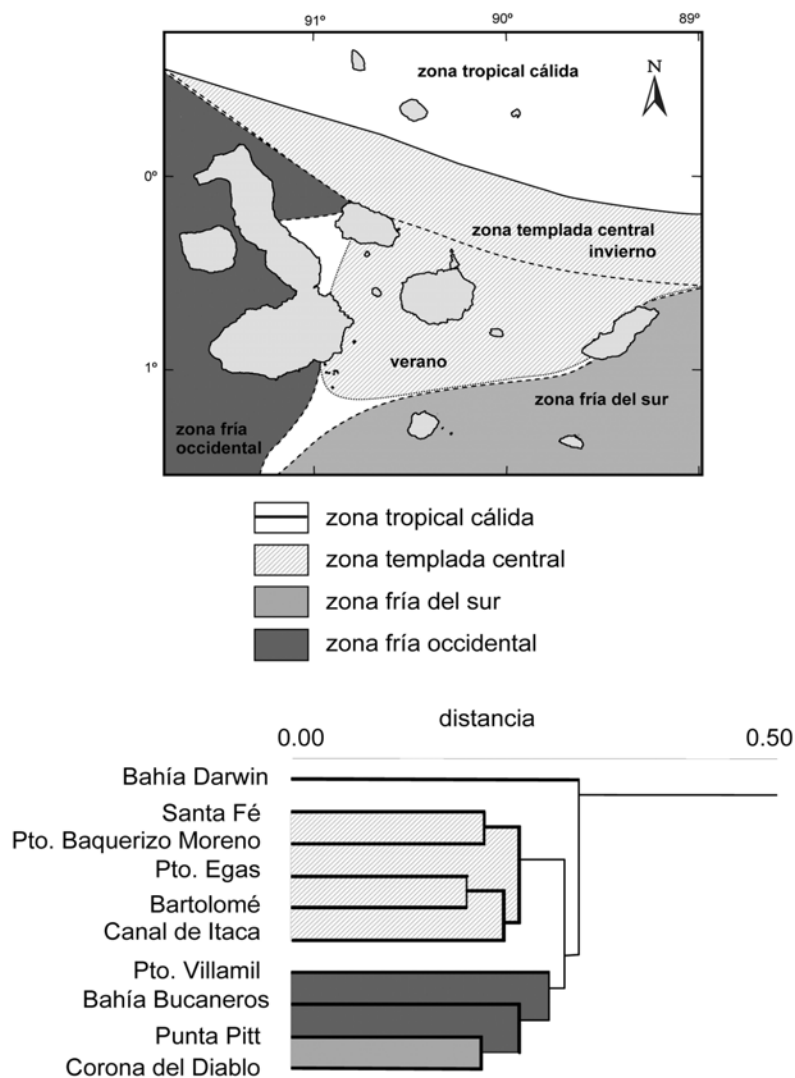


Fig. 9. Zonas climáticas, en base a la temperatura de las aguas superficiales, en el archipiélago de Galápagos (arriba) y agrupamiento de las localidades muestreadas mediante censos visuales realizados sobre el poblamiento de los peces de los fondos rocosos infralitorales (debajo) durante el proyecto “Galápagos, patrimonio de la Humanidad” (Brito, Pérez-Ruzafa & Bacallado, 1997). El cluster se elaboró a partir de la matriz de afinidades obtenida mediante el índice de Czekanowski. Las tramas en el cluster se corresponden con las zonas climáticas dibujadas en el mapa en las que se ubican las respectivas localidades.

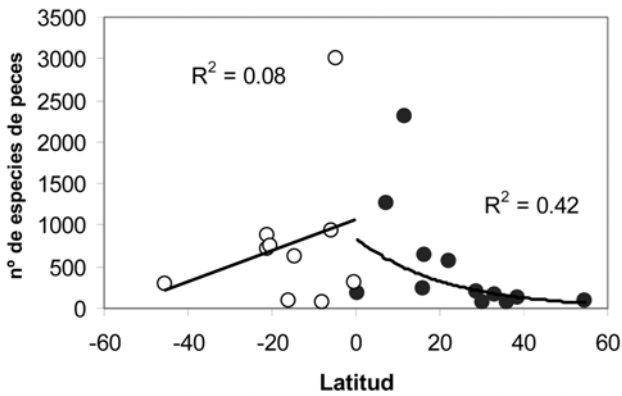


Fig. 10. Relación entre el número de especies de peces litorales que constituyen el poblamiento de distintos archipiélagos e islas y su situación latitudinal. Hay una cierta tendencia a que las mayores riquezas específicas se den en los trópicos, pero la ausencia de un patrón claro en el hemisferio sur es remarkable.

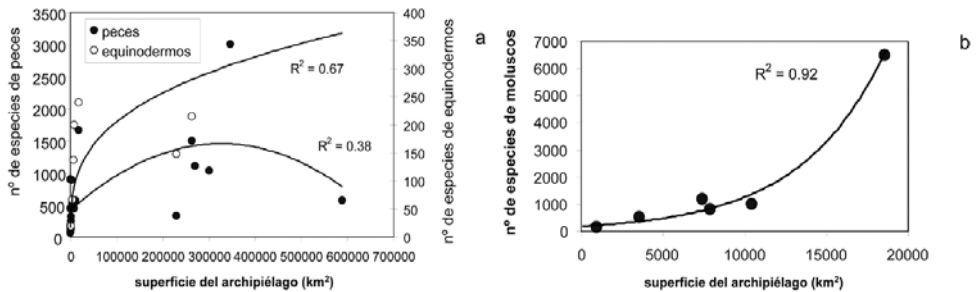


Fig. 11. Relación entre la riqueza específica de peces y equinodermos (a) y moluscos (b) y el área cubierta por distintos archipiélagos.

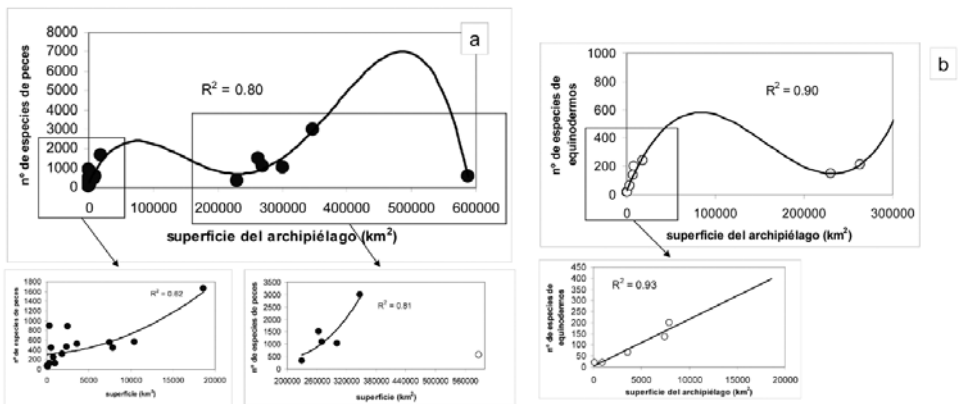


Fig. 12. Relación especies/área en los poblamientos (a) de peces y (b) de equinodermos en los archipiélagos e islas considerados en este trabajo. Se observa un mismo patrón en el aumento de la riqueza de especies al hacerlo el tamaño del archipiélago que se repite a las mismas escalas espaciales. Los cuadros inferiores de cada figura muestran el detalle correspondiente a cada escala con su línea de regresión propia.

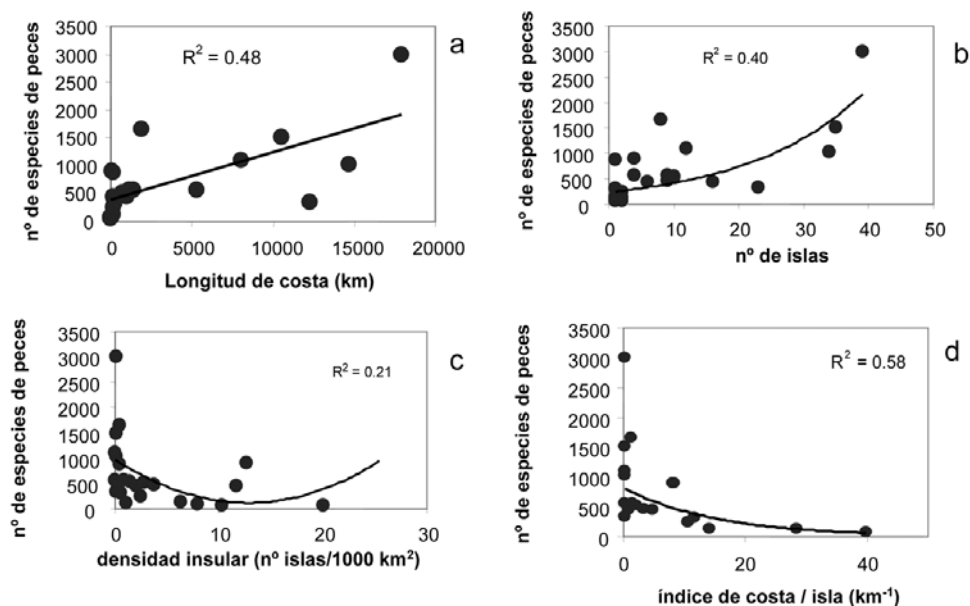


Fig. 13. Relación entre la riqueza específica de peces marinos en distintos archipiélagos e islas en relación con algunos descriptores de la complejidad estructural del archipiélago (a) longitud total de costa, (b) número de islas que lo componen, (c) densidad insular, calculada como el número de islas dividido por el área total cubierta por el archipiélago, (d) un índice de compactación del archipiélago, estimado como la longitud total de costa dividida por el área total que cubre el archipiélago (índice de costa), y el número de islas que lo componen; el valor de dicho índice disminuye al aumentar la fragmentación y dispersión de la línea de costa en un archipiélago más extenso y con más islas, de modo que el número de especies es mayor en los archipiélagos más fraccionados y que cubren un área geográfica mayor.

potenciales de colonización y se calcula mediante la suma de las raíces cuadradas de las distancias a la isla equivalente o más grande más próxima, al grupo de islas más próximo y al continente más cercano (fig. 16).

La falta de relación clara con la distancia al continente (fig. 14) junto, no obstante, a la relación negativa con el índice de aislamiento (fig. 16) muestran que los colonizadores insulares no provienen necesariamente de las costas continentales, como en el caso de los pobladores terrestres, pero que las distancias a salvar sí pueden ser un factor limitante para la colonización de los archipiélagos.

De hecho, la distancia geográfica, como puede verse en el caso de Cabo Verde, sí juega un papel importante en las afinidades faunísticas y el número de especies compartidas con otros archipiélagos y las zonas continentales (fig. 17).

### Procesos de especiación en los sistemas insulares

En general, se asume que la biodiversidad de los sistemas insulares se ve restringida por sus límites geográficos (Adersen, 1995), si bien, al mismo tiempo, son focos claros de especiación y radiación evolutiva. Por ello, aunque el número de especies suele ser bajo en comparación con las áreas continentales equivalentes, el número de especies endémicas encontrado en islas y archipiélagos suele ser elevado.

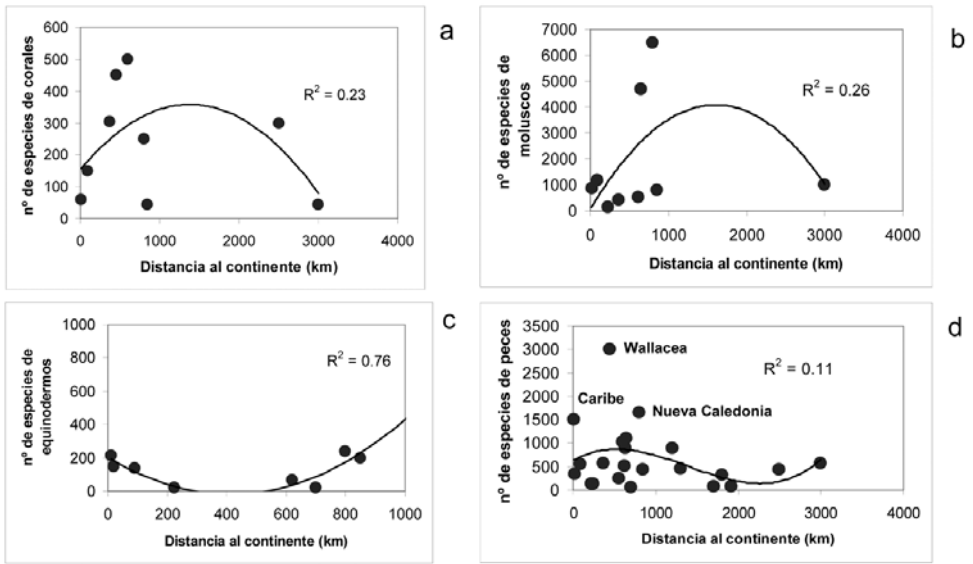
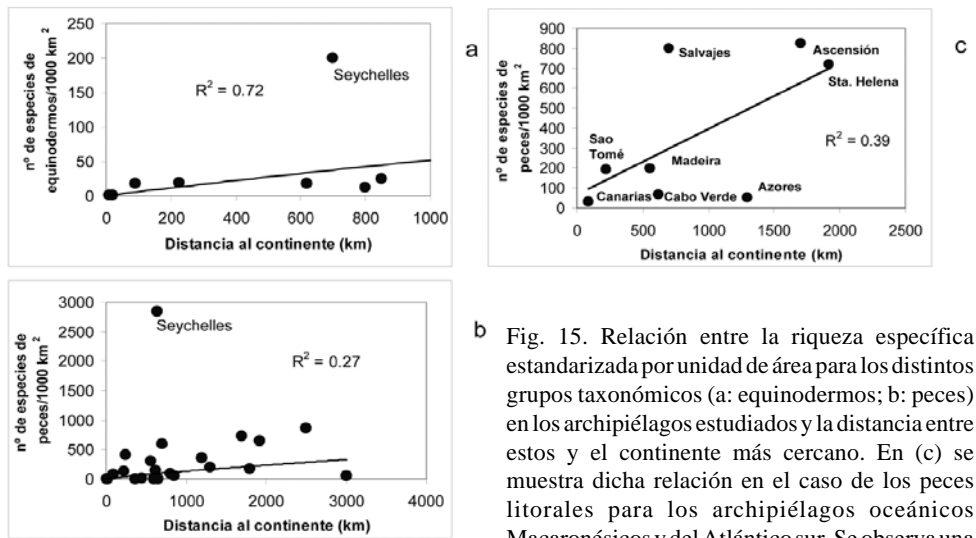


Fig. 14. Relación entre la riqueza específica de distintos grupos marinos en los archipiélagos e islas estudiados en relación con la distancia que los separa del continente más próximo. Nótese la ausencia de un patrón claro, al contrario de lo que suele suceder en los grupos terrestres.



b Fig. 15. Relación entre la riqueza específica estandarizada por unidad de área para los distintos grupos taxonómicos (a: equinodermos; b: peces) en los archipiélagos estudiados y la distancia entre estos y el continente más cercano. En (c) se muestra dicha relación en el caso de los peces litorales para los archipiélagos oceánicos Macaronésicos y del Atlántico sur. Se observa una

relación positiva, con un número de especies por unidad de área mayor en los archipiélagos más alejados de las costas continentales.

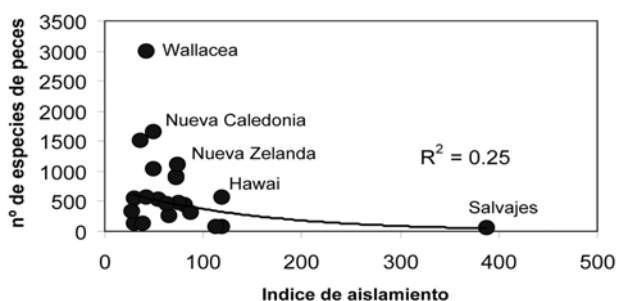


Fig. 16. Relación entre el número de especies de peces y el grado de aislamiento de las islas o archipiélagos considerados en este estudio respecto a posibles fuentes de colonizadores, incluyendo, no solo las masas continentales, sino otras islas o grupos de islas.

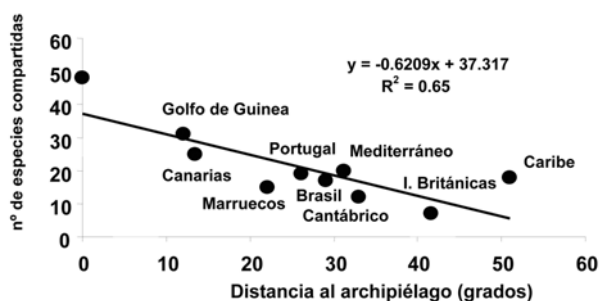


Fig. 17. Número de especies compartidas entre la fauna de equinodermos litorales del archipiélago de Cabo Verde y la de otras áreas geográficas en el Atlántico en función de la distancia (medida en grados) que las separa. El punto sobre el eje de ordenadas corresponde al total de especies (50) inventariadas hasta el momento en los fondos infralitorales de Cabo Verde.

En ecosistemas terrestres el número de endemismos de un sistema insular suele estar directamente relacionado con la distancia de los archipiélagos al continente y con la capacidad de dispersión de los organismos y parece razonablemente independiente de las características climáticas del archipiélago (véase Adersen, 1995), pero, una vez más, los patrones en el medio marino difieren de lo observado en los ecosistemas emergidos.

El número de endemismos marinos en los sistemas insulares suele ser marcadamente inferior al del sistema terrestre correspondiente. La Fig. 18a, muestra el caso de Canarias para los distintos grupos taxonómicos, mientras que la Fig. 18b compara el porcentaje de endemismos en aves terrestres y peces marinos en distintos archipiélagos.

Con la excepción de Hawaii, en el caso de la distancia a costa, el número de endemismos muestra cierta tendencia a decrecer con la distancia al continente, con el grado de aislamiento y con la edad del archipiélago (fig. 19a-c).

Sin embargo, aunque el número total de especies endémicas disminuye con el aislamiento (fig. 19b), esto, en parte, es una consecuencia del empobrecimiento total de especies (fig. 16), pero el porcentaje de endemismos aumenta de manera clara a partir de un grado moderado de aislamiento (fig. 19d).

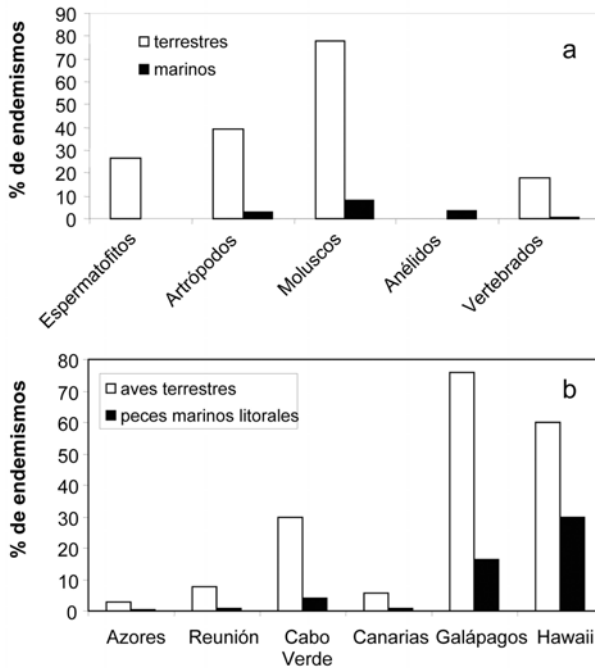


Fig. 18. Comparación de los niveles de endemismo en las faunas terrestres y marinas en archipiélagos. (a) porcentaje de especies endémicas en distintos grupos taxonómicos en las islas Canarias. (b) comparación entre el porcentaje de especies endémicas en las aves terrestres y los peces marinos en distintos archipiélagos e islas oceánicas en el Atlántico (Azores, Cabo Verde, Canarias), el Índico (Reunión) y el Pacífico (Galápagos, Hawaii).

Además, el número de especies endémicas muestra una fuerte relación positiva con el número de islas y negativa con los índices de agregación (índice de costa y densidad insular) (fig. 20). Un mayor número de islas y longitud de costa repartidos en un área lo mayor posible posibilita una mayor diversidad ambiental y una menor conectividad interna.

Por otro lado, la comparación entre los porcentajes de endemismo observados en Galápagos y Canarias (tabla I), dos archipiélagos muy semejantes en tamaño (7900 frente a 7447 km<sup>2</sup>, respectivamente), número de islas y fisonomía, los dos ubicados en zonas tropicales o subtropicales, bajo la influencia de corrientes frías y afloramientos de aguas profundas, puede sugerirnos algunos mecanismos que operarían en los procesos de especiación. Las cifras de biodiversidad marina en Galápagos muestran que el número de especies es relativamente bajo y está en el mismo orden, o es inferior, al de otros archipiélagos oceánicos como Canarias o Azores (fig. 21). Sin embargo, el número de endemismos de Galápagos es muy superior al de los archipiélagos macaronésicos (fig. 22). Si nos basamos en las relaciones mostradas en este trabajo, la mayor juventud de Galápagos justificaría estas diferencias con Canarias, pero no con Azores, al tiempo que la mayor distancia mínima al continente (90 km en Canarias, frente a 850 km en Galápagos), debería influir en un menor número de especies endémicas en el segundo. Pero Galápagos quizás sea uno de los casos más paradigmáticos de



Tabla I. Biodiversidad marina de los principales grupos taxonómicos en los archipiélagos de Galápagos y Canarias. <sup>(1)</sup>Bustamante *et al.*, 2000; <sup>(2)</sup>Moro *et al.*, 2003; <sup>(3)</sup>Brito & Ocaña, 2004.

Grupos	Galápagos <sup>1</sup>			Canarias <sup>2</sup>		
	n° de especies	n° endémicas	% endemismos	n° de especies	n° endémicas	% endemismos
Macroalgas	333	130	39.0	509	13	2.6
Gorgonias y corales	218	38	17.4	95 <sup>(3)</sup>	1	1.1
Poliquetos	192	50	26.0	498	10	2.0
Moluscos	800	141	17.6	1170	96	8.2
Briozoos	184	34	18.5	131	11	8.4
Decápodos	97	15	15.5	283	2	0.7
Cirrípedos	18	4	22.2	12	0	0.0
Equinodermos	200	34	17.0	82	0	0.0
Peces litorales	310	44	14.2	686	2	1
Aves marinas	19	5	26.3	13	0	0.0
Mamíferos	24	2	8.3	26	0	0.0
<b>Total</b>	<b>2395</b>	<b>497</b>	<b>20.8</b>	<b>3029</b>	<b>135</b>	<b>4.3</b>

variabilidad ambiental espacial y temporal. A la confluencia de corrientes marinas cálidas y frías que constituyen algunos de los mayores sistemas del Pacífico Oriental, y que introducen una elevada heterogeneidad espacial en las condiciones hidrográficas y oceanográficas (Wellington, 1975; McCosker, 1978), hay que unir la variabilidad temporal en la que a los ciclos estacionales habituales se superponen los eventos del Niño y la Niña.

El cambio en la temperatura de las aguas superficiales y, sobre todo, el descenso en la productividad primaria, conducen, en las costas del Pacífico oriental, a mortandades inmensas de organismos marinos. Dichas mortandades han llegado a afectar al 97% de los corales de Galápagos (Glynn, 1990, 1994), quedando solo colonias aisladas.

Aunque un fenómeno de esta naturaleza suele considerarse catastrófico, es posible que, lejos de atentar contra la biodiversidad del archipiélago, la intensa selección genética forzada por las condiciones ambientales extremas y el aislamiento de poblaciones que se reconstruyen a partir de unos pocos supervivientes, sean más bien un verdadero motor de la evolución y contribuyan al alto grado de endemismo en el archipiélago.

## CONCLUSIONES

El análisis de los datos de riqueza de distintos grupos marinos en los 23 archipiélagos o islas estudiados, en relación con distintas características de los mismos, detecta patrones en la colonización de los archipiélagos y procesos de especiación algo distintos de los observados en los correspondientes poblamientos terrestres. Las características del hábitat (profundidad, heterogeneidad o la complejidad estructural) determinan la riqueza específica a pequeña escala espacial, entre localidades de una misma isla, separadas miles de metros. A mayor escala, entre islas de un mismo grupo insular, cobran importancia el tamaño del archipiélago, el número de islas que lo componen y el grado de

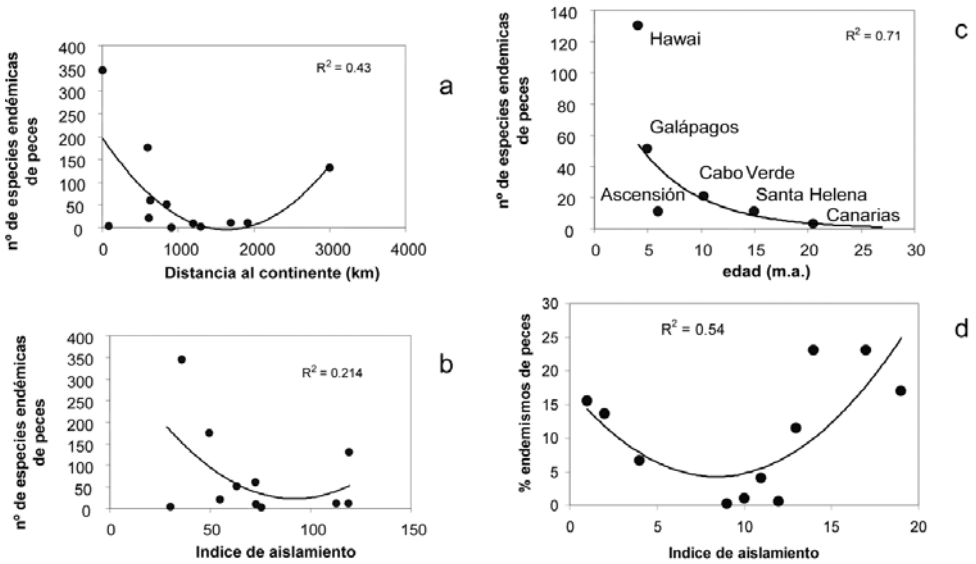


Fig. 19. Relación entre el número de endemismos en el poblamiento ictiológico marino y las características de los archipiélagos (a) distancia al continente, (b) índice de aislamiento y (c) edad máxima del archipiélago en millones de años. (d) Porcentaje de endemismos en el poblamiento ictiológico marino y el índice de aislamiento. Nótese, que aunque el número total de especies endémicas disminuye con el aislamiento (b), esto, en parte, es una consecuencia del empobrecimiento total de especies, pero el porcentaje de endemismos aumenta a partir de un grado alto de aislamiento (d).

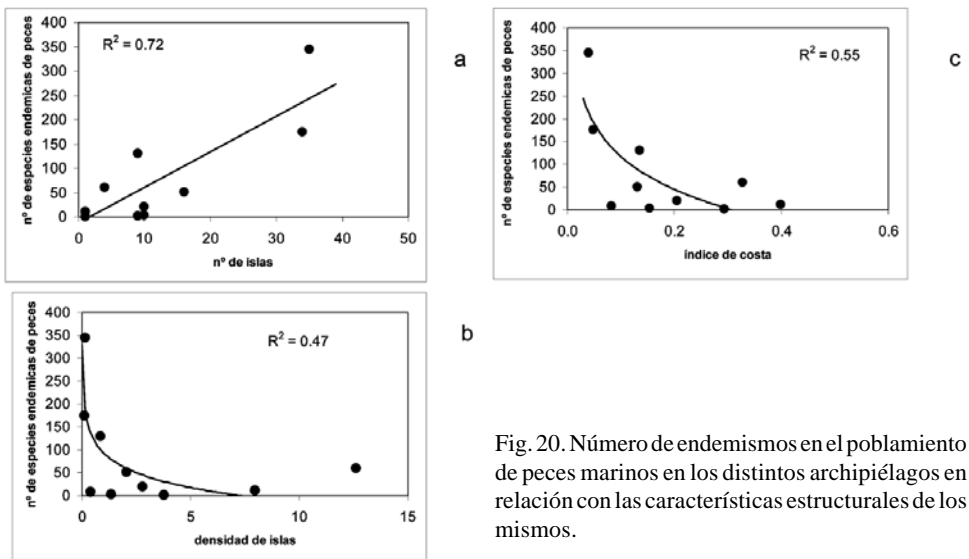


Fig. 20. Número de endemismos en el poblamiento de peces marinos en los distintos archipiélagos en relación con las características estructurales de los mismos.

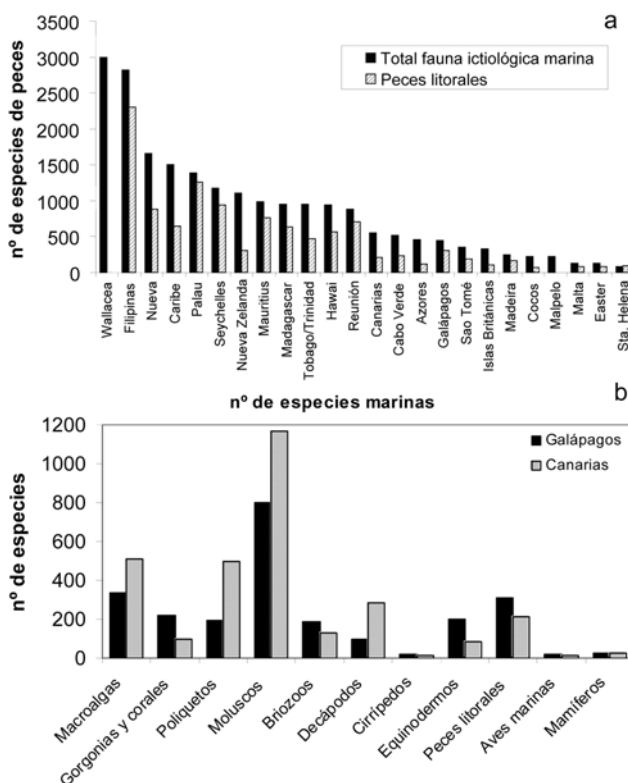


Fig. 21. Riqueza total de especies de peces marinos en los archipiélagos e islas considerados en este estudio (a), y comparación entre el número de especies marinas en los distintos grupos taxonómicos en los archipiélagos de Galápagos y Canarias. Nótese la relativa pobreza del poblamiento de Galápagos.

dispersión que presentan, unidos a la heterogeneidad climática (basada en el rango de temperaturas del agua).

La distancia al continente más cercano no parece tener una influencia importante, pero sí el aislamiento global, considerando también la distancia a otros archipiélagos o entre islas del mismo grupo. Ello indica que las fuentes de colonizadores potenciales no están necesariamente en las costas continentales.

Por otro lado, el que el número de endemismos de un archipiélago esté relacionado negativamente con la edad del mismo y positivamente, a partir de un determinado valor, con el grado de aislamiento puede ser indicativo de que los procesos de especiación puedan ser relativamente rápidos y quizás más marcados por las fluctuaciones ambientales bruscas capaces de inducir mortandades elevadas en las poblaciones, como el fenómeno del Niño en Galápagos, que por otros procesos. Además, la relación positiva entre el número de especies endémicas y el número de islas o el grado de dispersión de las mismas puede indicar que un cierto grado de aislamiento y dispersión en las poblaciones, al igual que en los poblamientos terrestres, quizás sometidas a las mortandades anteriormente comentadas, sería el motor de la aparición de nuevas especies.

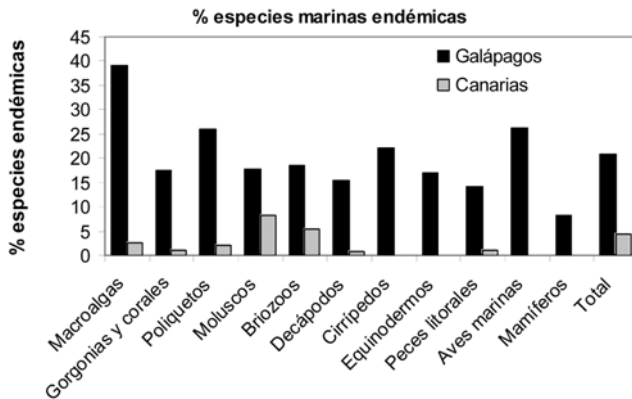


Fig. 22. Comparación entre el porcentaje de especies marinas endémicas en los distintos grupos taxonómicos en los archipiélagos de Galápagos y Canarias. Es de resaltar que frente a la mayor pobreza de especies de Galápagos (fig. 21), por contra, el porcentaje de endemismos es considerablemente más elevado que en Canarias.

#### AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a todos los compañeros con los que hemos compartido las campañas “Galápagos, patrimonio de la Humanidad” y “Macaronesia, 2000” en el seno de las cuales se han recogido muchos de los datos y se han fraguado algunas de las ideas expuestas en este trabajo. Muy especialmente a José Antonio García-Charton, Leopoldo Moro, Alberto Brito, Jesús Falcón, Jacinto Barquín y Jesús Angel Ortea, así como a las tripulaciones, guías e instituciones que las hicieron posibles.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ADSERSEN, H. (1995). Research on islands: Classic, recent, and prospective approaches.- pp. 7-21 in: Vitousek, P.M., Loope, L. & Adseren, H. (eds.). *Islands. Biological diversity and ecosystem function.*- Hedelberg: Springer-Verlag, 238 pp.
- BRITO, A. & OCAÑA, O. (2004). *Corales de las islas Canarias.*- La Laguna: Francisco Lemus ed., 477 pp.
- BRITO, A., PÉREZ-RUZAFÁ, A. & BACALLADO, J.J. (1997). Ictiofauna costera de las islas Galápagos: composición y estructura del poblamiento de los fondos rocosos.- *Res. Cient. Proy. Galápagos* TFCM n° 5, 61 pp.
- BUSTAMANTE, R.H., COLLINS, K.J. & BENSTED-SMITH, R. (2000). Biodiversity conservation in the Galápagos Marine Reserve.- in: Sitwell, N., Baert, L. and Coppo, G. eds., *Proceedings of the Symposium, “Science for Conservation in Galapagos”.* *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 70 (Suppl.): 31-38.
- DARWIN, CH. (1859). *On the origin of species by means of natural selection.*- London: John Murray, 458 pp.

- FROESE, R. & PAULY, D. Eds. (2005). *FishBase*. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (06/2005).
- GARCÍA-CHARTON, J.A. & PÉREZ-RUZAF A, A. (1998). Correlation Between Habitat Structure and a Rocky Reef Fish Assemblage in the Southwest Mediterranean.- *P.S.Z.N.: Marine Ecology* 19(2): 111-128.
- GLYNN, P.W. (1990). *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño- Southern Oscillation*.- Elsevier Oceanography Series, 52, New York: Elsevier, 554 pp.
- GLYNN, P.W. (1994). State of coral reefs in the Galápagos Islands: natural versus anthropogenic impacts.- *Mar. Poll. Bull.* 29: 131-140.
- GORMAN, M.L. (1991). *Ecología insular*.- Barcelona: Vedra, 99 pp.
- McARTHUR, R. & WILSON, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*.- Princeton Univ. Press, 203pp.
- McCOSKER, J.E. (1978). Galapagos underwater.- *Pacific Discovery* 31 (2): 1-7.
- McCULLAGH, P. & NELDER, J.A. (1989). *Generalized Linear Models*, 2<sup>nd</sup> Ed.- New York: Chapman and Hall.
- MORO, L., MARTÍN, J.L., GARRIDO, M.J. & IZQUIERDO, I. (Eds.) (2003). *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) 2003*. Banco de datos de biodiversidad de Canarias.- Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 219 pp.
- PÉREZ-RUZAF A, A., ENTRAMBASAGUAS, L., MARCOS, C., BACALLADO, J.J. & GARCÍA-CHARTON, J.A. (2003). Spatial relationships of the echinoderm fauna of Cabo Verde islands: A multi-scale approach.- pp. 31-39 in: Féral, J.-P. & David, B. (eds.), *Echinoderm Research 2001*.- Lisse: Sweets & Zeitlinger, 337 pp.
- VITOUSEK, P.M., ADSERSEN, H. & LOOPE, L. (1995). Introduction. Why focus on islands?.- pp. 1-6 in: Vitousek, P.M., Loope, L. & Adersen, H. (eds.). *Islands. Biological diversity and ecosystem function*.- Hedelberg: Springer-Verlag, 238 pp.
- WALLACE, A.R. (1881). *Island life*.- New York: Harper and Brothers, 522 pp.
- WELLINGTON, G.M. (1975). *Medios ambientes marinos costeros de Galápagos*.- Departamento de Parques Nacionales y Vida Silvestre. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Ecuador, 355 pp.