

relaciones análogas entre insectos fitófagos

las islas mayores contienen más hábitats y sustentan más especies

Estos tres enfoques se aplicarán a islas de varios tipos y, cuando sea apropiado, a áreas arbitrariamente definidas del continente que no correspondan a islas propiamente dichas. Se utilizarán también, de un modo algo distinto, con un grupo particular de organismos: las comunidades de insectos que se alimentan de los tejidos vivos de las plantas superiores. Estos insectos constituyen aproximadamente un 35% del conjunto total estimado de especies animales y han recibido una atención considerable y especial por parte de los ecólogos (el tema es revisado en profundidad por Strong *et al.*, 1984). El enfoque “insular” más directo con las comunidades de insectos fitófagos considera que las áreas ocupadas por una especie de planta, o incluso las plantas individuales, son islas inmersas en un mar de otras especies. Otro enfoque alternativo se muestra en la figura 23.4, en la que aparecen diversos ejemplos que, superficialmente, son como los que aparecen en las figuras 23.1 y 23.2. Sin embargo, en este segundo caso, el “área” de una planta se refiere a lo extendida que se halla (por ejemplo, en cuántos cuadrados de la rejilla de un mapa puede encontrarse). Las “islas de distinto tamaño” están representadas, por lo tanto, por “especies vegetales que tienen distinta extensión”. De todos modos, como podremos ver más adelante, el estudio de la estructura de las comunidades de animales de estas plantas y el de las islas reales presentan notables paralelismos.

23.2 Teorías ecológicas de las comunidades de islas

23.2.1 Diversidad de hábitats

Probablemente, la razón más obvia de que las áreas más extensas contengan más especies estriba en que las áreas mayores usualmente poseen más tipos diferentes de hábitats. En el contexto particular de la biogeografía insular, el principal defensor de esta hipótesis fue Lack (1969b, 1976, discutido por Williamson, 1981). Lack argüía que el número de especies que se hallaban en una isla reflejaba simplemente el “tipo” de la isla, concepto en el que incluía el clima de la isla y los hábitats que esta proporciona. En esencia, creía que las islas extensas contienen más especies partiendo de la base que contienen más hábitats. Evidentemente, esto tiene que ser verdad hasta cierto punto, aunque esta

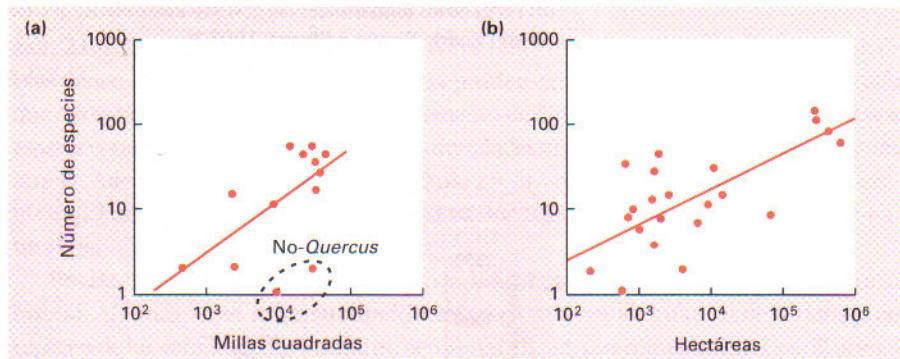


Figura 23.4 Relaciones especies-área para insectos fitófagos sobre sus plantas huésped –las áreas corresponden, en realidad, a la abundancia de las diferentes especies de plantas. (a) Agallas de cinípidos en robles californianos –todos los robles son del género *Quercus* excepto los señalados. (Según Cornell & Washburn, 1979.) (b) Plagas de insectos en el cacao –cada punto corresponde a un país diferente. (Según Strong, 1974.)

hipótesis ha sido objeto de pocas comprobaciones críticas (que se discutirán en la sección 23.3.1).

Lack se ocupó exclusivamente de las aves, y esto es importante si se tiene en cuenta que insistía en que el fracaso de las especies en el establecimiento de poblaciones en una isla determinada no se debía a la imposibilidad de dispersarse hasta la isla sino a la imposibilidad de encontrar en ella el hábitat adecuado. Por ello, el problema principal de la visión “ornitológica” de Lack estriba en que no considera la probabilidad más bien baja que tienen muchos tipos de organismos de llegar a dispersarse hasta las islas apropiadas. Aun entre las aves, no considera las grandes diferencias que sin duda existen en la capacidad de dispersión de las especies. Además, esta teoría es puramente ecológica y no evolutiva. No se ocupa del grado en que la comunidad de una isla puede reflejar la evolución que se ha producido *dentro* de la propia isla (véase sección 23.4).

dos modos en que las plantas pueden variar en su diversidad de hábitats

23.2.2 Diversidad de hábitats e insectos fitófagos

La hipótesis de la diversidad de hábitats puede aplicarse de dos modos diferentes a las relaciones especies-área de los insectos sobre las plantas. El primero, relacionado directamente con conjuntos de datos homólogos a los de la figura 23.4, propone simplemente que las plantas extensamente distribuidas viven en una amplia variedad de hábitats. Por ello, ofrecen a su vez una amplia variedad de hábitats a los insectos, puesto que el hábitat del insecto incluye no sólo la presencia de la propia planta, sino también unas condiciones climáticas, la presencia de otras plantas, etc.

El segundo modo de aplicar esta hipótesis se centra en el tamaño, la estructura, la variedad de partes o la “arquitectura” de las diferentes especies de plantas: cabría esperar que las especies vegetales “complejas” ofrezcan una gama más amplia de condiciones y recursos y que, por tanto, alberguen más especies de insectos que las especies “simples”.

23.2.3 La teoría “del equilibrio” de MacArthur y Wilson

La esencia de la “teoría del equilibrio de la biogeografía de islas” de MacArthur y Wilson (1967) es muy simple. Afirma que el número de especies de una isla viene determinado por un equilibrio entre la inmigración y la extinción, y que este equilibrio es dinámico: las especies se extinguían continuamente y son sustituidas (a través de la inmigración) por las mismas especies o por otras distintas.

Esta teoría se halla ilustrada en la figura 23.5. Considerando primero la inmigración, imaginemos una isla que en este momento no contiene aún ninguna especie. La tasa de inmigración de especies será elevada, ya que todo individuo colonizador representará una nueva especie en dicha isla. Sin embargo, a medida que aumenta el número de especies residentes, disminuirá la tasa de inmigración de especies nuevas, no representadas aún en la isla. La tasa de inmigración llega a cero cuando todas las especies del “conjunto original” (es decir, del continente o de otras islas próximas) se hallan presentes en la isla en cuestión (fig. 23.5a).

Los procesos de inmigración se representan mediante una curva debido a que, probablemente, la tasa de inmigración será especialmente alta cuando haya pocos residentes y muchas de las especies con mayor capacidad de dispersión todavía no hayan llegado. De hecho, la curva estaría mejor representada por un trazado de límites borrosos que por una línea de trazado nítido, ya que la curva precisa dependerá de la secuencia concreta

curvas de inmigración de MacArthur y Wilson

con la que lleguen las especies, y esto variará aleatoriamente. En este sentido, la curva de inmigración puede concebirse como la curva "más probable".

La curva de inmigración exacta dependerá de la lejanía de la isla en relación a su fuente de colonizadores potenciales (fig. 23.5a). La curva siempre alcanzará el valor cero en el mismo punto (cuando todos los miembros del conjunto original sean residentes); pero habitualmente tendrá valores más altos en las islas próximas a la fuente de inmigración que en las islas más remotas. Esto será debido a que los colonizadores tienen tantas más probabilidades de llegar a una isla cuanto más próxima se halla esta de la fuente de colonizadores. También es probable (aunque no se especifica en la formulación original de la teoría de MacArthur y Wilson) que las tasas de inmigración sean, generalmente, más altas en una isla grande que en una pequeña, ya que la isla más extensa representa una "diana" de mayor tamaño para los colonizadores (fig. 23.5a).

La tasa de extinción de especies en una isla (fig. 23.5b) tiene que ser igual a cero cuando no existan especies en la isla, y será generalmente baja cuando el número de especies es reducido. Sin embargo, la teoría supone que a medida que el número de especies residentes aumenta, crece también la tasa de extinción, probablemente con una tasa superior a la proporcional. Se cree que esto ocurre porque, con más especies, la exclusión competitiva resulta más probable y el tamaño promedio de la población de cada especie es menor, por lo que la especie es más vulnerable ante la extinción por causas aleatorias. Un razonamiento similar sugiere que las tasas de extinción deberían ser más altas en las islas pequeñas que en las grandes –el tamaño de las poblaciones será usualmente menor en las islas pequeñas (fig. 23.5b). Al igual que en el caso de la inmigración, es mejor considerar las curvas de extinción como curvas de "máxima probabilidad".

Para observar el efecto neto de la inmigración y la extinción, se pueden superponer sus curvas respectivas (fig. 23.5c). El número de especies del punto en que se cruzan las curvas (S^*) corresponde a un equilibrio dinámico y debería coincidir con la riqueza en especies característica de la isla en cuestión. Por debajo de S^* , la riqueza aumenta (la tasa

curvas de extinción de MacArthur y Wilson

el balance entre inmigración y extinción y las predicciones de la teoría del equilibrio ...

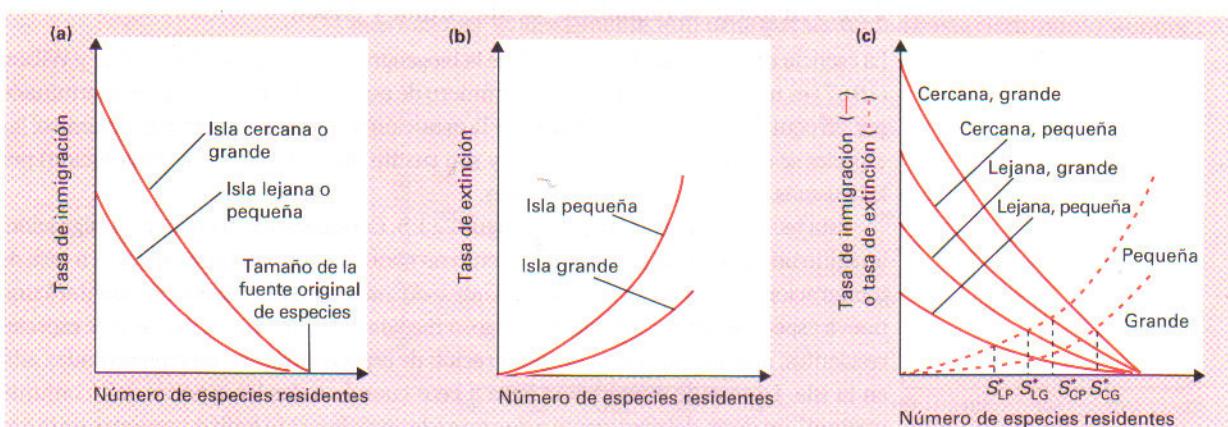


Figura 23.5 Teoría biogeográfica de MacArthur y Wilson (1967) del equilibrio insular. (a) Tasa de inmigración de especies en una isla en función del número de especies residentes en la isla, para islas grandes y pequeñas y para islas cercanas y lejanas. (b) Tasa de extinción de especies en una isla en función del número de especies residentes en la isla, para islas grandes y pequeñas. (c) Balance entre inmigración y extinción en islas pequeñas y grandes, y en islas cercanas y lejanas. S^* es la riqueza en especies en el equilibrio. C, cercana; L, lejana; G, grande; P, pequeña.

de inmigración es superior a la tasa de extinción); por encima de S^* , la riqueza disminuye (la extinción es superior a la inmigración). Por consiguiente, la teoría establece una serie de predicciones.

- 1 Con el paso del tiempo, el número de especies de una isla deberá permanecer más o menos constante.
- 2 Esto deberá ser el resultado de una *renovación* continua de las especies; algunas se extinguirán y otras immigrarán.
- 3 Las islas grandes deberán poseer más especies que las islas pequeñas.
- 4 El número de especies que contiene una isla deberá disminuir a medida que aumenta la lejanía de la isla.

Es importante darse cuenta de que algunas de estas predicciones podrán también realizarse sin referencia a la teoría del equilibrio. Por ejemplo, cabría esperar una constancia aproximada del número de especies si la riqueza estuviera determinada simplemente por el tipo de isla (véase sección 23.2.1). Análogamente, cabría esperar una riqueza más elevada en las islas mayores como consecuencia de que estas poseen más tipos de hábitats. Por consiguiente, una comprobación de la teoría del equilibrio consistirá en observar si la riqueza aumenta con el área en una tasa mayor de la que podría explicarse únicamente mediante el incremento de la diversidad de los hábitats.

El efecto del carácter remoto de las islas puede considerarse de forma bastante independiente a la teoría del equilibrio. El mero reconocimiento de que muchas especies tienen una capacidad de dispersión limitada, y de que no han colonizado todavía todas las islas, conduce a la predicción de que las islas más remotas tienen menos probabilidades de quedar saturadas con colonizadores potenciales. Sin embargo, la predicción final propuesta por la teoría del equilibrio –la constancia como resultado de la renovación– es verdaderamente característica de la teoría del equilibrio.

Comparando la teoría del equilibrio con la teoría de la diversidad de hábitats, se observa que la primera tiene en cuenta, sobre todo, el *número* de especies y pone relativamente poco énfasis en la naturaleza de las necesidades de las especies. No obstante, reconoce que las capacidades de dispersión están generalmente limitadas y varían de una especie a otra. Al igual que la teoría de la diversidad de hábitats, no presta atención a la evolución.

23.2.4 Teoría del equilibrio e insectos fitófagos

La aplicación de la teoría del equilibrio a los insectos que viven sobre las plantas fue sugerida por primera vez por Janzen (1968). Las plantas relativamente frecuentes pueden considerarse islas relativamente “grandes” en un mar de vegetación distinta. De hecho, Southwood (1961) había previamente postulado que las plantas más ampliamente difundidas representaban un objetivo mayor para los insectos colonizadores potenciales. Por otro lado, una especie vegetal puede considerarse “remota” en relación a las otras especies si es insólita desde el punto de vista morfológico, bioquímico o en otro aspecto biológico. Por tanto, la teoría del equilibrio predice que la riqueza en especies de insectos será más elevada para las plantas con una distribución amplia, más reducida para las plantas que están geográficamente aisladas o que son poco abundantes, y más reducida para las plantas que están “aisladas” morfológica o bioquímicamente. Sin embargo, la diferenciación entre las predicciones de la teoría del equilibrio y las de otras teorías presenta aquí los mismos problemas que en el caso general de las islas. En particular, las especies con una distribución amplia no son sólo “islas grandes”, sino que además ocupan una gran diversidad de hábitats.

23.3 Pruebas afirmativas para las teorías ecológicas

23.3.1 ¿Tan sólo diversidad de hábitats –o un efecto específico del área?

La cuestión fundamental de la biogeografía de islas estriba en si existe un “efecto insular” como tal o si las islas contienen simplemente menos especies porque son áreas reducidas con pocos hábitats.

En un extremo están los ejemplos en los que la diversidad de hábitats disponibles es de vital importancia. Para los peces que ocupan los manantiales de desierto en el Dalhousie Basin del sur de Australia (véase fig. 23.2d), la composición en especies es altamente predecible, presentándose cada una de las cinco especies sólo en manantiales superiores a un tamaño umbral característico. Los manantiales con las charcas de menor tamaño sólo contienen el minúsculo gobio de Dalhousie (*Chlamydogobius* sp.), que habita aguas extremadamente someras. En cambio, la gran perca carnívora (*Leiopotherapon unicolor*), que requiere aguas abiertas y profundas, se encuentra sólo en los manantiales de mayor tamaño, donde aparece junto al gobio y las tres especies intermedias (Kodric-Brown & Brown, 1993). En este caso, la relación entre la riqueza en especies y la superficie del manantial es debida enteramente a una fuerte correlación entre la superficie de manantial y el número de tipos presentes de hábitats de peces.

Algunos estudios han intentado dividir la variación especies-área de las islas entre aquella parte que puede explicarse completamente en virtud de heterogeneidad de hábitats y aquella otra que queda y que debe ser explicada por el propio efecto del área de la isla. En el caso de la riqueza en especies de escarabajos de las islas Canarias, la relación con la riqueza en especies vegetales (un componente importante de la diversidad de hábitats para los escarabajos) es mucho más fuerte que la que hay con la superficie de la isla, y esto es particularmente evidente para los escarabajos herbívoros, probablemente por sus requisitos alimenticios específicos (fig. 23.6a). En el extremo opuesto, Abbott (1978) encontró una correlación positiva entre la riqueza en especies de aves y el área de las islas distantes de la costa de Australia occidental, pero no encontró ninguna relación entre la riqueza en especies y la diversidad de hábitats (fig. 23.6b). De hecho, no existía una relación entre el área de las islas y la diversidad de los hábitats. En este caso, parece que el área desempeña, *per se*, un papel muy importante. En contraste con el ejemplo anterior, la relación entre el número de especies, el área de las islas y la diversidad de hábitats para las aves de las islas del Egeo indicó que la diversidad de hábitats era más importante que el área (Watson, 1964; descrito en Williamson, 1981).

Se llevó a cabo un experimento para intentar separar los efectos de la diversidad de hábitats y la superficie en algunas islas pequeñas de manglar de la bahía de Florida (Simberloff, 1976). Estas islas están formadas por masas puras de la especie *Rhizophora mangle*, que mantienen comunidades de insectos, arañas, escorpiones e isópodos. ¡Tras un estudio preliminar de la fauna, se redujo el tamaño de algunas islas mediante una sierra mecánica y mucha fuerza bruta! La diversidad de hábitats no se vio afectada, pero a pesar de ello la riqueza en especies de artrópodos disminuyó en tres islas durante un período de dos años (fig. 23.7). Una isla control, cuyo tamaño no varió, presentó un ligero incremento de la riqueza en este mismo período, probablemente a consecuencia de acontecimientos fortuitos.

Algunas islas que anteriormente habían formado parte de un brazo de tierra que estaba unido al continente (y que acabó parcialmente hundido) proporcionan datos que se ajustan a la teoría del equilibrio. Si un número en equilibrio de especies está determinado

un ejemplo donde la diversidad de hábitats es de vital importancia

partición de la variación entre la diversidad de hábitats y el área

reducciones experimentales en el tamaño de islas de manglar

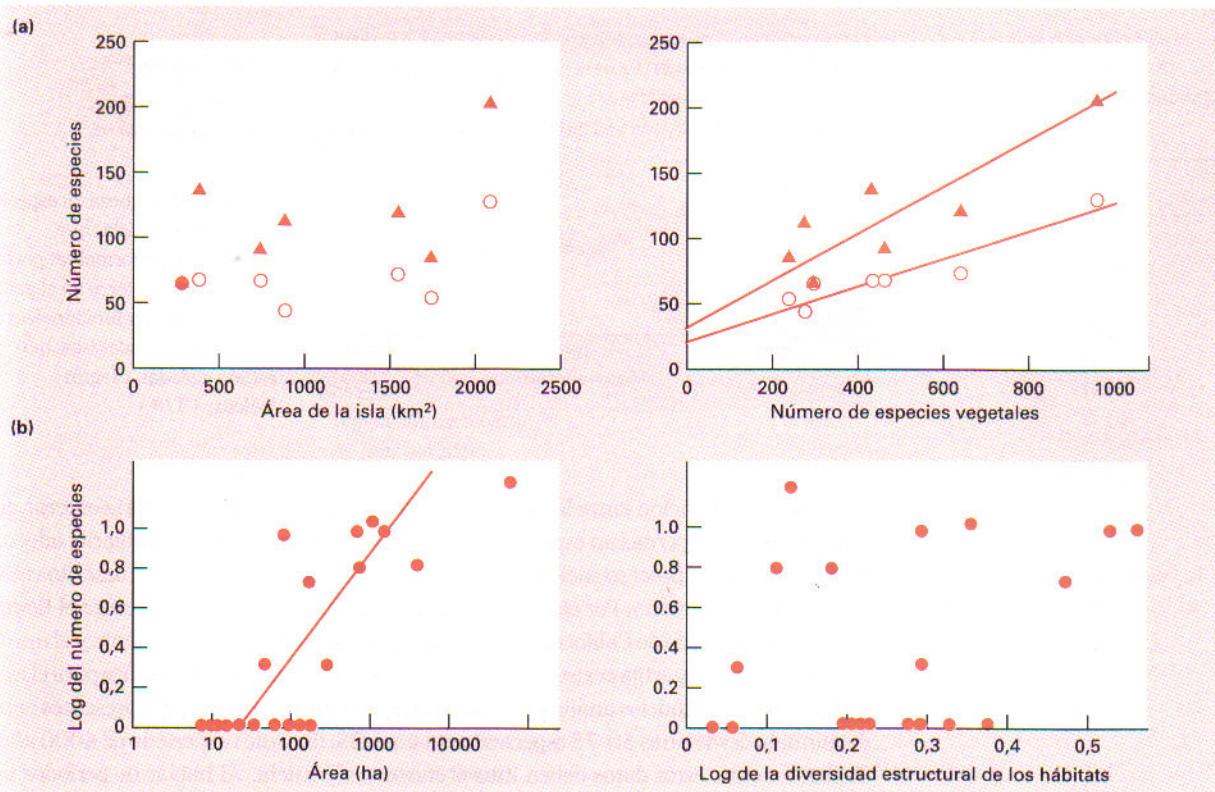


Figura 23.6 (a) Relaciones de la riqueza en especies (S) de escarabajos herbívoros (○) y carnívoros (▲) de las islas Canarias con el área insular y con la riqueza en especies vegetales. (Según Becker, 1992.) (b) Relaciones de la riqueza en especies (S) de aves en islas alejadas de la costa de Australia occidental con el área insular y con la diversidad estructural de los hábitats (en escala logarítmica). (Según Abbott, 1978).

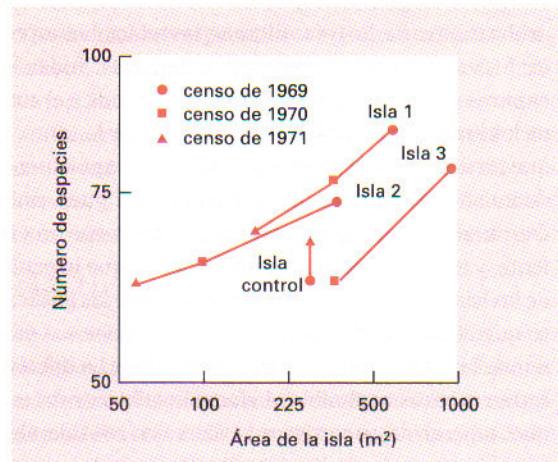


Figura 23.7 Efecto de la reducción artificial del tamaño en islas de manglar sobre el número de especies de artrópodos. Las islas 1 y 2 disminuyeron tamaño después de los censos de 1969 y 1970. La isla 3 sólo se redujo después del censo de 1969. La isla control no se redujo, y el cambio de su riqueza en especies fue atribuido a fluctuaciones aleatorias. (Según Simberloff, 1976.)

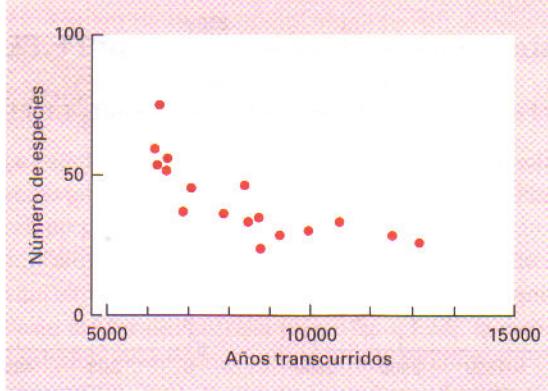


Figura 23.8 Riqueza en especies de lagartijas en islas que anteriormente formaban parte de un brazo de tierra en el golfo de California, en función del tiempo en que tales islas han estado aisladas. (Según Wilcox, 1978.)

la “relajación” de la riqueza en islas de un brazo de tierra

en parte por la relación entre la tasa de extinción y el área de las islas, cabría esperar que estas nuevas islas perdieran especies hasta que alcanzaran un nuevo equilibrio, adecuado a su tamaño. El proceso suele recibir el nombre de “relajación” y se han descrito varios casos de este fenómeno. Por ejemplo, la figura 23.8 muestra la relación entre el tiempo que las islas del golfo de California han permanecido separadas del continente y el número de especies de lagartijas existentes en ellas. Tras establecer las correcciones para el área de las islas y la latitud, los análisis demostraron que el número de especies presentes había disminuido desde unas 50-75 especies hasta unas 25, durante un período de 4000 años. Evidentemente, estos datos deben interpretarse con cautela. Al hablar de períodos tan largos, debemos confiar en que no hayan desempeñado un papel importante los cambios climáticos intensos. Otro tema a considerar es la influencia que ha ejercido el hombre al destruir los hábitats o al introducir competidores y depredadores (Richman *et al.*, 1988). De todos modos, estos estudios dan mayor peso a la interpretación de la diversidad de las islas basada en el “equilibrio” (es decir, apoyan un efecto específico del área).

Otro modo de intentar distinguir un efecto específico del área de las islas consiste en comparar las gráficas especies-área de las islas con las de áreas del continente definidas arbitrariamente. En estas últimas, las relaciones especies-área tendrían que deberse casi exclusivamente a la diversidad de hábitats. Todas las especies serán suficientemente capaces de “dispersarse” entre dichas zonas y el continuo flujo de individuos a través de los límites arbitrarios enmascarará, por lo tanto, las extinciones locales (es decir, lo que en una isla sería una extinción se ve rápidamente compensado por el intercambio de individuos entre las áreas locales). Así pues, un área arbitrariamente definida del continente debería presentar más especies que una isla que fuera por lo demás equivalente, y esto se suele interpretar diciendo que la pendiente de las gráficas especies-área de las islas debe ser más inclinada que la de las gráficas de las áreas continentales (puesto que el efecto del aislamiento insular debe ser más marcado en las islas pequeñas, donde las extinciones son más probables). La diferencia entre los dos tipos de gráficas sería entonces atribuible al efecto insular por derecho propio. La tabla 23.1 muestra que, a pesar de que existen variaciones considerables, las gráficas de las islas tienen usualmente una pendiente más pronunciada.

Obsérvese que un número menor de especies por unidad de superficie en las islas debería conducir también a un valor inferior de la intersección sobre el eje S de la gráfica especies-área. La figura 23.9a ilustra una pendiente más pronunciada y un menor valor de la intersección para la gráfica especies-área en especies de hormigas de islas del Pacífico.

las relaciones especies-área para las islas tienen, en promedio, mayores pendientes que las de las áreas continentales

Tabla 23.1 Valores de pendiente z , de curvas especies-área ($\log S = \log C + z \log A$, donde S es la riqueza en especies, A es el área y C es una constante que da el número de especies cuando A tienen el valor 1) para (a) áreas arbitrarias del continente, (b) islas oceánicas y (c) islas de hábitat. (Según Preston, 1962; May, 1975b; Gorman, 1979; Browne, 1981.)

Grupo taxonómico	Situación	z
(a) Áreas arbitrarias de continente		
Plantas con flor	Inglaterra	0,10
Plantas terrestres	Gran Bretaña	0,16
Aves	Mediterráneo	0,13
Aves	Neotrópico	0,16
Aves	Neártico	0,12
Vegetación de sabana	Brasil	0,14
(b) Islas oceánicas		
Aves	Islas de Nueva Bretaña	0,18
Aves	Islas de Nueva Bretaña	0,22
Aves	Antillas	0,24
Aves	Antillas	0,28
Aves	Pacífico central y oriental	0,30
Hormigas	Melanesia	0,30
Escarabajos	Antillas	0,34
Plantas terrestres	Galápagos	0,31
Plantas terrestres	Islas californianas	0,37
(c) Islas de hábitat		
Zooplancton (lagos)	Estado de Nueva York	0,17
Caracoles (lagos)	Estado de Nueva York	0,23
Peces (lagos)	Estado de Nueva York	0,24
Aves (vegetación de páramo)	Andes	0,29
Mamíferos (Montañas)	Great Basin, EEUU	0,43
Invertebrados terrestres (cuevas)	Virginia occidental	0,72

co aisladas, en comparación con la gráfica para áreas progresivamente menores de la isla de Nueva Guinea, de gran extensión. La figura 23.9b muestra una relación similar para los reptiles en islas alejadas de la costa de Australia meridional.

En conjunto, queda claro que las áreas más reducidas contienen usualmente una menor diversidad de hábitats y por consiguiente presentan menos especies. No obstante, es también obvio que existe a menudo un efecto insular reconocible, que reduce aún más la riqueza en especies de las comunidades que se hallan aisladas de otras comunidades similares.

23.3.2 Lejanía

De la discusión anterior se deduce que el efecto insular y el empobrecimiento en especies de una isla deberán ser más acentuados en las islas más remotas. (De hecho, la comparación entre islas y áreas continentales es sólo un ejemplo extremo de la comparación entre islas más o menos alejadas, ya que se puede considerar que las áreas continentales locales tienen un alejamiento mínimo.) No obstante, el alejamiento (o distancia) puede tener dos significados. Por un lado, se puede referir simplemente al grado de aislamiento físico. Sin embargo, una misma isla puede también variar en su grado de alejamiento según el tipo de organismo que se esté considerando: la misma isla puede ser remota desde el punto de vista de los mamíferos terrestres pero puede no serlo para las aves.

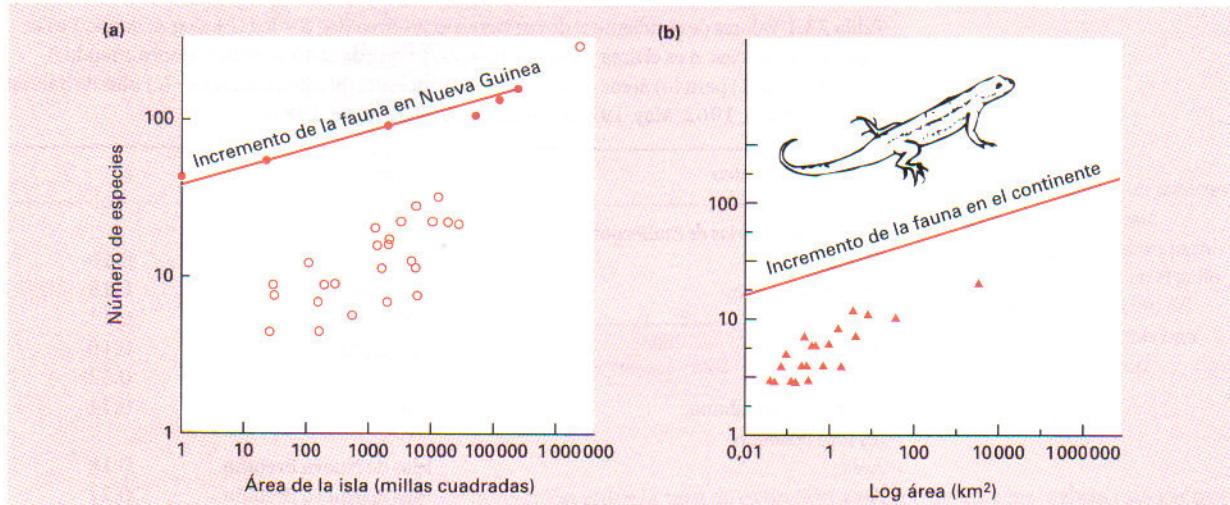


Figura 23.9 (a) Gráfico de especies-área para hormigas ponerinas en varias de las islas Molucas y de la Melanesia en comparación con un gráfico para áreas de muestreo de diferente tamaño en la isla de Nueva Guinea (de extensión muy superior a las anteriores). (Según Wilson, 1961.) (b) Gráfico de especies-área para reptiles en islas alejadas de la costa de Australia meridional, en comparación con la relación especies-área continental. En este caso, las islas se formaron en los últimos 10.000 años como resultado de la subida del nivel del mar. (Según Richman *et al.*, 1988.)

Los efectos de la distancia pueden demostrarse comparando la riqueza en especies en función del alejamiento, o bien comparando las gráficas especies-área de grupos de islas (o de grupos de organismos) que se diferencien en su distancia (o en su poder de colonización). En cualquier caso, se plantean considerables dificultades al querer delimitar los efectos de la distancia con respecto a los efectos de todas las demás características en que pueden diferir dos islas. En la figura 23.10 se observa el efecto directo del alejamiento para las aves terrestres de tierras bajas en las islas tropicales del sudeste del Pacífico. Al

la riqueza en especies de aves en islas de Pacífico decrece con la lejanía

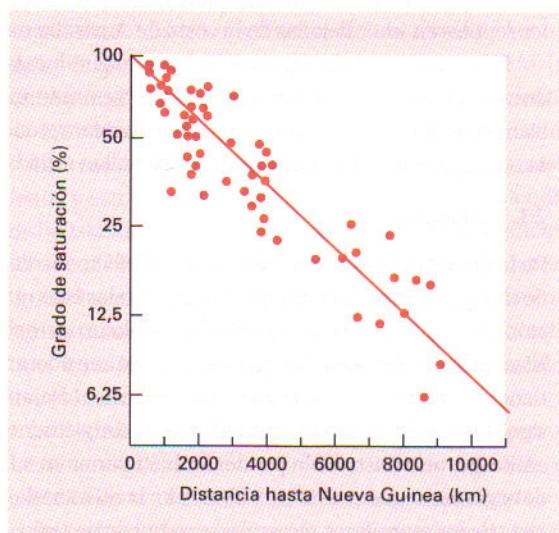


Figura 23.10 Número de especies de aves residentes, no marinas, de tierras bajas, en islas a más de 500 km de distancia de la isla de Nueva Guinea (mayor fuente de especies) en función de la distancia hasta dicha isla. El número de especies se expresa en proporción al número de especies de una isla de área equivalente pero próxima a Nueva Guinea. (Según Diamond, 1972.)

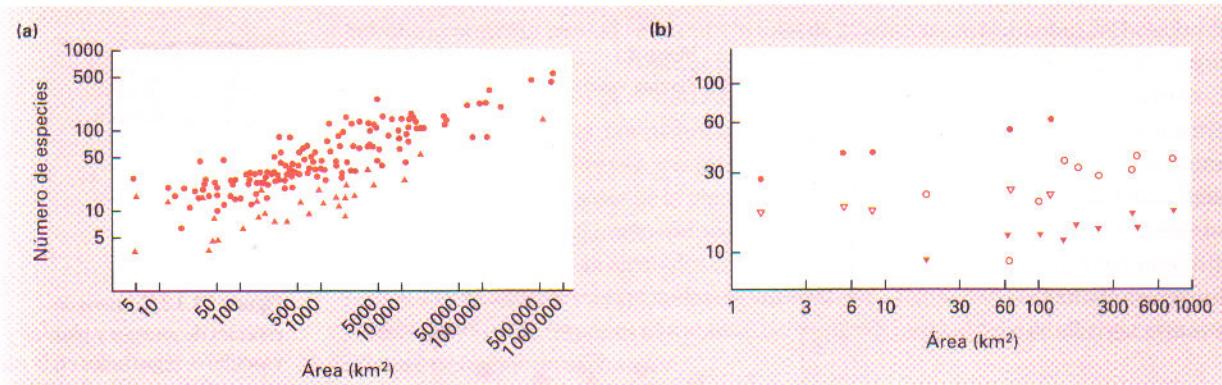


Figura 23.11 La lejanía incrementa el empobrecimiento de especies en las islas. (a) Gráfica de especies-área para las aves terrestres de distintas islas de los mares tropicales y subtropicales. ▲, islas a más de 300 km de la masa de tierra grande más cercana o de los archipiélagos muy remotos de Hawaii y las Galápagos; ●, islas a menos de 300 km de las fuentes de especies. (Según Williamson, 1981.) (b) Gráfico de especies-área de las Azores y las islas del Canal, para aves terrestres y de agua dulce. (▼, Azores; ●, islas del Canal) y para helechos nativos (○, Azores; △, islas del Canal). Las Azores son más remotas para las aves, pero no para los helechos. (Según Williamson, 1981.)

aumentar la distancia en relación a la gran isla de Nueva Guinea (fuente original), se observa una disminución en el número de especies, expresado como porcentaje del número existente en una isla de área similar pero próxima a Nueva Guinea. La riqueza en especies disminuye exponencialmente con la distancia, reduciéndose aproximadamente a la mitad cada 2600 km. Los gráficos de especies-área de la figura 23.11 a también muestran cómo las islas remotas de un tamaño determinado poseen menos especies que las islas similares más próximas a una masa de tierra. Por otro lado, la figura 23.11 b compara las gráficas de especies-área de dos clases de organismos en dos regiones diferentes: las Azores, relativamente remotas (en el Atlántico, lejos de la costa oeste de Portugal) y las islas del Canal (próximas a la costa septentrional de Francia). Aunque las Azores son realmente más remotas que las islas del Canal desde el punto de vista de las aves, los dos grupos de islas son, en apariencia, igualmente remotos para los helechos, que se dispersan particularmente bien a causa de sus esporas ligeras, transportadas por el viento. Finalmente, merece la pena mencionar que las dos pendientes más inclinadas de la tabla 23.1 se refieren a (i) mamíferos de las montañas rodeadas de desierto en el Great Basin, en Norteamérica, y (ii) invertebrados terrestres que habitan en cuevas calizas de Virginia occidental. En ambos casos, las tasas de migración son espectacularmente bajas y las islas de hábitat se hallan por consiguiente extremadamente aisladas unas de otras, independientemente de su grado de separación física. Por tanto, teniendo en cuenta todos estos ejemplos, el empobrecimiento de especies provocado por el efecto insular parece, de hecho, aumentar a medida que crece el grado de aislamiento de la isla.

Efectos de la lejanía en las relaciones especies-área

Un efecto más directo sobre el empobrecimiento en especies de las islas, en especial de las islas remotas, concierne al hecho de que muchas islas carecen de especies que podrían llegar a estar potencialmente presentes, debido simplemente a que dichas especies no han tenido tiempo suficiente para colonizar. La isla de Surtsey, que emergió en 1963 como resultado de una erupción volcánica (Fridriksson, 1975) nos proporciona un ejemplo. Esta nueva isla, situada a 40 km al sudoeste de Islandia, fue alcanzada por bacterias y hongos, algunas aves marinas, una mosca y semillas de varias plantas costeras, durante

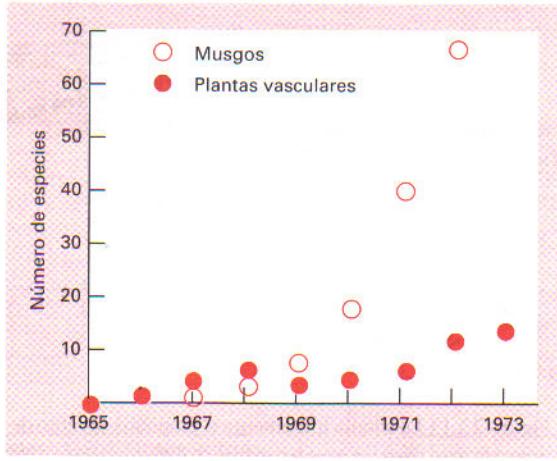


Figura 23.12 Número de especies de musgos y plantas vasculares registrados en la isla nueva de Surtsey desde 1965 a 1973 (Según Fridriksson, 1975.)

los 6 meses posteriores al inicio de la erupción. El establecimiento de la primera planta vascular fue registrado en 1965, y la primera colonia de musgos en 1967. En 1973, 13 especies de plantas vasculares y más de 66 musgos se habían establecido (fig. 23.12). Su colonización todavía continúa.

La importancia general de este ejemplo procede del hecho de que las comunidades de muchas islas no pueden comprenderse ni en virtud de la simple idoneidad de sus hábitats ni por el hecho de presentar una riqueza característica en el equilibrio. Señalan, más bien, que muchas comunidades insulares no han alcanzado el equilibrio y no están, en realidad, todavía completamente "saturadas" de especies.

23.3.3 Diversidad, área y lejanía para los insectos fitófagos

Llegados a este punto, podemos volver atrás para estudiar las gráficas especies-área, la diversidad de hábitats y el alejamiento en las comunidades de insectos fitófagos. En primer lugar, es indudable que las especies vegetales ampliamente distribuidas deben una gran parte de su rica fauna de insectos a la elevada diversidad de hábitats en los que crecen. De hecho, existe un importante paralelismo entre la diversidad de hábitats de las especies vegetales y la diversidad de hábitats de las islas en general. Muchas de las especies de insectos mantenidas por plantas ampliamente distribuidas se hallan solamente confinadas a una pequeña parte del área de distribución de su planta huésped. Así, varios estudios han demostrado que las especies vegetales comunes y con una distribución amplia no mantienen necesariamente más especies de insectos en una localidad determinada, aunque sí mantienen más especies de un modo general (Claridge y Wilson, 1976, 1978; Futuyma y Gould, 1979; Karban y Ricklefs, 1983). Este hecho va en contra de la existencia de un efecto del área que se sumaría al simple efecto de la diversidad de hábitats. Además, también implica que una comunidad particular de insectos fitófagos no será necesariamente más rica simplemente porque exista sobre una planta ampliamente distribuida.

El estudio de comunidades de insectos fitófagos asociadas con el helecho común (*Pteridium aquilinum*), mencionado en el capítulo 20, sección 20.2.1, parece ofrecer mayores evidencias sobre un efecto del área. En dicho estudio, se compararon comunidades de lugares abiertos y bosques del norte de Inglaterra y de Nuevo México, de un bosque de Papúa Nueva Guinea y de un lugar abierto de Hawaii. En todas estas localidades, dicho

Las islas pueden carecer de especies simplemente debido a que no ha habido suficiente tiempo para la colonización

Las plantas ampliamente distribuidas sostienen muchos insectos porque ocupan gran variedad de hábitats ...

...pero es evidente también que existe un "efecto área" diferenciado