

(No)

# INTERPRETACIÓN ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA DE LA DIVERSIDAD DE CARABIDAE EN LAS ISLAS CANARIAS (INSECTA: COLEOPTERA)

Antonio Machado

Centro Ecológico de La Laguna. Ctra Esperanza Km 2. 38071 La Laguna. Tenerife. España.

*«The lesson for conservation biology is that the more populations of endemic species we can preserve for future studies, the greater their combined value is to science and the better our understanding will be of the evolutionary ecology and conservation biology»*

Howarth & Ramsay (1991)

## Introducción

En los últimos años, la biodiversidad —entendida como la variedad total de vida sobre la tierra, incluidos todos los genes, especies y ecosistemas así como los procesos ecológicos de los que son parte (Bibby & al, 1992)— es objeto de renovado interés tanto por parte del sector científico como por las administraciones públicas de diferentes gobiernos. Son varios los programas y convenios internacionales que plantean estrategias globales<sup>1</sup> para preservar la biodiversidad en la tierra en un intento racional de mantener la capacidad del planeta de sustentar la vida, incluida la del hombre. Dada la tremenda tarea que ello implica y por razones de eficiencia, la atención prioritaria se ha centrado en aquellas áreas de mayor concentración genética o «hot-spots» de Myers (1990).

En este sentido, las islas —y particularmente, las islas oceánicas— adquieren un valor esencial al albergar biotas muy singulares en los que, si bien el número de especies no tiene por qué ser muy alto en comparación con extensiones equivalentes en tierras continentales, sí lo es la proporción de endemismos que contienen. Hay autores que centran más su interés sobre la riqueza de especies, mientras que otros lo hacen sobre la rareza (endemismos), si bien ambas posturas no siempre resultan contrapuestas (cf. Margules & al. 1982). Todas las islas que componen archipiélagos como los de Hawaii, Galápagos o Canarias pueden ser consideradas como «mini hot-spots» y obtendrán una alta prioridad conservacionista si se aplicasen criterios objetivos como el «análisis de faunas críticas» de Ackery & Vane-Wright (1984).

Las razones por las que en las islas oceánicas se encuentran tantos endemismos han sido ampliamente debatidas en las últimas décadas. Minelli (1990), en una contribución presentada en el «Simposio Internacional sobre aspectos biogeográficos de la insularidad» (Roma, mayo de 1987), discute los modelos de renovación faunística y la ya clásica teoría del equilibrio de Mac Arthur & Wilson (1963) aplicados a los estudios de la diversidad específica en biotas insulares. El acúmulo de ejemplos aflorados en los últimos años reflejan que dichas teorías —sin menoscabo de su valor seminal— no son universales y

---

<sup>1</sup>v. «Cuidar la Tierra» (IUCN, UNEP & WWF, 1991), «Estrategia Global para la Biodiversidad» (WRI, IUCN & UNEP, 1992), etc.

que, por el contrario, son varios los procesos que pueden contribuir a explicar una riqueza de especies dada. El propio Minelli aporta una lista de al menos 7 factores cuyos efectos recomienda evaluar en todo caso, y que son en cierto modo, resumen de los diferentes planteamientos al uso.

Las razones por las cuales se justifica profundizar en el conocimiento de las causas de la biodiversidad tanto como reto intelectual, como con miras a su conservación, han sido sobradamente defendidas por varios autores (Wilson, 1989; Lobo & Martín Piera, 1993, etc.). En este contexto, el presente trabajo no aspira más que a ayudar a comprender mejor —vía ejemplo— la tremenda complejidad y sinergia que se produce entre los diferentes factores que concurren en el espacio y el tiempo para generar una fauna de un grupo determinado —coleópteros carábidos— en un archipiélago concreto —Canarias— con una concentración general de endemismos relativamente alta (Groombridge, 1992).

### La fauna de carábidos de Canarias

Las islas Canarias son un archipiélago de origen oceánico formado por 7 islas mayores y algunos islotes (fig. 1), emergidas a poca distancia de la costa noroccidental de África, a partir del mioceno, frente al actual Sahara. Si se eliminan 6 especies de status o procedencia dudoso, la fauna canaria de carábidos consta de 226 especies, de las cuales 12 son claramente introducidas (probablemente son más). Considerando pues a la fauna nativa como el 94,7% del total, destaca la presencia de un 69,6 % (149 spp.) de especies endémicas. Muchas de estas especies —unas 13— son polítípicas (con varias subespecies insulares) de manera que si se considera el número de especies y subespecies conjuntamente, el subtotal de elementos endémicos resultaría aún mayor.

La tabla I contiene datos generales sobre las islas tales como: superficie, altitud, distancia al continente, pluviometría media, número de plantas vasculares silvestres, edad y diversidad de hábitats (para carábidos) expresada en porcentaje del caso máximo, según se explica en el anexo I. La tabla II ofrece el desglose corológico de la fauna por islas y del archipiélago en su conjunto. Finalmente, en la tabla III se indica el número de especies nativas, el de endémicas y las que son exclusivas de una sola isla, luego el número de especies por islas y la densidad que ello supone al considerar el tamaño de la superficie insular (expresado en spp/100 km<sup>2</sup>); y los mismo a nivel de géneros. El cociente géneros/especies se emplea como indicador indirecto de la diversidad táxica o «biodisparidad» (s. Gould, 1989).

Destaca en la fauna de carábidos de Canarias un alto porcentaje de endemismos (70%) que se concentran en gran medida en los bosques laurifolios —*laurisilva*— de las islas occidentales, debido a su mayor altitud y humedad (el 96% de las especies forestales son endémicas; ver fig. 4). Importante es también el hecho de que más de la mitad de los carábidos (60%) presentan alas reducidas, y casi todos ellos son endémicos (el 96%). Las especies voladoras se encuentran en las zonas abiertas (especies granívoras) y sobre todo en los hábitats riparios (arroyos, charcas, etc.). Todas las especies introducidas tienen las alas desarrolladas.

Esta sinopsis resume los principales resultados obtenidos de la reciente revisión de la fauna canaria de carábidos (Machado, 1992), obra a la que habrá que remitirse para profundizar en cualquier aspecto o para consultar la lista de las especies que, por razones obvias de espacio, se omite en el presente trabajo.

Tabla I. DATOS SOBRE LAS ISLAS CANARIAS  
(para el índice de diversidad de hábitats ver anexo)

Isla	El Hierro	La Gomera	La Palma	Tenerife	Gran Canaria	Fuerteventura	Lanzarote
Distancia a África	448 km	378 km	458 km	307 km	210 km	95 km	125 km
Superficie insular	269 km <sup>2</sup>	389 km <sup>2</sup>	708 km <sup>2</sup>	2034 km <sup>2</sup>	1560 km <sup>2</sup>	1659 km <sup>2</sup>	846 km <sup>2</sup>
cultivos	8%	5%	12%	14%	8%	<1%	8%
forestal	16%	22%	41%	20%	10%	0%	0%
Altitud s.n.m.	1510 m	1484 m	2423 m	3717 m	1950 m	807 m	671 m
Lluvia anual	428 mm	410 mm	586 mm	420 mm	325 mm	147 mm	135 mm
Plantas vasculares	578 spp	801 spp	806 spp	1393 spp	1289 spp	614 spp	593 spp
Diversidad hábitats	63%	58%	90%	100%	94%	62%	62%
Edad en años X 10 <sup>6</sup>	1,0	12	1,5	15,6	16,1	20,7	19,0

Tabla II. Composición corológica de la fauna canaria de carábidos.

H = El Hierro, G = La Gomera, P = La Palma, T = Tenerife, C = Gran Canaria,  
F = Fuerteventura, L = Lanzarote

Especies	H	G	P	T	C	F	L	Arch.
Introducida	2	4	4	10	10	2	2	12
Endémica	18	37	20	66	36	18	16	149
No endémica	10	20	16	41	49	38	34	65
MACARONÉSICA	-	2	2	2	2	2	3	3
PALEÁRTICA	1	3	2	6	7	5	3	7
MEDITERRÁNEA	7	10	9	22	24	19	18	33
NORAFRICANA	1	4	3	9	13	11	10	19
AFRICANA	1	1	-	2	2	1	-	3
Suma	30	61	40	117	95	58	52	226

### Factores determinantes de la diversidad

Para explicar la diversidad de especies de un grupo taxonómico dado en una isla o archipiélago, hay que atender en principio a distintos tipos de factores: unos ligados a la biología del grupo en cuestión, otros ligados al área "fuente" o de procedencia originaria de la fauna, otros relativos a las propias islas como área receptora y, por último, a los vectores de transporte que conectan el área fuente con el área receptora.

## A. BIOLOGÍA DE LAS ESPECIES

Los estudios comparativos de biodiversidad solo cabe realizarlos sobre un mismo grupo taxonómico ya que la biología, valencia ecológica y potencial dispersivo del grupo constituyen el principal factor determinante de la biodiversidad.

La información disponible sobre estos aspectos en relación a los carábidos es copiosa (v. Thiele, 1977; Desender & al., 1994, etc) y no viene al caso repetirla aquí. Cabe destacar, no obstante, que se trata de un grupo con alto potencial dispersivo, plasticidad genética y considerable amplitud ecológica dentro de una manifiesta higrofilia generalizada. La mayoría son depredadores del suelo y saprófagos, pero no faltan especies granívoras, ocupando una gran variedad de nichos: lectofolícolas, riparios, submarinos, edafobios, subcorticólicas, plantícolas, fisurícolas, cavernícolas, etc. En consecuencia, los carábidos se encuentran en todas partes (preferentemente húmedas) y no están ligados a hábitats terrestres específicos como pudiera ocurrir con otros grupos de insectos (plecópteros, etc.); obviamente, el hábitat influye en la composición concreta de las especies presentes. Los únicos grupos "ecológicamente" equivalente a los carábidos son quizás los estafilínidos y las arañas, si bien estas últimas no están tan limitadas por la humedad como aquéllos.

La variabilidad que muestran los carábidos respecto del desarrollo de sus alas es factor de crucial importancia para la dispersión. La incapacidad para volar favorece el aislamiento y acantonamiento de las poblaciones en islas o ante el surgimiento de barreras físicas (e.g., coladas de lava o arenales), mientras que las alas funcionales facilitan la dispersión. Así, ya destacamos que todos los carábidos introducidos en Canarias son macrópteros, mientras que el 96% de las especies con alas reducidas son endémicas. Las especies riparias y de campo abierto (granívoras) suelen ser buenas voladoras (el 84,5% y 44,4% respectivamente), abundando el braquíptero o apterismo en las especies forestales (el 84,8%) e hipogeas (el 95,8%). Tampoco son raros los casos donde en una misma especie (o población) se dan simultáneamente las tres formas de desarrollo alar.

## B. EL «ÁREA FUENTE»

El tamaño, proximidad y riqueza faunística del área "fuente" son factores usualmente considerados en biogeografía insular (cf. Zimmermann, 1948; Carlquist, 1974, etc.). Pero no menos importante es el factor tiempo relacionado con la historia natural de dicha área. La fauna de carábidos de Canarias sería imposible de interpretar considerando la actual fauna de las vecinas tierras continentales. Un análisis detallado del componente carabidológico endémico refleja que una buena parte de los endemismos no cuentan con parientes directos (vicariantes) en el área fuente como cabría esperar; y cuando existe una línea próxima, ésta contiene por lo general especies más modernas, representando las canarias la forma ancestral. Tal es el caso en *Carabus*, *Broscus*, *Nebria*, *Licinopsis*, *Cymindis* (*Tarulus*), etc.

Carlquist (1974) establece como uno de sus principios de biología insular (nº 9) que, salvo pocas excepciones, los "relictos" — refiriéndose a relictos evolutivos, no geográficos — están ausentes en las islas oceánicas. Los carábidos de Canarias constituyen una clara excepción y son muchas las líneas "desparentadas" que lo confirman, en su mayoría géneros

endémicos arcaicos monotípicos o con pocas especies: *Canarobius* y *Spelaeovulcania*<sup>2</sup>, *Pseudomyas*, *Amaroschema*, *Zargus*, *Dicrodontus*, etc. La baja ratio de especies/géneros que muestra la fauna endémica del archipiélago (valores entre 1,1 y 2,1) es asimismo indicativa de esta condición de fauna doblemente relictiva, geográfica y evolutiva.

Dicho componente "pseudohuérfano" está en parte ligado a la laurisilva, una formación relictiva (Ciferri, 1962) que pervive en los archipiélagos macaronésicos<sup>3</sup>, pero que en el Terciario cubrió —mucho más rica y variada, obviamente— gran parte de la cuenca mediterránea. Los cambios macroclimáticos acabaron con esta formación en tierras continentales, pero en su momento estuvo disponible y pasó a poblar el rosario de archipiélagos que orlaban el Atlántico centro-oriental. De hecho, en Madeira se conserva bien representada al igual que en Canarias; en Azores, algo menos, al verse afectada por las glaciaciones e irrupción de elementos europeos; mientras que en Cabo Verde, ha desaparecido prácticamente por efecto de la aridificación general e irrupción de los elementos etiípicos.

La otra parte del componente relictivo (no estrictamente silvícola), es cuantitativamente menor y tiene raíces gondwanianas. Los parientes más próximos de algunos géneros endémicos como *Zargus*, *Spelaeovulcania*, *Canarobius* o *Dicrodontus* parecen hallarse en Nueva Zelanda y Australia<sup>4</sup>. Es posible que prospecciones faunísticas más intensivas en África revelen su presencia en Abisinia o Sudáfrica, región que alberga la llamada «Randflora» (Bramwell, 1990) término acuñado por los botánicos para designar a elementos florísticos termófilos y mesófilos que hoy ocupan el área marginal de lo que en el pasado remoto tuvo que extenderse por una gran parte de África (más termófila). Quiere esto decir, que dichos elementos —los más antiguos— tuvieron que pervivir en África noroccidental al menos hasta una época en que las islas estaban ya emergidas y pudieron ser pobladas.

El área fuente de la fauna canaria de carábidos parecer ser única geográficamente (NW Africa y península ibérica), pero múltiple en el tiempo. De ahí que parte de la riqueza actual esté directamente determinada por el desfile de sucesivas faunas en dicha área fuente: «Randfauna», laurisilva, fauna mediterránea; incursiones etiípicas, etc. El elemento más moderno es el de origen mediterráneo y más reciente aún (post-glacial), el estrictamente norafricano o etiíptico, donde la tasa de endemidad decrece aún más.

La escasa distancia que media entre las islas Canarias y el norte de África (mínima de 95 km, máxima de 456 km) no parece suponer un gran impedimento para el "salto" de la fauna. Esta distancia es mucho menor que la de Madeira, que cuenta con una fauna y flora totalmente homóloga a islas canarias como La Gomera. Algunos autores prefieren hablar de islas "continentales" u "oceánicas" más en función de los síntomas de disarmonía y aislamiento observables en su biota, que en función de su verdadero origen geológico. En

---

<sup>2</sup>Estos dos géneros hipogeos son Trechodini, una tribu que solo cuenta con un representante en el Paleártico: *Thalassophilus*, con el cual no están relacionados.

<sup>3</sup>La Macaronesia la componen el conjunto de archipiélagos del Atlántico centro-oriental en el hemisferio norte: Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde.

<sup>4</sup>Estas afinidades se dan también en la flora; p. ej. *Apollonias*, *Picconia*, etc (Sunding, 1979).

este sentido, Canarias sería un tanto "continental" dada la permeabilidad de la estrecha barrera oceánica. Con todo, los síntomas de disarmonía<sup>5</sup> y elevado nivel de endemidad (70%) concuerdan con su condición oceánica.

Tabla III. ANÁLISIS POR ISLAS DE LA RIQUEZA ESPECÍFICA Y BIODISPARDIDAD (la biodisparidad se expresa según el coeficiente géneros/especies)

Isla	El Hierro	La Gomera	La Palma	Tenerife	Gran Canaria	Fuerteventura	Lanzarote
Especies nativas	28	57	35	106	84	56	50
endémicas	16	37	19	65	34	18	16
exclusivas	6	22	11	53	21	5	5
Especies/100km <sup>2</sup>	10,4	15,4	4,9	5,2	5,4	3,4	5,9
endémicas canarias	5,9	10,0	2,7	3,2	2,2	1,1	1,9
id. monoinsulares	2,2	5,9	1,5	2,6	1,3	0,3	0,6
Géneros nativos	18	38	24	56	52	36	34
endémicos canarios	2	5	1	8	3	0	1
id. monoinsulares	0	1	0	6	1	0	1
Géneros/100 km <sup>2</sup>	6,7	10,3	3,4	2,7	3,3	2,2	4,0
endémicos canarios	1,1	1,3	0,1	0,4	0,2	0	0
id. monoinsulares	0	0,3	0	0,3	0,1	0	0
Biodisparidad nativa	0,64	0,68	0,68	0,52	0,62	0,64	0,68
id. endémica	0,18	0,13	0,05	0,12	0,09	0,00	0,06

### C. EL «ÁREA RECEPTORA»

Los factores y procesos que confluyen en la orquestación de la diversidad en el «área receptora» son mucho más variados y complejos que los relacionados con el «área fuente», máxime tratándose de un archipiélago. Resulta práctico enmarcar la discusión que sigue en un modelo conceptual sencillo que explica el resultado final de los complejos fenómenos asociados al poblamiento y diversificación de una fauna insular.

$$N = C + (Ea + Ec) + I + O - Ex$$

N = Número total de especies

C = Especies conquistadoras (no transformadas)

Ea = Especies transformadas anagenéticamente

Ec = Especies nuevas formadas *in situ* cladogenéticamente (esquizespecies)

I = Especies introducidas por la actividad del hombre

O = Especies ocasionales no residentes o "robinsones"

Ex = Especies extinguidas

<sup>5</sup>Faltan en Canarias varias subfamilias presentes en el noroeste africano: Omophroninae, Elaphrinae, Cymbiodontinae, Odacanthinae, Anthiinae, y Brachininae (*Pheropsophus hispanicus* (Dejean, 1825) es introducido).

«N» es el número de especies que componen la fauna de una isla; es decir, las que se localizarían en un muestreo teóricamente exhaustivo.

«C» representa a las especies conquistadoras<sup>6</sup>, aquellas que debido a procesos naturales han arribado y siguen arribando a lo largo del tiempo y se instalan en la isla con éxito. Nótese que cuando la rama continental de una especie conquistadora se extingue por alguna razón, la población insular deviene un «relicto geográfico» y formará parte del componente endémico de la isla, aún tratándose de un elemento no autóctono. No obstante, a falta de registro fósil, en la mayoría de los casos resulta imposible saber si la línea se ha mantenido inmutable o si ha modificado sus características, en cuyo caso correspondería a la categoría siguiente.

«Ea» engloba conceptualmente al grupo de especies asentadas en la isla que han sufrido transformaciones más o menos notorias —anagenéticas— respecto de su linaje o rama continental, para dar formas vicariantes (a nivel de especie o subespecie).

«Ec» son las especies formadas en las islas cladogenéticamente; es decir, por desgaje de la línea originaria (*Artenkreise* o *Rassenkreise*) tanto inter- como intransularmente y por fenómenos de evolución insular o de radiación adaptativa.

«I» comprende a las especies introducidas por acción directa o indirecta del hombre (presentan usualmente distribuciones geográficamente no consistentes dentro del archipiélago).

«O» representa a las especies ocasionales (o no residentes); es decir ejemplares sueltos que aparecen en los muestreos pero que son auténticos «robinsones<sup>7</sup>». Pertenecen a especies que arriban fortuitamente a las islas (o repetidamente), pero que por alguna razón no prosperan y no se asientan con éxito en el territorio.

«Ex» representa a las especies de todos los componentes anteriores que se han extinguido. Se trata evidentemente de un parámetro no comprobable, pero conceptualmente indispensable para completar el escenario de fenómenos biogeográficos y evolutivos que acaecen en una isla. Las extinciones comprenden también aquellas ocurridas en tiempo reciente debido a la irrupción de las actividades humanas y que, si bien pueden ser cuantitativamente menos importantes que todas las habidas en la historia geológica de la isla, su ritmo actual es plausiblemente mucho más alto.

Resumiendo: «I» constituye la fauna adventicia y «C + (Ea + Ec)» la fauna nativa, donde «C» representa el componente alóctono y «(Ea + Ec)» el autóctono. Este último agregado contiene los endemismos insulares junto con los posibles palaeoendemismos relícticos que pudiera albergar el grupo «C». En carábidos se desconocen especies autóctonas canarias

---

<sup>6</sup>Parece preferible emplear el término de «conquistador» al de «colonizador» ya que este último tiene una connotación de originariedad y terreno virgen que no refleja bien el proceso que es continuo en el tiempo, aunque menos intenso debido a la progresiva saturación de las comunidades.

<sup>7</sup>Los autores anglosajones emplean el término de «crusoes», haciendo alusión al personaje de Daniel Dafoe. En castellano se aplica mejor como «robinsones».

que hayan conquistado ulteriormente otros territorios, pero tal puede ser el caso en otros grupos. O sea, que pueden existir especies autóctonas canarias (autóctono = originado en el lugar) que no sean endémicas (endémico = restringido a un territorio concreto).

### *Efecto archipiélago*

Un factor fundamental que ayuda a explicar la alta diversidad de especies presentes en los archipiélagos es el número de islas que lo constituyen, por su doble influencia en el orden temporal y espacial. La presencia de varias islas favorece el fenómeno de especiación insular; es decir, que una población asentada en varias islas simultáneamente, luego evoluciona alopátricamente desgajándose en un conjunto de vicariantes o endemismos monoinsulares. El motor de tal segregación cladogenética puede ser vario; desde presiones adaptativas diferenciales, a consecuencias del «efecto fundador» o mera deriva genética. Hoy se acepta que los cuellos de botella en las poblaciones pueden promover la evolución progresiva (Carson, 1990).

En los carábidos canarios se pueden reconocer varios casos de este tipo de «esquizespecies» (v. Favreger & al. 1961) consumadas (*«Artenkreise»*) o en vías de conseguirlo (*«Rassenkreise»* o conjuntos de subespecies geográficas vicariantes). En varios casos —como se verá más adelante— algunas de estas líneas mono-insulares vuelven a segregarse en dos o más especies pero ya en el interior de la misma isla. En el anexo II se incluye una relación detallada por géneros de todos los casos de segregación detectados en Canarias. Prescindiendo de las dos columnas de la derecha, la correspondiente estadística indica que 24 líneas originarias (en 17 géneros) han generado 65 especies o linajes vicariantes, y que 11 especies (en 8 géneros) unas 26 subespecies. En ambos casos ha habido una práctica duplicación de los taxones. A nivel de especie, la disgregación interinsular es responsable del 27,5% de la riqueza endémica.

En el orden espacial, el «efecto archipiélago» se hace sentir de otras maneras. Una isla dada puede actuar como área fuente para la fauna de otra isla, y viceversa. De ahí que su tamaño, forma, altura y proximidad entre ellas sea relevante. Los ejemplos de poblamientos "a saltos" de carábidos siguiendo una cadena de islas (*stepping stones*) no son muy patentes en Canarias, aunque cabe la posibilidad de que simplemente hayan sido enmascarados por el paso del tiempo y no puedan ser reconocidos actualmente a nivel de especie, sino de género. Biondi (1990) concluye al estudiar los halticinos (Coleoptera Chrysomelidae), que Tenerife ha actuado a modo de "subcontinente" respecto de las otras islas. Parece lógico que islas jóvenes como El Hierro o La Palma, hayan recibido de La Gomera o Tenerife buena parte de su biota de laurisilva, por ejemplo, en momentos en que, quizás, la laurisilva del área fuente continental ya había desaparecido o se había transformado.

No obstante, en carábidos, al igual que en otros grupos (v. Enghoff & Báez, 1993), la gran mayoría de las especies endémicas actuales presentan distribución monoinsular (fig. 2). Quiere esto decir que cada isla (de tamaño medio) ha desarrollado su fauna propia y aporta una "cuota" de diversidad al conjunto, de manera que, en principio y debido a los fenómenos de evolución insular, un archipiélago presentará a igual superficie más riqueza de especies cuanto más dividido esté en islas.



### *Diversidad de hábitats*

Las islas bajas suelen mostrar poca diversidad climática y fisiográfica, mientras que las islas altas muestran gradientes pluviométricos notables, una marcada división entre la fachada de sotavento (más húmeda) y la de barlovento (más seca), zonación en altitud y una mayor erosión que complica la compartimentación ambiental a base de profundos barrancos que discurren de cumbre a costa. De ahí que islas de igual superficie puedan albergar muy diferente tipo de especies en función de su heterogeneidad espacial (ver fig. 3).

Evidentemente, una mayor variedad de hábitats aptos para carábidos repercute en la diversidad de especies, pero no necesariamente en una mayor riqueza de especies. Hay hábitats como los forestales (fig. 4), que albergan muchísimas más especies que otros (arenales del interior, vegetación de escarpes, etc.). La diversidad de carábidos está pues más ligada a la de tipo  $\alpha$  que  $\beta$  (s. Whittaker, 1972). Por ello, no ha de extrañar que el parámetro diversidad de hábitats expresado en porcentaje del valor máximo obtenido por la isla más diversa —ver anexo I— no se correlacione sensiblemente con el número de especies ni de endemismos. Mayor correlación, al menos para los endemismos, muestra, sin embargo, el parámetro altitud, pues refleja indirectamente la presencia o no de bosques en las islas altas o bajas, respectivamente (ver curva de regresión en la fig. 4). No obstante, ello no debe ocultar un hecho llamativo como es la discrepancia faunística que se observa en la composición de especies en los mismos tipos de hábitats en las diferentes islas. Así, por ejemplo, una muestra de fauna epiedáfica de laurisilva bien desarrollada en El Hierro puede contener 1 *Calathus*, 6 en La Gomera, 10 en Tenerife, 3 en Gran Canaria y ninguno en La Palma.

### *Actividad antrópica*

La actividad antrópica repercute directa e indirectamente sobre la diversidad de especies. El hombre destruye o transforma los hábitats naturales y construye o induce la implantación de otros, en particular, los agrícolas. Las perturbaciones son un factor que en ocasiones aumenta la diversidad de determinados grupos; sin embargo llama la atención en Canarias la escasez de carábidos en los cultivos agrícolas (id. jardines y urbanos). Al margen de unas pocas especies introducidas, apenas se hallan especies nativas en los cultivos. Esto se debe a la fidelidad de las especies silvícolas que a lo sumo se adaptan a las zonas desforestadas y descampados. Falta en Canarias una rica fauna palustre que por su semejanza ecológica pudiera haber sido la cantera para poblar los regadíos como al parecer ha ocurrido en Europa (den Boer, 1971).

Las 12 especies claramente introducidas (antropogóricas, etc.) suponen apenas un 11% del total de la fauna, aunque es altamente probable que especies mediterráneas con patrones de distribución interinsular poco coherentes (unas 8) sean también introducidas. Estas especies apenas se internan en los hábitats naturales, salvo en los riparios abiertos.

Por otra parte, desconocemos el impacto negativo de la actividad antrópica sobre la diversidad de carábidos. La fragmentación de hábitats, particularmente de los forestales, es un fenómeno diezrador de faunas ampliamente reconocido. Todo hace suponer que la isla de Gran Canaria, donde la superficie de laurisilva se ha reducido a menos de un 1% de la original, ha debido de perder varias especies forestales de carábidos; algunas, como *Pseudomyas doramasensis* Uyttenboogaart, 1929, quizás en las últimas décadas.

Tabla IV. Matriz de correlación simple entre la fauna de carábidos y parámetros insulares (ver tabla I) calculada para las siete islas Canarias.

T'Student 0,05 nivel de significancia entre paréntesis)

	Especies nativas	Spp. endémicas	Spp. monoinsulares
Distancia	-0,3369 (0,4599)	0,0933 (0,8423)	0,1515 (0,7457)
Extensión	<u>0,8252 (0,0223)</u>	0,5666 (0,1847)	0,5606 (0,1905)
Forestas	-1,1629 (0,7271)	0,1925 (0,6792)	0,2164 (0,5713)
Altitud	0,5955 (0,1583)	<u>0,8023 (0,0299)</u>	<u>0,8624 (0,0125)</u>
Lluvia	-1,1103 (0,8138)	0,2599 (0,5735)	0,3270 (0,4740)
Plantas	<u>0,8868 (0,0078)</u>	<u>0,8556 (0,0141)</u>	<u>0,8635 (0,0123)</u>
Hábitats	0,6177 (0,1394)	0,5936 (0,1600)	0,6566 (0,1092)
Edad	0,5749 (0,1769)	0,2255 (0,6268)	0,1501 (0,7480)
Spp. endémicas	<u>0,8804 (0,0089)</u>		
Spp. monoinsulares	<u>0,8548 (0,0142)</u>	<u>0,9925 (0,0000)</u>	

#### *Edad de las islas*

Las islas Canarias más viejas son las orientales –Fuerteventura y Lanzarote– y contienen rocas de 20 millones de años de antigüedad, mientras que las más jóvenes, en el otro extremo –El Hierro y la Palma– apenas rebasan el millón de años. Estas edades bien pudieran ser superiores como lo sugieren los 30-35 mio. estimados para el desgajamiento de linajes archipiélago/continente de reptiles lacértidos (Lutz & al. 1986) y gekónidos (Joger, 1984), según pruebas de distancia genética.

La edad es quizás el parámetro que peor se correlaciona con el número de especies (tabla IV). Cabe suponer, pues, que las islas más jóvenes (La Palma y El Hierro) no han tenido problemas en recibir la fauna en el momento de su surgimiento, bien del continente o bien de las islas más viejas ya emergidas y pobladas.

De todas maneras, una isla con más edad ha de brindar mayores oportunidades a la fauna arribada a diversificarse *in situ*, que una isla joven. No obstante, y como se sugerirá más adelante, parecen ser otros factores además del tiempo los que influyen en estos procesos.

#### *Estabilidad y variación climática*

La variación climática local tiene repercusiones sobre la diversidad de hábitats, e indirectamente sobre el número de especies, pero mayor repercusión suele tener las variaciones climáticas a lo largo del tiempo geológico. De hecho, las islas pueden convertirse en "trampas mortales" para las especies frente a variaciones macroclimáticas de gran amplitud, ya que no pueden desplazarse latitudinalmente ni superar la cota de las cumbres insulares.

Sin embargo, la relativa estabilidad del clima de Canarias (y Madeira) debido al régimen de alisios y a la circulación del Atlántico norte (establecida desde el inicio de la formación del Atlántico) ha favorecido unas condiciones "conservadoras" (v. Jeannel, 1961) responsa-

bles de la superpervivencia de la laurisilva en estos archipiélagos. En Azores, más al norte, el impacto climático (frío) ha sido mayor y con ello, indudablemente, la diezmación de la fauna laurisilvícola; mientras que en el sur, en Cabo Verde, ha ocurrido lo mismo, con mucha mayor intensidad, debido a la aridificación (apenas quedan restos de la fauna de laurisilva). Las islas de Fuerteventura y Lanzarote, más viejas y erosionadas y, por tanto, de escasa altitud, han sufrido un proceso homólogo y de ahí su mayor carácter "africano".

Enghoff y Báez (1993) atribuyen la alta concentración de especies simpátridas («*species swarms*») de diplópodos en localidades de laurisilva a efectos del clima. La retrocesión de las masas forestales en épocas más cálidas debió desmembrar la masa forestal originaria en varias "islas" (en barrancos, laderas aisladas, etc), favoreciendo una suerte de especiación insular dentro de la isla, equivalente a las que postula Brown & Brown (1992), por ejemplo, para la Amazonía (salvando las escalas, obviamente). Estas especies coincidirían luego en simpatría secundaria al reestablecerse las condiciones climáticas y conectarse de nuevo las masas forestales. Este fenómeno podría explicar algunas de los casos de multi-simpatría en carábidos (*Calathus*, *Trechus*, etc), pero creemos que están quizás más ligados a fenómenos geológicos que climáticos, sobre todo, cuando no median cambios adaptativos en el comportamiento («*habitats swifts*»).

### *Historia geológica*

La isla de La Gomera, siendo mucho más pequeña que La Palma o Gran Canaria, cuenta con una fauna de carábidos proporcionalmente mucho más rica. Se podría pensar en una defaunación de Gran Canaria por destrucción de la laurisilva, pero esta interpretación no es válida para La Palma, que conserva gran parte de sus masas forestales. Es posible, pues, que la explicación de estas "anomalías" estribe en la historia geológica de las islas. En la construcción de La Gomera, al igual que en Tenerife, parece haberse alternado fases eruptivas con largos periodos de calma (varios millones de años), mientras que Gran Canaria, por el contrario, tuvo una formación inicial rápida en que se levantó el 90% de la isla (Ancochea & al. 1990).

El vulcanismo ha sido a menudo considerado como factor potencial de extinción de especies y existen numerosos ejemplos de ello (Krakatoa, etc.). Sin embargo, en el contexto discutido, el vulcanismo parece revelarse como un factor "amplificador" de la diversidad. Para determinados organismos (no voladores), las coladas de lava pueden constituir auténticas barreras a la dispersión y dividir una isla en "subislas", permitiendo que la especiación actúe en su seno. Luego, pasado el tiempo y recompuesto el hábitat original arrasado por la colada, las nuevas especies podrán coincidir en simpatría secundaria o simplemente permanecer segregadas como ocurre con *Eutrichopus* en Tenerife. Así pues, una historia geológica compleja donde aparecen y desaparecen "subislas" dentro de una isla puede sencillamente disparar la especiación alopátrida en su seno e introducir un importante componente de contingencia en la conformación de la biodiversidad.

Sea cual sea el causante del proceso —clima o vulcanismo—, el hecho es que algunas líneas han sufrido una evolución explosiva dentro de una misma isla, generando varios «enjambres de especies» (*species swarms*), sea por radiación adaptativa o segregación geográfica con ulterior simpatría secundaria. Los casos se repiten en varios géneros de artrópodos: *Tarphius*, *Laparocerus*, *Disdera*, *Dolichoilulus*, *Cardiophorus*, etc, pero no tienen por que haber sido en todos ellos los mismos factores los determinantes. Las diferencias

de vagilidad o la amplitud ecológica de los grupos son suficientemente dispares como para así sugerirlo.

En Carábidos el caso de máxima "pulverización" se da *Calathus*, con 10 endemismos monofiléticos en Tenerife, aunque lo más común son desgajes de 2 y a veces 3 especies. En el anexo II se relacionan los casos registrados; un total de 22 líneas que han generado 60 especies intrainsularmente, lo que corresponde a un 25,5% de la riqueza de carábidos endémicos.

#### D. VECTORES DE DISPERSIÓN

A efectos de poblamiento, la proximidad funcional de una isla a un territorio dado no la marca su distancia lineal en kilómetros, sino la que sigue el vector de dispersión, sea este el viento, las corrientes marinas, tifones o la ruta de las aves. Solo en casos de dispersión activa —especies voladoras potentes<sup>8</sup>— tales factores adquieren menor relevancia, aunque nunca la pierden.

Los vectores de dispersión pueden ser estudiados sin mayores dificultades en la actualidad, pero el problema radica en saber si los vectores que orquestaron el poblamiento de las islas en el pasado eran los mismos que en el presente y si se comportaban de igual modo. La Corriente Fría de Canarias que circula paralela a la costa africana parece que se estableció desde la misma apertura del Atlántico, y tal vector NE-SW de dispersión explica, por ejemplo, la presencia de especies de linaje madeirenses en islas como La Palma (*Philorhizus*), Tenerife (*Bradycellus*) o La Gomera (*Trechus*).

La presencia de grandes ríos secos o *uads* en la vecina costa africana (con abundante sedimento entre Canarias y África) sugiere que en el pasado, durante épocas mucho más húmedas (cf. Lézine & al. 1990), pudieron existir deltas y una gran masa de agua arrastrando "islas de vegetación", maderos y toda suerte de elementos de transportes, mar adentro, hacia Canarias. Algunas islas quedarían más expuestas a estos "disparos", mientras que otras quedarían ocultas detrás de las primeras. Quizás algo de la anómala defaunación de la Palma pueda ser explicada según esta hipótesis. Asimismo, la relación constatada entre carábidos endémicos de El Hierro, La Gomera y Gran Canaria, sin pasar por Tenerife, por ejemplo, también podría ser atribuida a la existencia de un vector de dispersión que actuase en sentido E-W.

Poco se conoce del paleoclima y vectores de transporte que operaban en el pasado en esta región. ¿Hubo ciclones?, ¿llegaban los icebergs durante las Glaciaciones a Canarias?... Destacamos todas estas incertidumbres para resaltar el hecho de que la simple posición espacial de las islas —su emplazamiento estratégico— es un factor a tener en cuenta en el poblamiento de las mismas, y que varía según el vector dispersivo que se esté considerando.

#### Recapitulación

Las islas tienen para el científico el encanto de repetir el mismo experimento natural (poblamiento, evolución, etc.) en condiciones más o menos similares, y permitir su estudio

---

<sup>8</sup>Entre los carábidos las especies ripícolas y muchas granívoras suelen ser consumados voladores.

comparado. Con la intención de conocer los factores que influyen en la conformación de la diversidad biológica, se ha abordado el análisis de la fauna de coleópteros carábidos de las islas Canarias.

Salvo para la superficie, los demás parámetros físicos analizados (altitud, pluviometría, distancia al continente, etc.) se correlacionan mal con el número de especies de carábidos. El número de especies vegetales da valores altos y significativos de correlación tanto para las especies nativas como para el subconjunto de endémicas o monoinsulares. Ello no se ha de interpretar como una dependencia mútua entre carábidos y plantas, sino que ambos grupos, siendo seres vivos, han debido estar sometidos a los mismos factores y procesos, que son lo que han regido la conformación de la biodiversidad en las islas.

No existe un "factor clave" que explique o rija las pautas de la riqueza de especies ni de la biodisparidad registrada; por ello se ha procedido a desagregar los diferentes procesos ecológicos y biogeográficos que participan en la configuración de una fauna dada para que, al menos cualitativamente, se puedan reconocer qué factores inciden en el proceso y en qué medida están expuestos a contingencias.

La rica y singular fauna de carábidos de las islas Canarias se ha generado a lo largo de un proceso histórico iniciado en el mioceno, durante el cual el archipiélago ha ido absorbiendo muestras más o menos depauperadas de las distintas faunas que se han sucedido en el noroeste del vecino continente africano, y que se han conservado en virtud de la estabilidad ecológica favorecida por el tamponamiento climático ejercido por el mar y el régimen de vientos alisios. Esta fauna se ha enriquecido a su vez con el desmembramiento de las líneas asentadas, consecuencia de fenómenos de evolución intra- e interinsulares. En concreto, el 53% de las especies endémicas se han generado de este modo, *in situ* («Ec», ver fórmula), lo que representa un 37% de la fauna nativa. Quiere esto decir, por otra parte, que casi la mitad de los endemismos actuales arribaron a las islas como líneas individuales, lo que confiere un carácter notablemente relictico y poco "oceánico" a la fauna canaria de carábidos. Con todo, la alta presencia de endemismos monoinsulares (83% del total) refleja que cada isla, con el tiempo, acaba por adquirir una fauna que le es propia y exclusiva en gran medida (vía  $Ea + Ec$ ).

Los factores que inciden en los fenómenos evolutivos expuestos parecen estar ligados en gran parte a la historia geológica de la isla y sujetos a contingencia, de manera que no ha afectado a las distintas islas por igual o siguiendo un parámetro determinado, apreciándose casos de faunas insulares bastante alejadas de la media tanto por lo bajo (La Palma) como por lo alto (La Gomera). Ello explicaría, en parte, por qué los hábitats en las diferentes islas varían en composición y abundancia de especies.

La presencia de "islas" dentro de las islas obliga a un concienzudo análisis del territorio a la hora de localizar las áreas que por razones biogeográficas son focos o concentran a las especies endémicas. Además, existen hábitats específicos y relicticos, como la laurisilva, cuya prioridad conservacionista es indiscutible, ya que alberga, con gran diferencia, la máxima concentración de endemismos (ver addendum al final del artículo).

A la vista de lo expuesto y si consideramos las siete islas como siete casos, debemos admitir que no hay causa o denominador común que explique su diversidad. Unos factores parecen tener más importancia en una isla que en otra, dándose toda suerte de

combinaciones. Si de estos resultados parciales pudiéramos extraer un principio general, habría que replantearse si tiene o no sentido intentar buscar una fórmula que explique la biodiversidad. Creemos que es preferible contentarnos con entender el fenómeno que subyace sin aspirar a encorsetarlo en formulaciones que tengan la capacidad de predicción de una ciencia exacta. La vida no es una ciencia exacta.

Por último, deseamos resaltar una circunstancia que ha de tenerse en consideración a la hora de abordar estudios relacionados con la biodiversidad. Como consecuencia de la revisión de los carábidos de Canarias (Machado, 1992) se describieron 51 taxones nuevos (1 tribu, 4 géneros, 2 subgéneros, 29 especies y 15 subespecies); 6 taxones fueron rehabilitados, hubo 12 cambios de status previo y se establecieron 28 sinonimias absolutas además de la invalidación de 7 nombres. A estos cambios hay que añadir un total de 92 citas nuevas de especies para las diferentes islas. No cabe duda que si el presente trabajo se hubiera realizado partiendo del conocimiento existente antes de acometer la revisión taxonómica y faunística emprendida, los resultados hubieran sido drásticamente diferentes de los que hoy se exponen. Viene a colación este comentario como llamada a la cautela, pues en biodiversidad y biogeografía se están empleando estadísticas y datos que en la gran mayoría de los casos —sobre todo en insectos— no han sido revisados convenientemente, ni son homogéneos.

### Conclusiones

- En las islas Canarias la biodiversidad de carábidos (sobre todo, la biodisparidad) obedece más a razones paleobiogeográficas que a los condicionantes ecológicos del territorio (capacidad de carga de biomasa, competencia, etc.).
- No existe un factor clave único que gobierne las pautas de diversidad, variando la importancia relativa de los factores según las islas y siendo probablemente la contingencia uno de los principales causantes de tal circunstancia (factores históricos).
- Los mismos tipos de hábitas en diferentes islas presentan notables variaciones en la composición y riqueza de especies de carábidos.
- El factor archipelágico afecta positivamente a la riqueza de especies, pues la fragmentación del territorio en islas propicia la evolución insular y multiplicación de líneas.
- El vulcanismo puede favorecer la especiación alopátrida intransular y actuar antes como un factor enriquecedor de la fauna que de exterminio de la misma.
- El 53% de los carábidos endémicos de Canarias se han formado por disgregación de las líneas originarias, bien interinsular- (27,5%) o intransularmente (25,5%).
- A efectos de conservación de la biodiversidad, las regiones insulares volcánicas de cierta edad, deben analizarse minuciosamente a escala intra-insular, pues los «*hot spots*» suelen concretarse a menudo en partes del territorio muy localizadas.

**Agradecimiento**

El autor agradece a los Drs. Juan José Bacallado Aránega, José Luis Martín Esquivel y Juan Pérez Zaballos los comentarios y sugerencias recibidas al presente trabajo.

\* \* \*

**ADDENDUM**

En diciembre de 1994 el Parlamento de Canarias sancionó la Ley 12/1994 de Espacios Naturales Protegidos de Canarias. En ella se establecen 141 áreas protegidas —de diferentes categorías— que, sumadas a los 4 parques nacionales ya existentes, abarcan el 40,4% del territorio archipelágico. Este hito conservacionista ha sido fruto de una planificación estratégica en la que no se han empleado los carábidos como fuente de información (si la vegetación, por ejemplo). Aún así, se ha podido constatar, no sin legítimo gozo, que todas aquellas áreas donde se concentran los carábidos endémicos de Canarias están protegidas bajo algún tipo de figura y que, salvo en dos casos, todas las especies endémicas a título individual han quedado representadas en el seno de la Red de Espacios Naturales Protegidos de Canarias.

## ANEXO I. Diversidad de hábitats

HÁBITATS	H	G	P	T	C	F	L	
<b>HÁBITATS RIPARIOS</b>	5	10	11	12	13	11	8	10,0
zona intermareal	3	3	3	3	3	3	3	
maretas y saladares	0	0	0	1	2	3	3	
charcas y presas	2	3	3	3	3	3	2	
arroyos y charcos de barranco	0	3	3	3	3	2	0	
zonas palustres (con hierba)	0	1	2	2	2	0	0	
<b>HÁBITATS SABULOSOS</b>	0	1	0	3	6	9	7	3,7
playas y dunas	0	0	0	2	3	3	3	
tarajaledas ( <i>Tamarix</i> )	0	1	0	1	2	3	1	
arenales del interior	0	0	0	0	1	3	3	
<b>HÁBITATS ABIERTOS</b>	18	18	24	26	26	17	18	21,0
estepas xéricas de <i>Leunaea</i>	0	0	1	2	3	3	3	
llanos arcillosos	0	0	2	3	3	3	3	
tabaibales secos	3	3	3	3	3	3	3	
tabaibales húmedos	3	3	3	3	3	2	2	
descampados (prados y eriales)	3	3	3	3	3	3	2	
zona montana desforestada (semiarbustiva)	3	3	3	3	3	2	2	
escarpes con vegetación rupícola	3	3	3	3	3	2	2	
herbazal y matorral nitrófilo	3	3	3	3	3	1	1	
matorral montano de leguminosas	0	0	3	3	2	0	0	
<b>HÁBITATS FORESTALES</b>	9	5	12	12	9	0	0	6,7
monteverde (fayal brezal y laurisilva)	2	3	3	3	1	0	0	
bosque mixto	2	0	3	3	3	0	0	
pinares	3	0	3	3	3	0	0	
frutales y cultivos forestales	2	2	3	3	3	0	0	
<b>HÁBITATS HIPOGEOS</b>	9	2	9	9	4	3	7	6,1
medio subterráneo superficial	3	2	3	3	2	1	1	
tubos volcánicos y m.s. profundo	3	0	3	3	1	0	3	
melpeses (campos de lava)	3	0	3	3	1	2	3	
<b>HÁBITATS ANTRÓPICOS</b>	4	5	8	9	9	4	4	6,1
edificios, sótanos y solares suburbanos	1	2	3	3	3	2	2	
huertos	2	2	3	3	3	1	1	
jardines	1	1	2	3	3	1	1	
<b>Resumen</b>								
Valor total	45	41	64	71	67	44	44	
Porcentaje sobre el máximo	63	58	90	100	94	62	62	

La importancia de cada tipo de hábitats en una isla dada se valora de menos a más (1-3) considerando su extensión proporcional en relación a la que presenta en las demás islas. El valor medio para cada grupo de hábitats se indica en la columna de la derecha, el acumulado por grupo de hábitats al inicio de cada isla, y el total acumulado, al final de la tabla (resumen). Esta última cifra de integración expresa indirectamente la diversidad de hábitats y es la que se ha empleado en el análisis de correlaciones. Se expresa asimismo como porcentaje sobre el valor máximo (100%) que es el alcanzado por Tenerife.

Códigos insulares: H = El Hierro, G = La Gomera, P = La Palma, T = Tenerife, G = La Gomera  
C = Gran Canaria, F = Fuerteventura y L = Lanzarote.



## ANEXO II. Segregación cladogenética en carábidos de las islas Canarias

Género	ESPECIACIÓN INTER-INSULAR		ESPECIACIÓN INTRA-INSULAR	
	Especies	Subespecies	Especies	Subespecies
<i>Carabus</i>	2		2	2
<i>Broscus</i>	3			
<i>Canarobius</i> **			2	
<i>Thalassophilus</i>			2	
<i>Trechus</i>	3 + 5	2	2 + 3 + 3 + 2 + 2	
<i>Lymnastis</i>		2	3	
<i>Olisthopus</i>	2	2		
<i>Paranchus</i>	2			
<i>Eutrichopus</i> **				2
<i>Wolltinerfia</i> **			3	
<i>Gomerina</i> *	2			
<i>Paraeutrichopus</i> *	2			
<i>Platyderus</i>		4		
<i>Calathus</i>	3 + 2 + 2		10 + 3 + 3 + 3	
<i>Calathidius</i> **			3	
<i>Licinopsis</i> *	4	2 + 2	2	
<i>Zabrus</i>	2		2	
<i>Nesarpalus</i>	4		2 + 2	
<i>Cymindis</i>	3 + 2		2	
<i>Paradromius</i>	3 + 2 + 2 + 2	2 + 2 + 3		
<i>Dromius</i>		2		
<i>Philorhizus</i>	5 + 3	3	2	2
<i>Dicrodontus</i> *	3			2

Los géneros endémicos llevan un asterisco y si son monoinsulares, dos.

Las cifras indican el número de líneas producido en cada desgaje cladogenético. Cuando son varias las líneas afectadas por este proceso en un mismo género, se colocan sucesivamente seguidas de un signo (+). En algunos casos la primera columna de cifras (especies inter-insulares) no representa especies terminales sino linajes específicos que posteriormente se desgajaron intra-insularmente.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackery, P.R. & R.I. Vane-Wright. 1984. *Milkweed butterflies*. British Museum (Natural History). London.
- Ancochea, E. & al. 1990. Volcanic evolution of the island of Tenerife (Canary Islands) in the light of new K-Ar data.— *Journ. Volc. and Geoth. Res.*, **44**: 231-249.
- Bibby & al. 1992. *Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation*. International Council for Bird Preservation. Cambridge.
- Biondi, M. 1990. Flea Beetles and Biogeography of the Macaronesia (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae). *Accademia Nazionale dei Lincei. Atti dei Convegni Lincei*, **85**: 201-213.
- Bramwell, D. 1990. Panbiogeography of the Canary Islands Flora. *Accademia Nazionale dei Lincei. Atti dei Convegni Lincei*, **85**: 157-165.
- Brown, K.S. & G.G. Brown. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. pp. 119-142 in Whitmore, T.C. & J.A. Sayer (eds.). *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman & Hall. London.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- Carson, H.L. 1990. Genetic variability and the founder effect on remote oceanic islands. *Accademia Nazionale dei Lincei. Atti dei Convegni Lincei*, **85**: 741-747.
- Ciferri, R. 1962. La laurisilva canaria: una paleoflora viviente. *Richerch. Sci.* **32**: 111-134
- Darlington, Ph.J., jr. 1943. Carabidae of mountains and islands: Data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings.— *Ecol. monogr.* **13**: 37-61.
- Darlington, Ph.J., jr. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*.— New York: John Wiley & Sons, Inc., 675 pp.
- Den Boer, P.J. 1971. On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance.— pp. 119-138 in: Den Boer, P.J. (ed.): Dispersal and dispersal power of Carabid beetles.— *Misc. papers, Wageningen*, **8**.
- Desender, K. & al. (eds.). 1994. *Carabid beetles: Ecology and evolution*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Enghoff, H. & M. Báez. 1993. Evolution of distribution and habitat patterns in endemic millipedes of the genus *Dolichoilulus* (Diplopoda: Julidae) on the Canary Islands, with notes on distribution patterns of other Canarian species swarms. *Biological Journal of the Linnean Society*, **49**: 277-301.
- Faverger, C. & Constandriopoulos, J. 1961. Essai sur l'endemisme. *Bull. Soc. botanique Suisse*, **77**: 383-408.

- Gould, S.J. 1989. *Wonderful life. The Burgess Shale and the nature of history*. W.W. Norton & Company. New York.
- Groombridge, B. (ed.). 1992. *Global biodiversity. Status of the Earth's living resources*. Chapman & Hall. London.
- Howarth, F.G. & G.W. Ramsay. 1991. The conservation of island insects and their habitats. pp. 71-107 in *Collin, N.M & Thomas J.A. (eds.). The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London.
- IUCN, UNEP, & WWF. 1991. *Caring for the Earth. A strategy for sustainable living*. IUCN. Gland.
- Jeannel, R. 1961. Le foisonnement de certaines lignées dans les îles.— pp. 291-294 in: *Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité*.— Colloq. Int. C.N.R.S. **94**.
- Joger, U. 1984. Die Radiation der Gattung Tarentola in Makaronesien (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **71**: 91-111.
- Lézine, An.-M., Casanova, J. & C. Hillaire-Marcel. 1990. Across an early Holocene humid phase in western Sahara: pollen and isotope stratigraphy. *Ecology*, **18**: 264-267.
- Lobo, J.M. & Martín Piera, F. 1993. Las causas de la biodiversidad. *Arbor*, **570**: 91-133.
- Lutz, D. & al. 1986. Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae). *Zeit. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, **24**: 144-157.
- Machado, A. 1976. Introduction to a faunal study of the Canary Islands' laurisilva, with special reference to the ground-beetles (Coleoptera, Caraboidea).— pp. 347-412, in: Kunkel, G. (ed.), *Biogeography and ecology in the Canary Islands*.— The Hague: Dr. W. Junk bv Publishers. Monogr. biol. **30**.
- Machado, A. 1992. *Monografía de los Carábidos de las islas Canarias. (Insecta: Coleoptera)*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna.
- Margules, C., Higgs, A.J. & Rafe, R.w. 1982. Modern biogeographic theory: are there any lessons for nature reserve design. *Biological Conservation*, **24**: 115-128.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1963. *The Theory of Island Biogeography*. Princenton Univeristy Press, Princenton, New Jersey.
- Minelli, A. 1990. Faunal turnover and equilibrium models in island biogeography: some problems in the study of species diversity in island biota. *Accademia Nazionale dei Lincei. Atti dei Convegni Lincei*, **85**: 85-95.
- Myers, N. 1990. The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis. *The Environmentalist*, **10**: 243-256.

- Nicholson, S.E. & H. Folhn. 1980. African environment and climatic changes and the general atmospheric circulation in Late Pleistocene and Holocene. *Climatic Change*, 2: 313-348.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *Amer. Nat.*, 100: 33-46.
- Platnick, N. 1992. *Patterns of biodiversity*. pp. 15-24 in Edredge, N. (ed.). *Systematics, Ecology and the Biotic Crisis*. Columbia University Press, New York.
- Shafer, Craig L. 1990. *Nature Reserves. Island Theory and Conservation Practice*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- Sunding, P. 1979. Origins of the Macaronesian flora. pp. 13-40 in Bramwell, D. (ed.) *Plants and islands*. Academic Press. London.
- Thiele, H.-U. 1977. *Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour*. — Berlin: Springer-Verlag, 369 pp.
- WRI, UICN & PNUMA. 1992. *Estrategia global para la biodiversidad. Pautas de acción para salvar, estudiar y usar en forma sostenible y equitativa la riqueza biológica de la Tierra*.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Williams, C.B. 1943. Area and number of species. — *Nature*, 152: 264-267.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. pp. 3-18 in Wildon, E. O. (ed.). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington D.C.
- Wilson, E.O. 1989. La biodiversidad amenazada. *Investigación y Ciencia*, 158: 64-71.
- Zimmermann, E.C. 1948. *Insects of Hawaii. I. Introduction*. University of Hawaii Press, Honolulu.
-

## LEYENDA DE LAS FIGURAS

Figura 1. Mapa de las islas Canarias.

Figura 2. Distribución multi-insular de carábidos en las islas Canarias.

Figura 3. Distribución de carábidos por islas y según hábitats principales. (H = El Hierro, G = La Gomera, P = La Palma, T = Tenerife, C = Gran Canaria, F = Fuerteventura, L = Lanzarote).

Figura 4. Composición de la fauna de carábidos de Canarias según hábitats principales.

Figura 5. Regresión lineal (límites de confianza del 95%). **A:** extensión de la isla y número de especies nativas. **B:** altitud de la isla y número de especies endémicas.

Figura 6. Algunos géneros de carábidos endémicos de Canarias:

**A:** *Spelaeovulcania canariensis* Machado 1987.

**B:** *Canarobius chusyae* Machado 1987.

**C:** *Orzolina thalassophila* Machado 1987.

**D:** *Gomerina calathiformis* (Wollaston 1865).

**E:** *Wolltinerfia teneriffae* (Machado 1984).

**F:** *Eutrichopus canariensis* (Brullé 1838).

**G:** *Pseudomyas doramasensis* Uyttenboogaart 1929.

**H:** *Pseudoplatyderus amblyops* Bolívar 1940.

**I:** *Dicrodontus alluaudi* Mateu 1952.

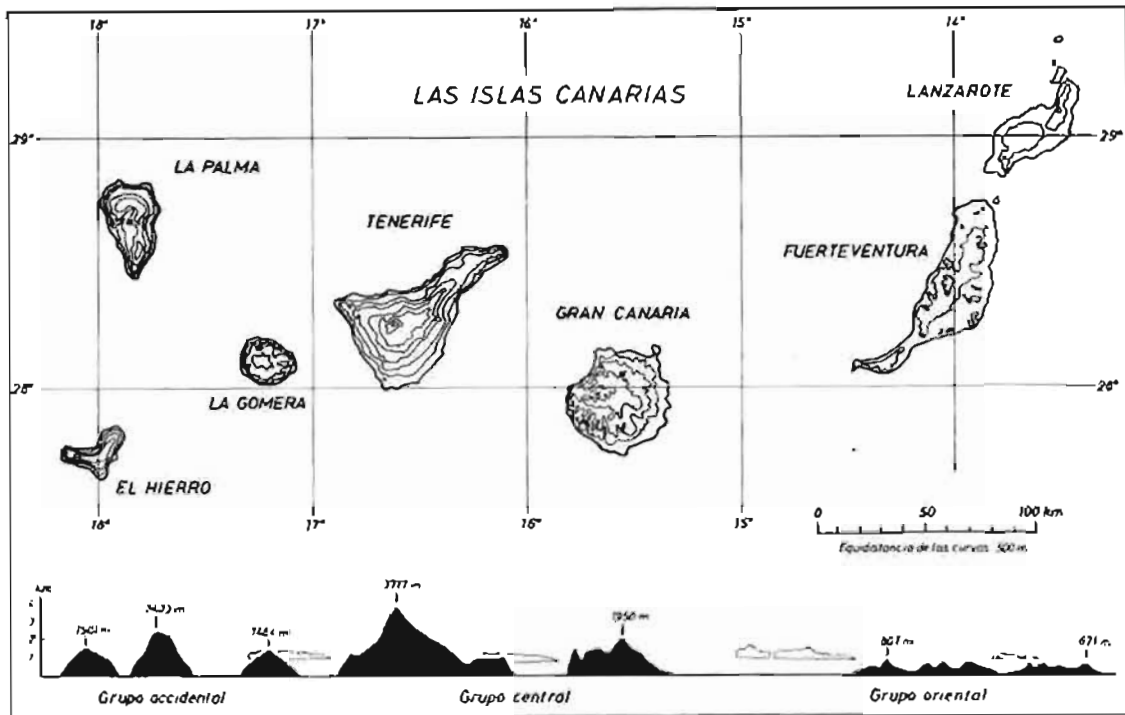


Figura 1. Mapa de las islas Canarias.

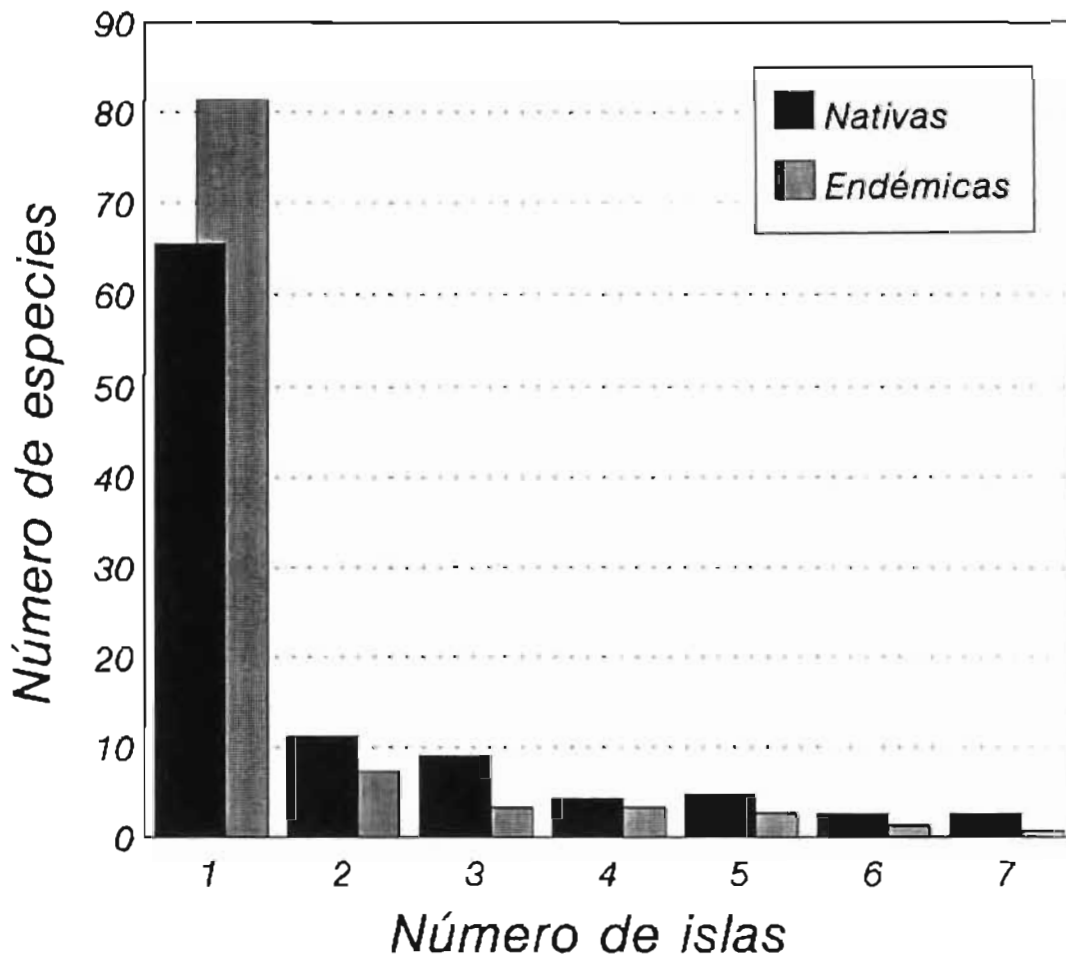
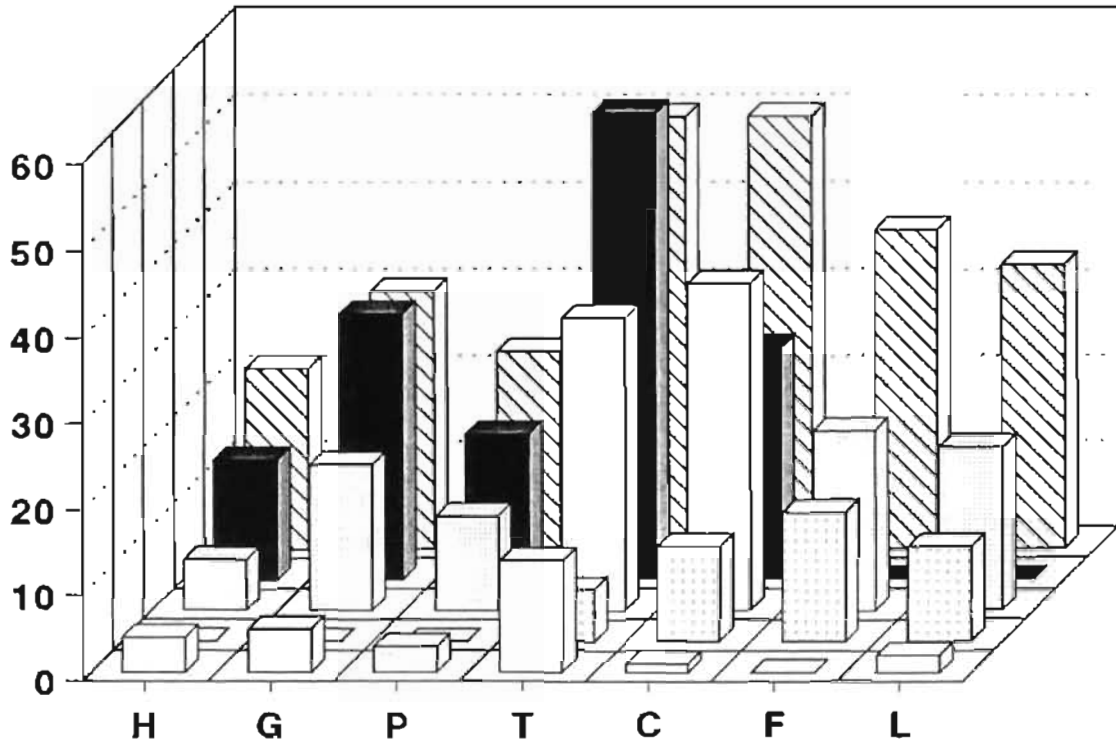


Figura 2. Distribución multi-insular de carábidos en las islas Canarias.

núm. especies



hipogeos
  sabulosos
  riparios
  forestales
  abiertos

Figura 3. Distribución de carábidos por islas y según hábitats principales. (H = El Hierro, G = La Gomera, P = La Palma, T = Tenerife, C = Gran Canaria, F = Fuerteventura, L = Lanzarote).

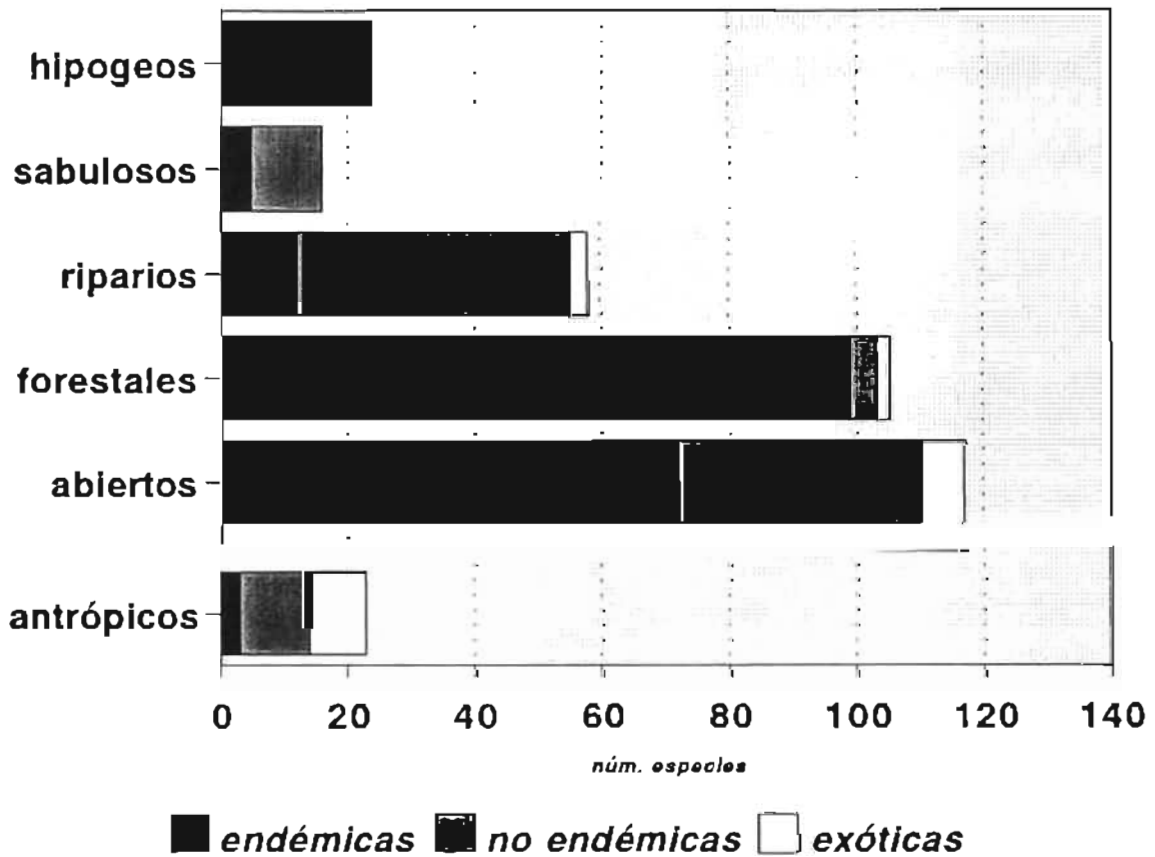


Figura 4. Composición de la fauna de carábidos de Canarias según hábitats principales.

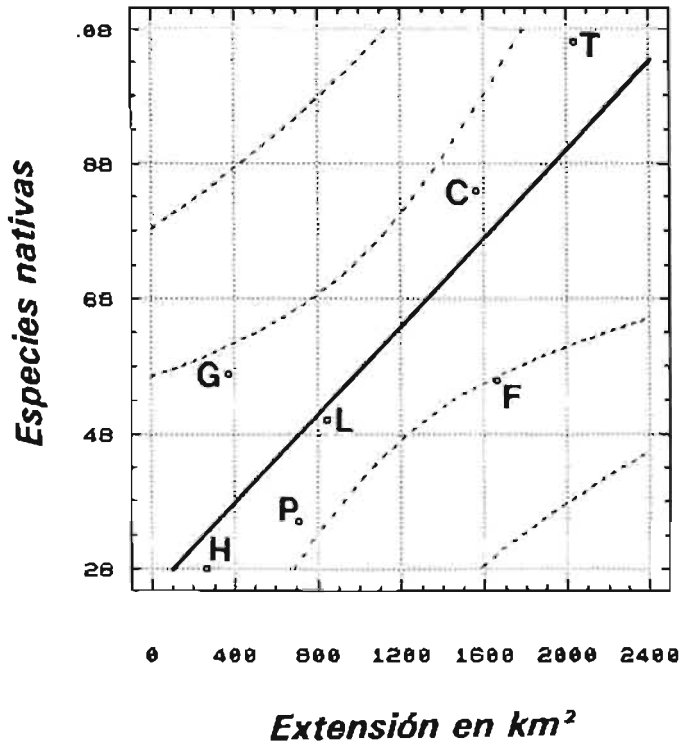
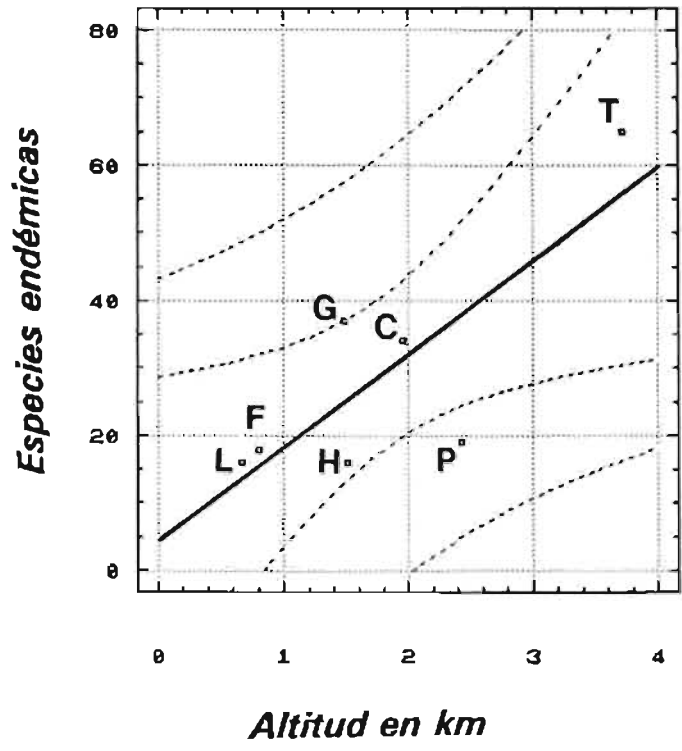
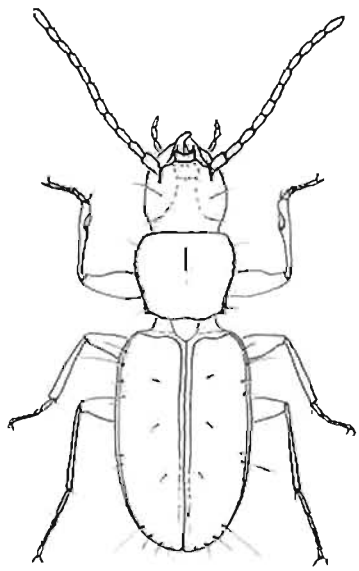
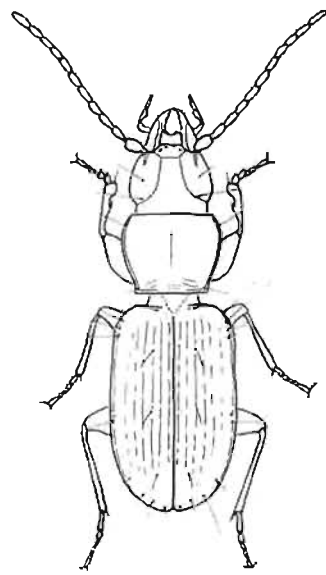


Figura 5. Regresión lineal (límites de confianza del 95%). A: extensión de la isla y número de especies nativas. B: altitud de la isla y número de especies endémicas.

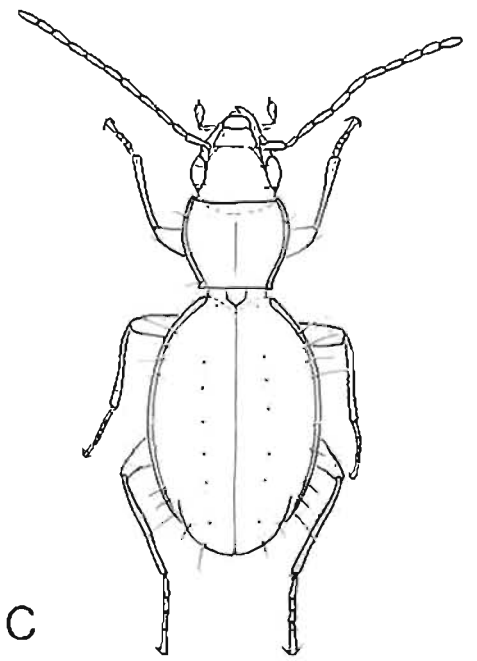




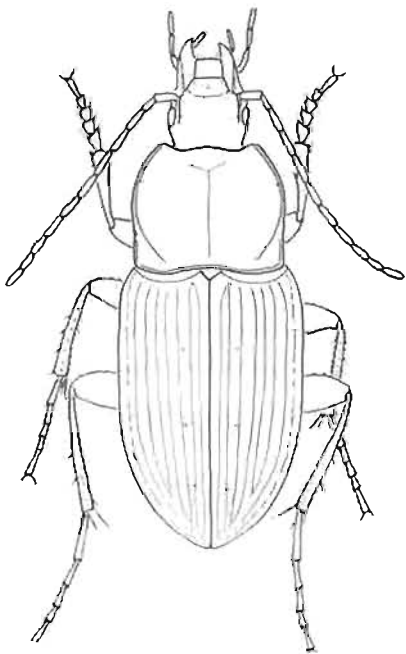
A



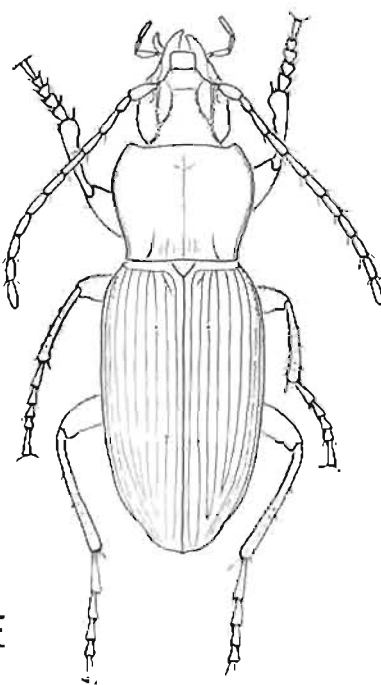
B



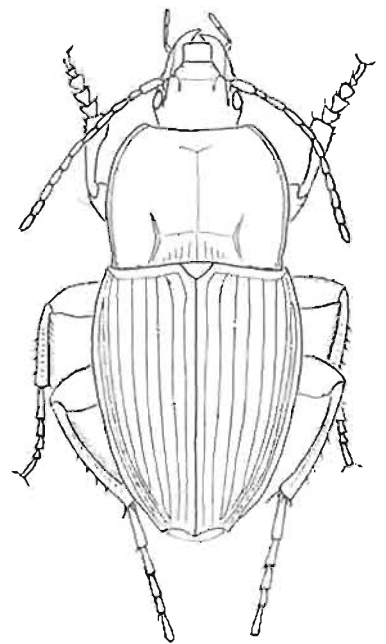
C



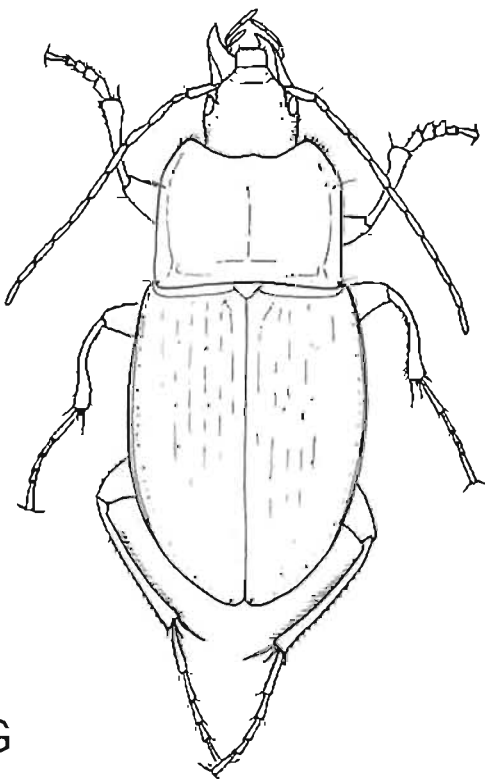
D



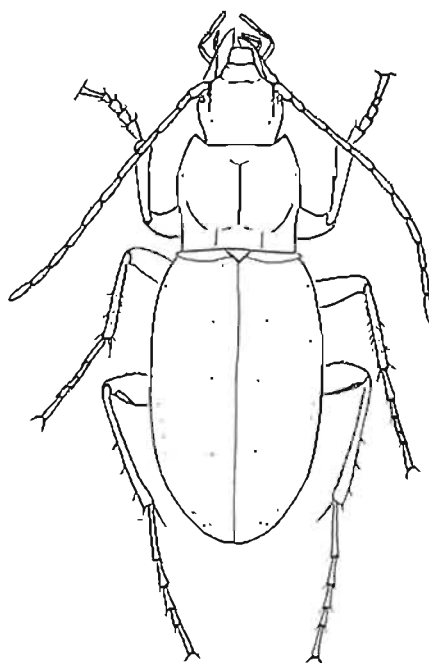
E



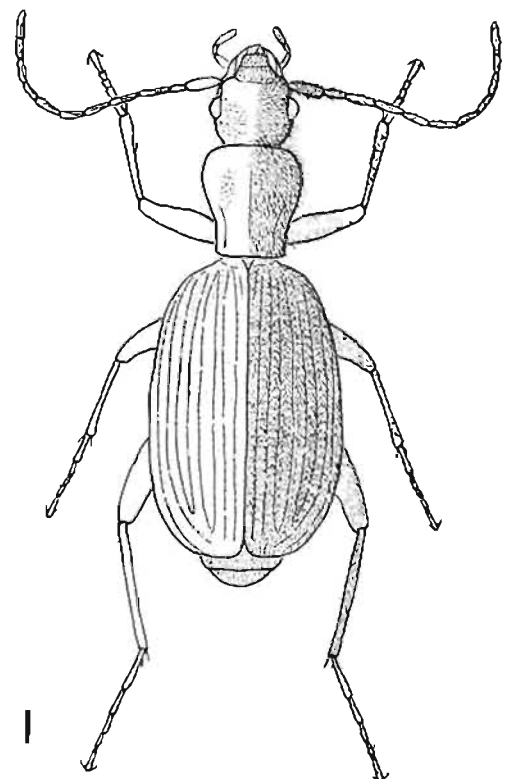
F



G



H



I