

# RESPUESTA DE LA VEGETACIÓN ESTRUCTURANTE Y AMENAZADA DE LOS PARQUES NACIONALES CANARIOS A LOS HERBÍVOROS INVASORES; EN BUSCA DE UNA ESTRATEGIA PARA RECUPERAR LOS ECOSISTEMAS

JUANA MARÍA GONZÁLEZ-MANCEBO<sup>1\*</sup>, JONAY CUBAS<sup>1</sup>,  
VÍCTOR BELLO-RODRÍGUEZ<sup>1</sup>, JESÚS PARADA<sup>1</sup>, JOSÉ LUIS MARTÍN<sup>2</sup>,  
ÁNGEL PALOMARES<sup>3</sup>, ÁNGEL B. FERNÁNDEZ<sup>4</sup>  
Y MARCELINO J. DEL ARCO AGUILAR<sup>1</sup>

## RESUMEN

Este proyecto demuestra que conocer el alcance del impacto del conejo europeo en los principales ecosistemas de Canarias resulta fundamental para comprender su nivel de degradación y proponer medidas de gestión eficaces. Aquí incluimos sus principales objetivos y resultados. Se ha evaluado el volumen de daños en las floras de los cuatro parques nacionales canarios, mediante análisis de ramoneo y estudios comparativos utilizando vallados de exclusión, concluyendo que la flora endémica es más vulnerable que la no endémica. El conejo actúa como homogeneizador de las floras insulares, por sus preferencias por los endemismos más restringidos. Cada Parque Nacional mostró un modelo de ecuación estructural diferente explicando la relación entre factores bióticos y abióticos y los daños en las plantas. La frecuencia de daños se explica mejor por la abundancia de endemismos que por la densidad de conejo. Los bosques de laurisilva bien conservados representan el único ecosistema analizado donde no hay daños por conejo; sin embargo, los brezales macaronésicos están muy modificados. Los vallados de exclusión mostraron el impacto del conejo en el empobrecimiento y cambios en la composición de especies de las comunidades, el nivel de regresión de algunas especies estructurantes y la influencia del cambio climático como intensificador del problema de la herbivoría. El estudio desarrollado en 215 localidades de la isla de Tenerife concluye que el calentamiento global es responsable de la colonización eficaz del conejo a mayor altitud (P.N. del Teide). En poco tiempo el conejo ha modificado el paisaje de alta montaña, debido a las diferencias en la palatabilidad de las especies, convirtiendo en Vulnerable (UICN), en solo tres décadas, la especie más palatable del ecosistema, *Spartocytisus supranubius*. Se demuestra, además, que el conejo modifica la composición de nutrientes del suelo y como afecta esto al crecimiento de dos especies dominantes. Se proponen recomendaciones de gestión a la luz de las conclusiones obtenidas.

**Palabras clave:** conejo europeo, degradación de ecosistemas, palatabilidad, ingeniero de paisaje, exclusión de herbívoros, islas oceánicas.

<sup>1</sup> Grupo de investigación "Plant Conservation and Biogeography". Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Francisco Sánchez sn, 38200, Tenerife, Islas Canarias. \*jglezm@ull.edu.es

<sup>2</sup> Parque Nacional del Teide. La Orotava, Tenerife, Islas Canarias.

<sup>3</sup> Parque Nacional de La Caldera de Taburiente, El Paso, La Palma, Islas Canarias.

<sup>4</sup> Parque Nacional de Garajonay, San Sebastián de la Gomera, Islas Canarias.

# RESPONSE OF DOMINANT AND THREATENED PLANT SPECIES TO INVASIVE HERBIVORES IN THE NATIONAL PARKS OF THE CANARY ISLANDS - IN SEARCH OF A STRATEGY TO ECOSYSTEM RESTORATION

## ABSTRACT

This project demonstrates that knowing the extent of the impact of the European rabbit on the main ecosystems of the Canary Islands is essential to understand their disturbance levels, and to propose effective management measures. Its main results and objectives are included here. Damage frequency in the flora was analysed in the four Canarian national parks through both, browsing analysis and comparative studies using exclusion fences, concluding that the endemic flora is more vulnerable than the non-endemic one. Rabbits act as homogenizers of the island floras, due to their preferences for the more restricted endemics. Each National Park showed different Structural Equation Model explaining the relationship between biotic and abiotic factors and plant damage. Damage frequency depends more on the abundance of plant endemics at each site than on the rabbit density. Well-preserved laurel forests represent the only analysed ecosystem without rabbit damage; however, Macaronesian heaths are highly modified. The exclusion fences showed the rabbit impact through the impoverishment and the changes in species composition of the communities, and the regression level of some dominant species, as well as the influence of the climate change exacerbating the herbivory problem. In a study carried out in 215 locations on the Tenerife island, it is shown that global warming is responsible for the recent effective colonization of the rabbit at higher elevations (Teide National Park). In a short time, the rabbit has modified the high mountain landscape, due to differences in the species palatability, becoming Vulnerable (IUCN) in only three decades *Spartocytisus supranubius*, the most palatable species in this ecosystem. It is also shown that rabbits modify the nutrient composition of soils, and how this affects the stem and root growth of two dominant species. In view of the conclusions obtained, different management recommendations are proposed..

**Keywords:** European rabbit, ecosystem disturbance, palatability, landscape engineer, herbivore exclusions, oceanic islands.

## INTRODUCCIÓN

La elevada riqueza de especies endémicas en islas es algo incuestionable (CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.* 2010). Sin embargo, una alta tasa de endemismo distribuida en hábitats típicamente de superficie reducida conlleva elevada fragilidad (WHITTAKER *et al.* 2008). Si añadimos la reducción de superficie experimentada por los hábitats debido al factor humano (DEL ARCO *et al.* 2010), el resultado es un incremento alarmante de especies amenazadas y un alto débito de extinción, ya analizado para la flora canaria (OTTO *et al.* 2017). Canarias constituye el área de Europa con mayor

número de endemismos por unidad de superficie, pero presenta los hábitats con mayor riqueza de especies amenazadas (DEL VALLE *et al.* 2004).

Los herbívoros invasores constituyen la principal causa de extinción en floras insulares (COURCHAMP *et al.* 2003). Los primeros años tras la introducción de herbívoros en islas son devastadores, llegando a ocasionar crisis generalizadas de los ecosistemas (O'DOWD *et al.* 2003). Los endemismos insulares han evolucionado durante millones de años en ausencia de mamíferos invasores como el conejo, cabra, oveja o muflón, por lo que carecen de defensas y son extremadamente palatables y susceptibles de extinción (NOGALES *et al.* 2006).

Obviamente la destrucción de hábitats conlleva la pérdida de su biodiversidad, algo fácilmente cuantificable. Sin embargo, evaluar el estado actual de aquellos ecosistemas que no han sido destruidos es más difícil, especialmente cuando han sido sometidos a cientos o miles de años de herbivoría. En Canarias el conejo fue introducido a finales del siglo XV (DE ABREU-GALINDO, 1977). Este herbívoro invasor vino a sumarse a los ya previamente introducidos como cabras y cerdos (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, 1999). Así, los estudios científicos, los análisis de las comunidades vegetales y los movimientos conservacionistas son muy posteriores a la introducción de los herbívoros invasores. Esto ha hecho que diferentes generaciones de investigadores y amantes del medio natural creiéramos conociendo unos ecosistemas degradados, que, delimitados en espacios protegidos que aún conservan auténticas singularidades, hemos considerado como los pretéritos potenciales. Llegamos incluso a asumir como óptimas las distribuciones de las especies restringidas, tratando incluso de gestionar los ecosistemas para mantener comunidades que son el resultado de años de desaparición de las especies más palatables, las cuales han quedado restringidas a escarpes inaccesibles o incluso extintas (GONZÁLEZ-MANCEBO *et al.* 2019). Y es que a veces resulta difícil reconocer el efecto transformador de los herbívoros invasores en islas. El impacto de cabras, ovejas, muflón o arruí, concentrado en algunas zonas es fácilmente detectable, pero los daños causados por conejo son aparentemente invisibles, debido a su preferencia por plántulas que consumen enteras, por lo que son conocidos como la peste silenciosa (COOKE 2012). Los daños en la flora producidos por el conejo se reconocen por ramoneo, pero detectar la amplitud del impacto y conocer las poblaciones en regresión requiere analizar las ausencias (CUBAS *et al.* 2018).

Así, hay un profundo desconocimiento del impacto del conejo en los ecosistemas, existiendo incluso la creencia de que sus efectos son desdeñables o inferiores a los causados por herbívoros invasores de mayor tamaño. Si a esto le añadimos la presión del colectivo de cazadores para mantener las densidades que les satisfacen de esta especie cinegética (no incluida en el catálogo de invasoras), nos encontramos con una especie

transformadora de los ecosistemas, de impacto difícil de cuantificar, cuyas poblaciones no están siendo controladas por personal técnico en ningún espacio protegido de Canarias, con la excepción de la erradicación en el islote de Montaña Clara (MARTÍN *et al.* 2002).

La mayoría de las publicaciones sobre impacto del conejo en la flora canaria se referían a especies amenazadas (BAÑARES *et al.*, 2010; GONZÁLEZ-MANCEBO *et al.* 2019). Pero, además, GARZÓN-MACHADO *et al.* (2010) demostraron en el P.N. de la Caldera de Taburiente, que la actual pobreza del pinar canario se debe especialmente a la herbivoría por conejo, ya que este herbívoro, a diferencia del arruí, no se controla en este Parque. En esta misma isla, la gran sequía acontecida en 1545 tuvo como resultado que los conejos modificaran sustancialmente la flora de sus cumbres (GLAS, 1764). Posteriormente, mediante vallados de exclusión con siembra realizados en esta zona, se demostró que el paisaje característico dominado por *Adenocarpus viscosus* es fruto del efecto combinado de fuego y herbivoría (IRL *et al.* 2012; 2014).

A pesar de estas interesantes contribuciones, hasta el inicio de este proyecto se desconocía el papel del conejo europeo en el conjunto de ecosistemas canarios, los factores que determinan su abundancia y la velocidad con la que este herbívoro es capaz de transformar.

Así, este capítulo se estructura en apartados que incluyen los principales objetivos del proyecto. La principal finalidad ha sido conocer los impactos del conejo europeo en los principales ecosistemas de Canarias, para proporcionar directrices que permitan una mitigación eficaz de daños en los parques nacionales canarios. Se ha estudiado la densidad de conejo y los factores que influyen en la misma, para construir modelos predictivos de abundancia en los parques. Se han analizado los daños por ramoneo y por ausencias (mediante cercados) en los cuatro parques, pero además se ha considerado la isla de Tenerife como modelo para evaluar diferencias en 11 clases de hábitats, poniendo así en amplio contexto el P.N. del Teide.

Para entender el papel del conejo como ingeniero de ecosistemas, se ha hecho hincapié en el hábitat de alta montaña (bien representado en P.N.

del Teide). Se analizó la validez de la hipótesis de una colonización efectiva de conejo europeo más tardía a elevadas altitudes, debido al rigor del clima característico de ecosistemas alpinos. Se estudió el impacto del conejo a escala de paisaje mediante dos especies dominantes endémicas, utilizando una de ellas, *Spartocytisus supranubius*, para evaluar la velocidad de transformación de la comunidad de alta montaña, debido a una colonización efectiva reciente de conejo europeo.

El análisis de ausencias mediante siembras en parcelas de exclusión y control permite obtener mucha información sobre las posibilidades de los ecosistemas en ausencia de herbívoros. Además, los seguimientos de 10 años en exclusiones sin siembra en el P.N. del Teide y de 8 años en exclusiones con siembra en P.N. de la Caldera de Taburiente, permitieron evaluar el efecto conjunto de herbivoría y cambio climático.

Los resultados obtenidos nos han permitido, en colaboración con el personal de los Parques, hacer propuestas de gestión para mejorar el estado de las comunidades vegetales.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### 1- ¿Puede el tipo de hábitat predecir la abundancia de conejo?

Se establecieron un total de 192 localidades en los cuatro Parques (63 El Teide, 51 Garajonay, 31 Caldera de Taburiente y 47 Timanfaya (Fig. 1). Las diferencias en intensidad de muestreo se deben a las elevadas pendientes en Taburiente, y a la abundancia de lavas recientes en Timanfaya, características que reducen la fiabilidad del recuento de excrementos. Se compararon tres métodos para estimar la densidad de conejo. Para el método circular se realizó un transecto ovoidal de 500 m de longitud en cada localidad, con recuento de excrementos en 150 círculos de 0.1m<sup>2</sup> distribuidos aleatoriamente a lo largo del transecto (ver MUTZE *et al.* 2014). En el método de COOKE *et al.* (2008), dos personas caminaron durante 20 minutos cada localidad, puntuando en una escala entre 0 y 5 según la distribución y frecuencia de excrementos. El muestreo se realizó en la estación con mayor abundancia de

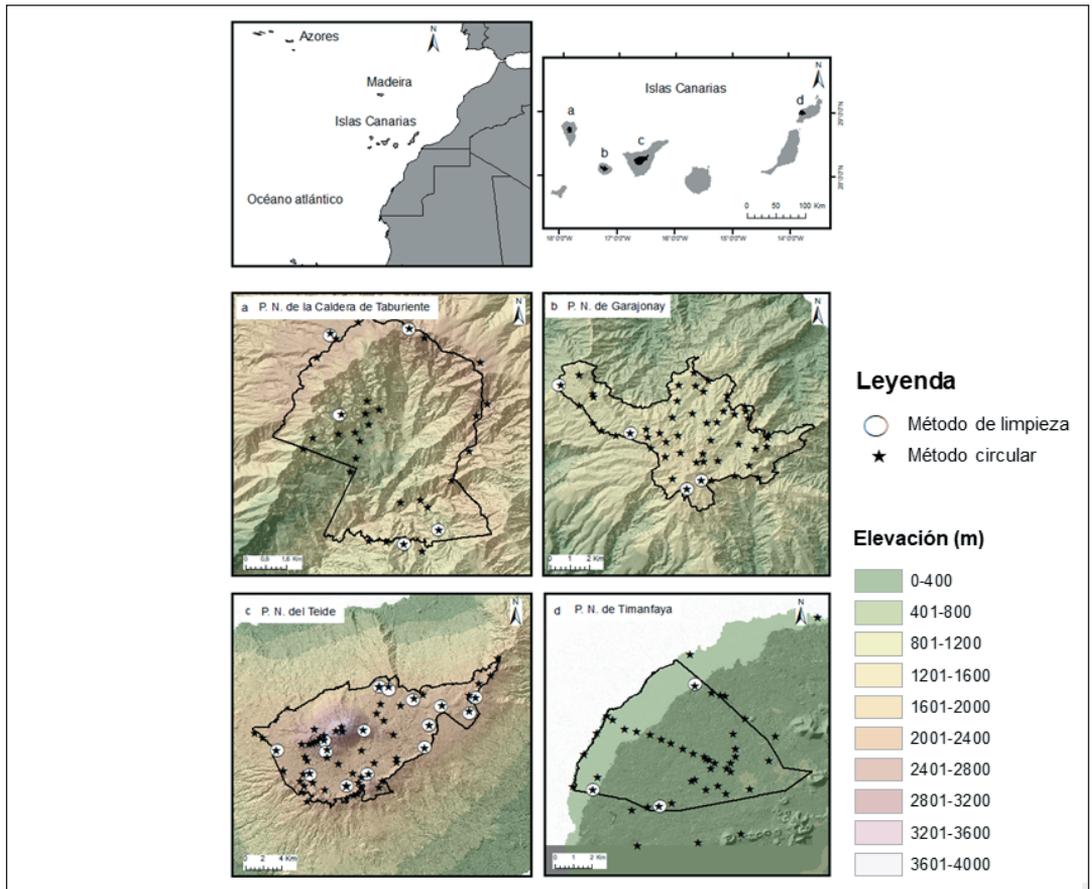
conejo (verano de 2017). El método de recuento con limpieza (FERNÁNDEZ-DE-SIMÓN *et al.* 2011), útil para evaluar variaciones estacionales, se aplicó solo a 27 localidades dado que requiere alto esfuerzo. Para ello se instalaron en cada localidad 24 cuadrantes permanentes de 1 m<sup>2</sup> separados entre sí 20 m, evitando siempre las letrinas (donde las deposiciones no son aleatorias). En cada cuadrante contamos y retiramos excrementos frescos en las cuatro estaciones del año, calculando la densidad según EBERHARDT & VAN ETTEN (1956).

En tres parcelas de 50 x 50 m, distribuidas aleatoriamente en cada localidad, se estimaron las siguientes variables: riqueza de especies, cobertura de herbáceas, arbustivas (<7 m) y arbóreas (> 7 m.). Las variables climáticas (precipitación y temperatura media anual y sus valores mínimos y máximos) se obtuvieron a partir de interpolaciones de las estaciones de la Agencia Estatal de Meteorología (SANTANA & MARTÍN 2013). Incluimos también elevación, pendiente, cobertura rocosa y suelo desnudo.

Comparamos las diferencias obtenidas entre Parques utilizando correlaciones de Spearman y pruebas de Kruskal-Wallis con su test post-hoc de Dunn. Las relaciones entre variables se analizaron mediante regresión de mínimos cuadrados ordinarios incluyendo todas las variables explicativas (modelo global) y posibles combinaciones. Clasificamos los modelos por su AIC (criterio de información de Akaike, TURKHEIMER *et al.* 2003), seleccionando el modelo con el AIC más bajo. En los casos de bajo rendimiento, las variables poco significativas fueron descartadas según criterios de Burnham y Anderson (BURNHAM *et al.* 2002). La información de todos los modelos con  $\Delta AIC < 2$  se combinó en un modelo final promediado (GRUEBER *et al.* 2011).

Para proyectar la densidad de conejo obtenida en campo hacia toda la superficie de los Parques se elaboraron modelos Random Forest utilizando el paquete 'randomForest' de R (LIAW & WIEENER 2002). En ellos se consideraron las variables climáticas y orográficas ya mencionadas y otras abarcables a esta escala como simplificaciones del tipo de vegetación (DEL ARCO *et al.* 2006), índice NDVI (valores de -1 a 1) o la distancia a

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas



**Figura 1.** Localización de los parques nacionales (a, b, c d) y localidades donde se ha estimado la densidad de conejo según tres métodos COOKE *et al.* (2008) y circular (estrellas) y el de limpieza (estrellas en círculo) en cada Parque.

**Figure 1.** Location of national parks (a, b, c d) and localities where rabbit density has been estimated according to three methods: COOKE *et al.* (2008) and circular (stars) and cleaning (stars in a circle).

parches con vegetación y carreteras. En cada Parque se utilizaron las combinaciones de variables, con valores de error más bajos, que mejor explicaban la abundancia de conejo (Tabla 1).

## 2- ¿Las plantas endémicas son más palatables para el conejo europeo que las no endémicas?

Para responder a esta pregunta se utilizaron dos aproximaciones con la misma metodolo-

gía, analizando así una cobertura espacial sin precedentes de efectos del ramoneo por conejo en islas oceánicas. Por un lado, se compararon los hábitats de los cuatro Parques, utilizando las 192 localidades del objetivo número 1 y por otro, se utilizó la isla de Tenerife como modelo, ya que posee amplios gradientes climáticos y de diversidad de hábitats. Se distinguieron once ecosistemas en la isla (DEL ARCO *et al.* 2010), distribuidos en 215 localidades seleccionadas aleatoriamente en áreas sin población humana

Parque Nacional	VARIABLES FINALES DEL MODELO	Correlación entre valores predichos y observados	ECM	EMA
La Caldera de Taburiente	Tipo de vegetación simplificada + Localización de parcelas (interior o exterior a la Caldera) + Elevación + Pendiente	0,702	1,153	0,686
Garajonay	Áreas incendiadas + Precipitación anual + Temperatura Media Anual + Tipo de vegetación simplificada + Orientación	0,848	0,594	0,368
Timanfaya	Tipo de vegetación simplificada + Distancia a islotes de vegetación + Distancia a carreteras + NDVI	0,710	1,519	0,534
El Teide	Temperatura Media Anual + Tipo de vegetación simplificada + Distancia a carreteras + Pendiente	0,762	2,171	1,358

**Tabla 1.** Relación de variables finales utilizadas en cada Parque y correlaciones obtenidas. ECM = Error Cuadrático Medio, EMA = Error Medio Absoluto.

**Table 1.** Relationship of final variables used in each Park and correlations obtained. ECM = Mean Square Error, EMA = Absolute Mean Error.

(ver mapa en resultados). En cada localidad se estableció un transecto ovoidal de 500 m de longitud x 5 m de ancho en áreas con pendiente inferior a 30°, donde clasificamos todas las especies de acuerdo con su origen: endémicas (endemismos insulares, canarios y macaronésicos), nativas no endémicas y no nativas (BORGES *et al.* 2008; ACEBES *et al.* 2010).

Utilizamos el método circular para evaluar la densidad de conejo y el daño de cada especie por ramoneo (CUBAS *et al.* 2019). Aplicamos modelos de ecuaciones estructurales (SEM, FAN *et al.* 2016) para analizar efectos directos e indirectos de las variables ambientales y bióticas sobre el daño por ramoneo. Variables/localidad: elevación, pendiente, área de cobertura rocosa y de suelo desnudo. La precipitación y temperatura media anuales se extrapolaron de mapas climáticos (período 1981-2010, SANTANA & MARTÍN 2013).

### 3- Efectos del incremento de temperatura en la distribución del conejo europeo en Tenerife.

Utilizamos la abundancia de conejo obtenida en las 215 localidades de Tenerife (objetivo 2), para analizar la relación entre incremento de tempe-

ratura y densidad de conejo, para confirmar el carácter reciente de la colonización eficaz del conejo en el P.N. del Teide.

Se elaboraron modelos en el conjunto insular y en el ecosistema alpino utilizando variables abióticas, bióticas, y antrópicas potencialmente explicativas de la abundancia de conejo, obteniendo mapas con resolución de píxel de 50 x 50 m. Temperatura y precipitación se obtuvieron de SANTANA & MARTÍN (2013). Se utilizaron capas del escenario presente y dos escenarios donde la temperatura aumenta 1° y 2°C, y la precipitación disminuye 5% y 10%. Para el P.N. del Teide también utilizamos un escenario pasado con disminución de 1°C e incremento del 5% en precipitación respecto al escenario actual. Variables: tipo de hábitat (abierto o bosques), vegetación (matorral de *Euphorbia*, bosque de laurisilva, bosque de pinos, matorral de alta montaña y áreas alteradas) y degradación (presente/no presente), elevación, pendiente, dureza del suelo y distancia a carreteras y áreas urbanas o antrópicas. En el P.N. del Teide utilizamos 61 parcelas, considerando solo las variables que lo afectan, diferenciando zonas con retamar y sin vegetación. La modelización se realizó como se explica en el objetivo 1.

#### 4- El papel del conejo europeo como ingeniero de paisaje en la alta montaña de Tenerife.

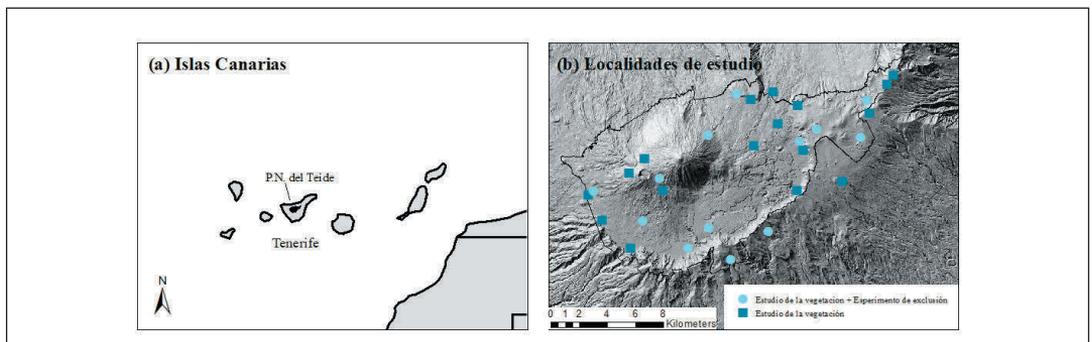
Seleccionamos 30 localidades en el área de retamar de *Spartocytisus supranubius* en el P.N. del Teide (Fig. 2) (ver CUBAS *et al.* 2018). En cada localidad establecimos un transecto lineal de 220 m de largo y 20 m de ancho, distribuyendo tres parcelas de 20 x 20 m a intervalos de 80 m, para analizar la estructura poblacional de dos especies dominantes del ecosistema que actualmente siguen patrones opuestos, *Pterocephalus lasiospermus*, en expansión y *Spartocytisus supranubius*, en retroceso (CUBAS *et al.* 2018). Precipitación y temperatura media anual se obtuvieron a partir de interpolaciones climáticas (SANTANA & MARTÍN 2013) y la altitud en campo. En 13 de las 30 localidades, se utilizaron parcelas (20 x 20 m) con tres tratamientos: a) Control, sin exclusión de herbívoros, b) exclusión de muflón (*Ovis orientalis*) y c) exclusión de muflón y conejo. Las parcelas de exclusión, instaladas por el P.N. del Teide, contaban con 7-14 años de antigüedad. La densidad de conejo fue estimada mediante el método de limpieza (FERNÁNDEZ-DE-SIMÓN *et al.* 2011) descrito previamente.

Para cada individuo de las especies seleccionadas se midieron altura máxima y dos diámetros perpendiculares entre sí. Se distinguieron 4 clases de edad según tamaño y vitalidad de los individuos: juveniles, maduros, senescentes y

murtos (CUBAS *et al.*, 2018). Se utilizó Kruskal-Wallis para testar diferencias significativas entre clases de edad (con la excepción de los muertos) dentro y fuera de las parcelas, considerando los tres tratamientos. La relación entre conejos/ha y abundancia de regeneración medida por los juveniles de cada especie, y la de variables abióticas (temperatura media anual, precipitación media anual y elevación) se exploraron con modelos de regresión lineal, utilizando transformaciones estándar para encontrar el mejor ajuste.

Además, se analizó el efecto del conejo en la composición de nutrientes del suelo (nitrógeno total, materia orgánica, nitratos y potasio) y pH (ver CUBAS *et al.* 2018) en una localidad con alta densidad de conejo (7,9 conejos/ha en 2015). Se recolectaron 80 muestras de suelo a 5 cm de profundidad distribuidas en 3 tratamientos: a) bajo letrinas, con distancia mínima a la vegetación más cercana de 10 m., b) sin letrinas (con distancia mínima de 10 m a la letrina más cercana) y c) en el interior de un vallado de exclusión (6 años de antigüedad). Se utilizaron los métodos oficiales de análisis (M.A.P.A. 1994) para los análisis.

Finalmente, se analizó la tasa de crecimiento de las dos especies mediante siembra en 80 muestras de suelo recolectado utilizando los tres tratamientos previos, para estudiar la relación entre el crecimiento y posibles diferencias de nutrientes atribuibles al conejo. En invernadero, se sembra-



**Figura 2.** a) Mapa de Canarias mostrando ubicación del Parque Nacional del Teide en Tenerife. b) Ubicación de localidades para el estudio de vegetación y el experimento de exclusión.

**Figure 2.** a) Map of the Canary Islands showing the location of Teide National Park within Tenerife. b) Location of the vegetation study and the exclusion experiment plots.

ron 4.000 semillas (2.000/especie) de *P. lasiospermus* y *S. supranubius*. Para cada planta germinada se midieron longitud de raíz y tallo 50 días después de su germinación. Se obtuvieron para *S. supranubius*: 394 individuos en suelo con letrinas, 484 sin letrinas y 116 en exclusión y para *P. lasiospermus*: 247 individuos en suelo con letrinas, 408 sin letrinas y 99 en exclusión. Se aplicó Kruskal-Wallis para analizar las diferencias significativas entre tratamientos respecto a las dos especies estudiadas.

### 5- ¿Con qué velocidad se puede transformar en vulnerable una especie abundante en una isla oceánica por efecto del conejo europeo?

Se utilizó la población de *Spartocytisus supranubius* (P.N. Teide) para responder a esta pregunta, por su dominancia y alta palatabilidad. Esta especie incrementó su población después de la creación del Parque hasta principios de los años 80, fecha en que comenzó el retroceso (KYNCL et al. 2006) debido principalmente a la acción del conejo europeo (CUBAS et al. 2018), que ha incrementado su abundancia en el ecosistema alpino debido al cambio climático (BELLO-RODRÍGUEZ et al. 2020). Para analizar la regresión de *S. supranubius* se seleccionaron aleatoriamente

te puntos para delimitar 50 parcelas de 100x100 m (Fig. 3). Cada parcela fue analizada mediante fotografías aéreas ortorrectificadas (años: 1964, 1987, 2007, 2014 y 2018) (<https://www.idecana-ri.es>). Las imágenes, previamente ajustadas a escala de 1:500, convertidas a jpg de 750 píxeles y calibradas, se analizaron mediante Photoquad v.1.4 (TRYGONIS & SINI, 2012).

La calibración proporciona un factor de conversión de píxel que permite escalar la imagen a unidades métricas y estimar el área real (TRYGONIS & SINI, 2012). Las imágenes se segmentaron secuencialmente en la escala más alta que proporciona el software (TRYGONIS & SINI, 2012). La segmentación divide cada imagen en múltiples conjuntos de píxeles que comparten características comunes como color o intensidad, combinando segmentos de forma interactiva que proporcionan el nivel de detalle necesario para definir con precisión y clasificar manualmente una región de interés (ROI) específica (TRYGONIS & SINI, 2012). Cada ROI se asoció posteriormente con las variables diferenciadas.

Se distinguieron tres categorías: a) área ocupada por *S. supranubius* vivo, b) otra vegetación (incluyendo cualquier planta viva o muerta) y c) suelo desnudo, obteniendo estimaciones por unidad

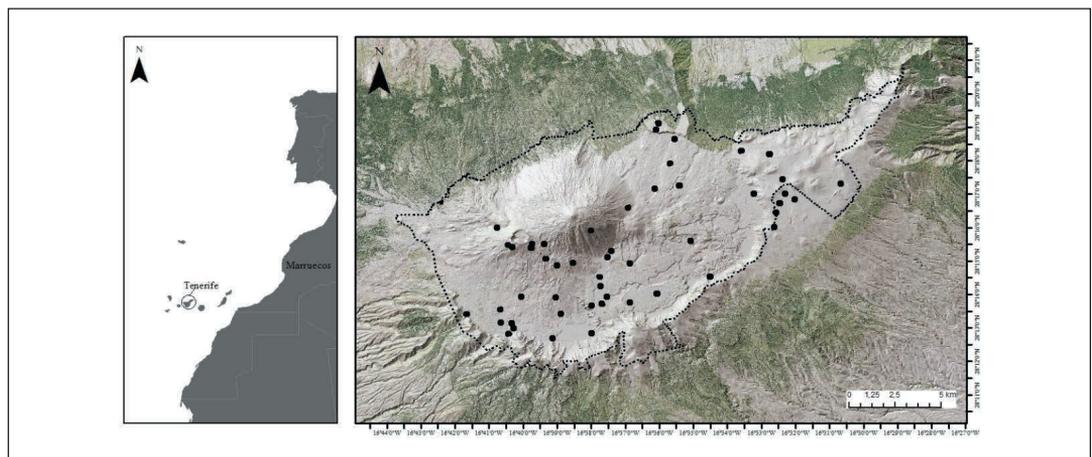


Figura 3. Mapa de distribución de las localidades en el P.N. del Teide para el estudio de retroceso de la población de *Spartocytisus supranubius*.

Figure 3. Distribution of sample sites in Teide National Park for the study of the population decline of *Spartocytisus supranubius*.

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas

de área. Finalmente, se utilizaron los resultados de cobertura de *S. supranubius*/parcela y año para interpolar un mapa utilizando el software Esri Arcmap 10.1, mediante un conjunto de *kriging* ordinario con un modelo digital de las alturas a una resolución de 25 m.

Se aplicó ANOVA y Test de Kruskal-Wallis para las comparaciones entre años y correlaciones de Spearman ( $\rho$ ) para analizar las relaciones con la altitud y 36 variables climáticas obtenidas a partir de SANTANA & MARTÍN (2013). La densidad de conejo en cada parcela se obtuvo mediante regresiones y proyecciones de los mapas (resolución de 50 x 50 m) (BELLO-RODRÍGUEZ *et al.* 2020). Se utilizaron correlaciones de Pearson y modelos de regresión lineal múltiple para analizar relaciones entre pérdida de área de *S. supranubius* y las variables mencionadas.

## 6- Los vallados de exclusión como herramienta para conocer las posibilidades actuales de las comunidades vegetales en ausencia de herbívoros invasores.

Se analizaron 28 parcelas de exclusión con siembra en los cuatro parques, con variaciones dependientes de las características de la experiencia.

En el P.N. de la Caldera de Taburiente se aprovechó la instalación en 2010 de parcelas de exclusión y control a lo largo de un gradiente altitudinal (712-1090m) en pinar (Risco Liso), para analizar efectos a largo plazo en *Convolvulus fruticosus*, *Cheirolophus arboreus*, *Echium webbii*, *Bencomia caudata*, *Helianthemum cirae* y *Crambe microcarpa*, especies sin resultados significativos en la primera experiencia realizada (GARZÓN-MACHADO *et al.* 2010). Germinaron también especies procedentes del banco de semillas (*Carlina falcata*, *Chamaecytisus proliferus*, *Lotus campylocladus*, *Morella faya*, *Bethencourtia palmensis*, *Sonchus hierrensis*), representando sólo un 1% del total. En cada localidad (de un total de 10) se instalaron 4 parcelas adyacentes (5 x 10 m): control (sin exclusión), exclusión de conejo, exclusión de arruí (*Ammotragus lervia*) y conejo, y exclusión total (incluyendo ratas y ratones).

En el P.N. del Teide se seleccionaron 11 especies (*Adenocarpus viscosus*, *Argyranthemum tenerifae*,

*Arrhenatherum calderae*, *Descurainia bourgeauana*, *Erysimum scoparium*, *Nepeta teydea*, *Plantago webbii*, *Pterocephalus lasiospermus*, *Scrophularia glabrata*, *Spartocytisus supanubius* y *Tolpis webbii*) para las que suponíamos impactos por conejo diferentes. Se sembraron 1.318.981 semillas en 10x10 m centrales de 5 parcelas de 20x20m y sus respectivos controles (10x10 m) (sin vallado), instaladas para este objetivo en 5 localidades. Sólo en una localidad se sembraron especies con alguna categoría de amenaza *Bencomia exstipulata*, *Echium auberianum*, *Helianthemum juliae*, *Silene nocteolens*, *Rhaponticum canariense* y *Viola cheiranthifolia*.

En el P.N. de Garajonay se sembraron 2.230.000 semillas de 36 especies (incluyendo amenazadas) (Tabla 2) en pares de parcelas (exclusión y control) de 5 x 5 m distribuidas en 11 localidades. Se realizó una distribución heterogénea de las especies en las localidades, dependiendo de las variaciones en las condiciones ambientales.

En el P.N. de Timanfaya, se instalaron 2 parcelas de exclusión (5 x 5 m) y dos controles en zonas de sustrato antiguo, donde se sembraron sólo 8.600 semillas (debido a la baja disponibilidad durante el periodo de estudio) de las especies *Forsskaolea angustifolia*, *Aeonium lancerottense*, *Atractylis arbuscula*, *Limonium papillatum*, y *Wahlenbergia lobelioides*.

En todos los parques las siembras se realizaron según metodología de GARZÓN-MACHADO *et al.* (2010), y el seguimiento consistió en el recuento periódico cada dos meses.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación, se resumen los principales resultados haciendo referencia a los artículos ya publicados para que se pueda completar la información.

### 1- ¿Puede el tipo de hábitat predecir la abundancia de conejo?

El método circular resultó el más eficaz para estimar densidad de conejo en grandes superficies con hábitats diferentes. Se correlaciona además con el de limpieza, difícilmente aplicable a gran

Especies	
<i>Aeonium arboreum</i>	<i>Digitalis canariensis</i>
<i>Aeonium castello-paivae</i>	<i>Limonium redivivum</i> (*)
<i>Aeonium gomerense</i> (*)	<i>Luzula canariensis</i> (*)
<i>Argyranthemum callichrysum ssp. gomerensis</i> (*)	<i>Pericallis hansenii</i> (*)
<i>Argyranthemum callichrysum ssp. callichrysum</i> (*)	<i>Pericallis steetzii</i>
<i>Asparagus fallax</i> (*)	<i>Phyllis nobla</i>
<i>Bystropogon canariensis</i>	<i>Ranunculus cortusifolius</i>
<i>Carex perraudieriana</i> (*)	<i>Scrophularia smithii</i>
<i>Cedronella canariensis</i>	<i>Sideritis latsyi</i>
<i>Cistus chinamadensis</i> (*)	<i>Sonchus hierrensis</i>
<i>Convolvulus volubilis</i> (*)	<i>Dioscorea communis</i>
<i>Daucus elegans</i> (*)	<i>Athamanta cervariifolia</i>
<i>Echium acanthocarpum</i> (*)	<i>Tolpis proustii</i>
<i>Geranium reuteri</i>	<i>Apollonias barbujana</i>
<i>Gesnouinia arborea</i> (*)	<i>Laurus novocanariensis</i>
<i>Globularia salicina</i>	<i>Morella faya</i>
<i>Gonospermum gomeræ</i> (*)	<i>Picconia excelsa</i>
<i>Aeonium diplocyclum</i>	<i>Rhamnus glandulosa</i> (*)

**Tabla 2.** Relación de especies sembradas en los vallados de exclusión del P.N. de Garajonay. (\*) Especies con alguna categoría de amenaza (en peligro, amenazada o vulnerable), según Bañares *et al.* (2010). (T) Especies arbóreas

**Table 2.** List of species sown in the exclusion fences of Garajonay National Park. (\*) Species with some threat category (endangered, threatened or vulnerable), according to Bañares *et al.* (2010). (T) Tree species.

escala, y el método Cooke (COOKE *et al.* 2008) más sencillo, pero menos preciso.

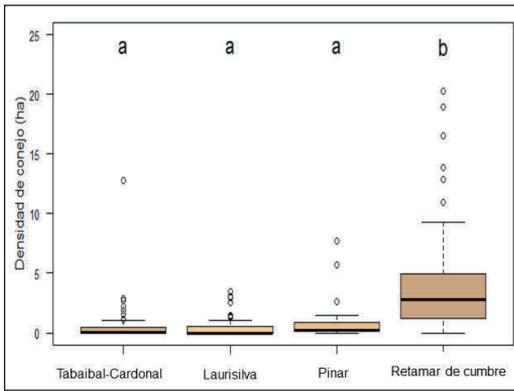
La densidad obtenida en los cuatro parques osciló entre 0,5 y 4 conejos/hectárea, con incrementos en áreas concretas (Fig. 4). La riqueza florística osciló entre  $6,71 \pm 6,35$  especies/transecto en Timanfaya (con 17% de especies endémicas del total de 57) hasta  $14,19 \pm 5,73$  en Garajonay (48,5% de endémicas del total de 138). En los pinares (Caldera de Taburiente) se obtuvieron valores de  $9,21 \pm 5,32$  (37,5% endémicas del total de 72), y en retamar de cumbre (Teide y Caldera de Taburiente) valores de  $5,83 \pm 4,07$  especies/transecto (80% de especies endémicas del total de 52).

La densidad de conejo no depende del tipo de hábitat (Fig. 4), y es significativamente superior en el retamar de cumbre, con mayor abundancia de endemismos y vegetación arbustiva. El modelo más ajustado (Tabla 3), incluyendo todos los hábitats, está negativamente correlacionado

con temperatura media anual, cobertura de roca, pendiente y cobertura arbórea, variables importantes en ecosistemas mediterráneos de procedencia del conejo (VILLAFUERTE & DELIBES-MATEOS 2008). El conejo prefiere ecosistemas abiertos, de escasa pendiente (VILLAFUERTE & MORENO 1997), evitando bosques húmedos (GÓMEZ-SAL *et al.* 1999). Las características del suelo, importantes en otras áreas (DELIBES-MATEOS *et al.* 2009), no fueron consideradas, ya que aquí las madrigueras son escasas, probablemente por la abundancia de refugios de roca y vegetación arbustiva.

La influencia de las variables cambia dependiendo del tipo de hábitat. Mientras que en El Teide la temperatura, positivamente correlacionada con la densidad de conejo, constituye el factor limitante, en Timanfaya, con escasa productividad, el factor limitante es la riqueza de especies vegetales. En el pinar, dada la escasa producti-

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas



**Figura 4.** Densidad de conejos en cada tipo de hábitat (siguiendo a MUTZE et al. 2014) durante el verano de 2017. Tabaibal-cardonal (Timanfaya), Laurisilva y Fayal-Brezal (Garajonay), pinar (Caldera de Taburiente) y retamar de cumbre (Teide). Las letras minúsculas indican grupos significativos ( $p < 0,05$ ) usando el test de Dunn.

**Figure 4.** Density of rabbits at each habitat type (following MUTZE et al. 2014) during summer 2017. Coastal scrub (Timanfaya), laurel forest and Morella-Myrica woodlands (Garajonay), pine forest (Caldera de Taburiente) and summit shrubland (Teide). Lowercase letters indicate significant groups ( $p < 0.05$ ) according to Dunn test.

vidad actual del sotobosque, la precipitación es la variable que mejor explica el incremento de vegetación arbustiva, indicador de presencia de especies endémicas en este ecosistema. En Garajonay, la temperatura está positivamente correlacionada con la densidad de conejo, lo que indica

que las mayores densidades se dan en zonas limítrofes del Parque situadas a menor altitud o bien en cotas altas, pero en orientación sur, que ofrecen temperaturas superiores.

Los modelos de abundancia de conejo (Fig. 5) muestran gráficamente la influencia de estas variables. En Caldera de Taburiente, las mayores densidades se encuentran principalmente a cotas elevadas, mientras que en El Teide, con mayor altitud media, están en cotas inferiores, En Garajonay las áreas más degradadas orientadas al sur tienen mayor abundancia de conejo y en Timanfaya la abundancia está ligada a las zonas antiguas (islotas) más productivas y pistas o carreteras.

A pesar del interés que revierte que los factores limitantes para el conejo sean diferentes dependiendo del ecosistema, ya que esto implica diferencias de gestión, solo una baja proporción de la varianza se explica por estas variables. Esto se debe a la importancia en ecosistemas abiertos de la abundancia de especies endémicas, factor clave que abordamos en el siguiente apartado.

## 2- ¿Las plantas endémicas son más palatables para el conejo europeo que las no endémicas?

El análisis de daños en la vegetación por ramoneo de conejo realizado en los parques nos demuestra que las especies endémicas son más vulnerables al

	Interc.	TEMP	PREC	ROCA	PEND	ARBOL	ARB	HERB	RICH	R <sup>2</sup>
Todos los hábitats	4.84***	-0.17***	-	-0.02**	-0.08**	-0.03***	-	-	-	0.28***
Tabaibal- Cardonal	0.68*	-	-	-	-	-	-	-	0.84**	0.17**
Laurisilva	0.53***	-0.34*	-	-	-0.16	-0.43	-0.20	-	0.18	0.38***
Pinar	1.04**	-	0.89*	-	-	-	0.66	-	-	0.19*
Retamar de cumbre	4.01***	1.94**	-0.77	-	-	-	-	0.43	-1.21	0.09*

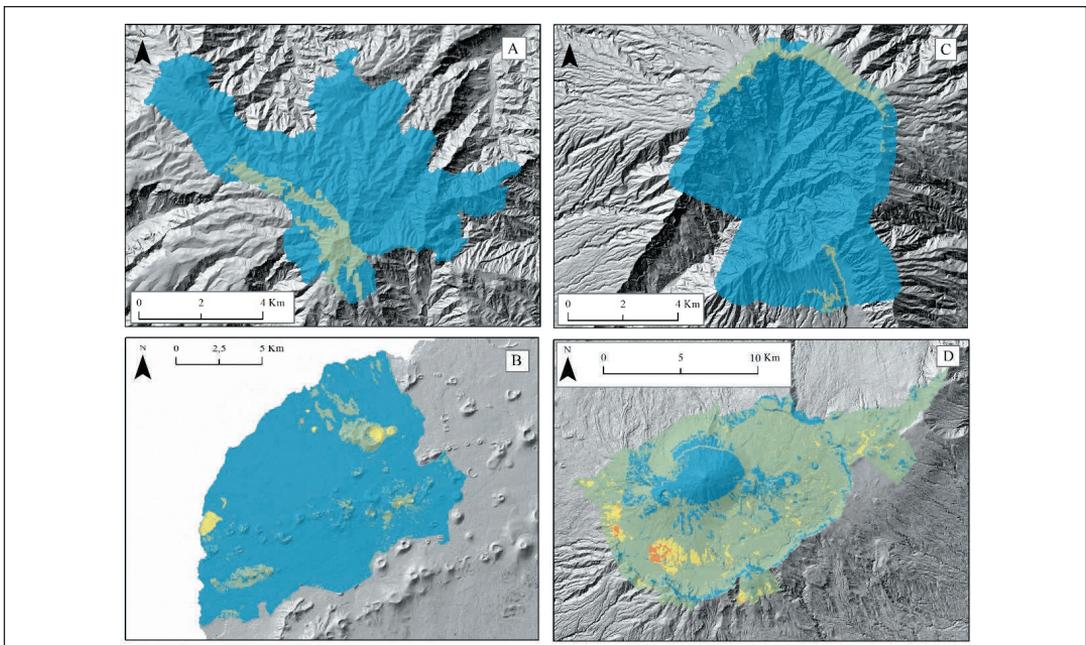
**Tabla 3.** Modelos de regresión de mínimos cuadrados realizados con todas las posibles combinaciones de variables explicativas. Se muestra el mejor modelo general con  $\Delta AICc$ , coeficientes beta y R<sup>2</sup> para cada hábitat. TEMP: temperatura media anual; PREC: precipitación media anual; ROCA (%), PEND (pendiente), ÁRBOL (cobertura del dosel); ARB (Cobertura arbustiva), HERB (Cobertura herbácea) y RICH (Riqueza de especies). Los modelos finales se muestran con coeficientes estandarizados (beta) y R<sup>2</sup> ajustado y valor p. Los coeficientes (beta) estandarizados promediados en todas las medidas se dan para evaluar la relación general de las variables predictoras con el conjunto de datos de densidad de conejo. \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

**Table 3.** Least-square regression models including all explanatory variables with all possible explanatory variable combinations. It shows the best general model with  $\Delta AICc$ , beta coefficients and R<sup>2</sup> for each habitat. TEMP (mean annual temperature); PREC (mean annual precipitation), ROCK (Rock cover) SLOPE (slope), TREE (Canopy cover), SCRUB (Scrub cover); HERB; (Herbaceous cover) and RICH: Species richness. Final models are shown with standardized (beta) coefficients, as well as adjusted R<sup>2</sup> and p-value. The averaged standardized (beta) coefficients across all measures are given to assess the overall relation of the predictor variables to the rabbit density data set. \*p < 0.05; \*\*p < 0.01; \*\*\*p < 0.001.

impacto por conejo que las no endémicas (Fig. 6). El volumen de daños es inferior en Garajonay, lo que indica que los bosques de laurisilva, al menos en las áreas mejor conservadas, podrían mantener las comunidades vegetales más fieles a su composición original respecto a este herbívoro invasor. Para Timanfaya se obtuvo una frecuencia media de daños del 50% en su flora endémica, esto representa un grave problema, ya que es un parque muy ruderalizado, con pocas especies endémicas (>60% especies ruderales). La frecuencia de daños tiende a incrementarse en los pinares de Taburiente, especialmente a mayor altitud, y en el ecosistema alpino, donde existe mayor proporción de endemismos (ver objetivo 1).

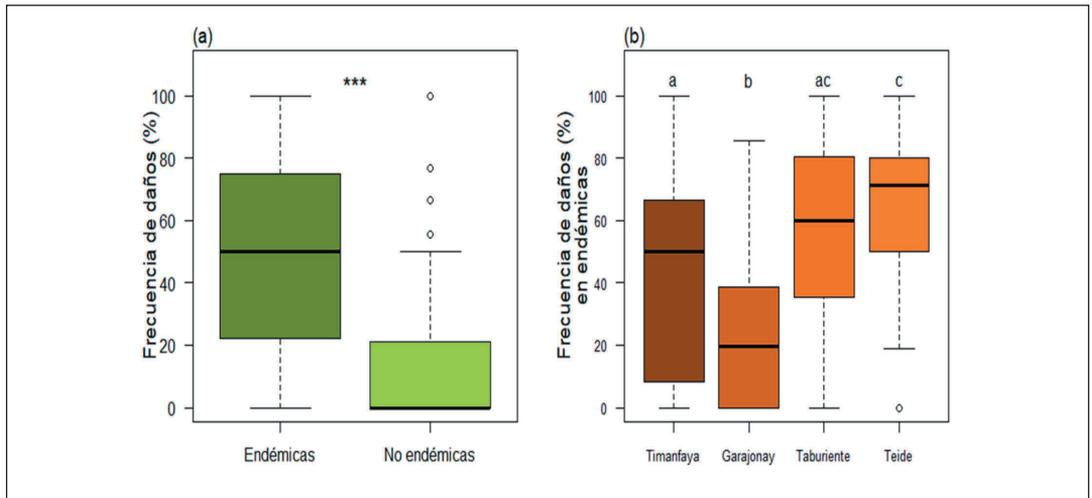
Los modelos de ecuación estructural (SEM) (Fig. 7) nos muestran que no hay reglas generales que expliquen el impacto del conejo, cada ecosistema tiene su propio modelo, dependiente de los factores limitantes y de la composición de la flora. Es interesante resaltar que la densidad de conejo es

un pobre indicador de los daños, especialmente para la flora endémica. Sólo en Garajonay encontramos relación directa entre frecuencia de daños y densidad de conejo. La correlación positiva entre porcentaje de especies ruderales y densidad de conejo explica este resultado. El conejo utiliza los bosques degradados para mantenerse en este Parque climáticamente desfavorable, donde no causa daños en los bosques mejor conservados. En los otros parques no existe relación directa entre densidad de conejo y daños por ramoneo, ya que la frecuencia de daños depende de la riqueza en endemismos. Esto podría representar un problema de saturación de daños (BELL *et al.* 1998) debido a una alta proporción de flora endémica afectada. A bajas densidades (<1 conejo/ha) ya se pueden producir notables daños dependiendo de las especies y del estado de las poblaciones. En Timanfaya existe también correlación entre densidad de conejo y daños para toda la flora, lo que se explica por la escasa productividad en lavas recientes, con islotes de existencia previa a la



**Figura 5.** Modelos de densidad de conejo en los Parques Nacionales: (A) Garajonay, (B) Timanfaya, (C) Caldera de Taburiente y (D) Teide.

**Figure 5:** Rabbit density models in the National Parks: (A) Garajonay, (B) Timanfaya, (C) Caldera de Taburiente and (D) Teide.



**Figura 6.** Daños por conejo. a) Especies endémicas (n=149) y no endémicas (n=158) ( $p < p < 0,0001$ ). B) Frecuencia de daños en especies endémicas en cada Parque Nacional. [Timanfaya (n=11), Garajonay (n=68), Taburiente (n=38) y Teide (n=32)]. ( $p < p < 0,05$ )

**Figure 6.** Browsing damage caused by rabbits. a) Endemic species (n = 149) and non-endemic species (n = 158) ( $p < 0.0001$ ). B) Frequency of browsing damage to endemic species at each National Park. [Timanfaya (n = 11), Garajonay (n = 68), Taburiente (n = 38) and Teide (n = 32)]. ( $p < 0.05$ )

erupción de 1730-36 cuya vegetación se encuentra profundamente degradada y soportando densidades de  $2,73 \pm 3,47$  conejos/ha (ver objetivo 1). Es interesante también resaltar que la función de la pendiente como refugio de la flora se pierde en los ecosistemas con menor productividad (Fig. 7).

El estudio de daños por conejo realizado en 11 hábitats en la isla de Tenerife confirma la vulnerabilidad de la flora endémica respecto a la no endémica y no nativa (ver CUBAS *et al.* 2019). El nivel de daños se incrementa con la presencia de endemismos, confirmando la fragilidad de una flora que ha evolucionado en ausencia de este herbívoro (Fig. 8). La menor frecuencia de daños se obtuvo para especies no nativas, lo que incrementa el riesgo de extinción de las endémicas (CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.* 2010). Las pérdidas de cobertura vegetal ocasionadas por herbivoría proporcionan espacios suficientemente degradados como para propiciar la instalación de especies ruderales e invasoras (GONZÁLEZ-MANCEBO *et al.* 2019), al mismo tiempo que se empobrece el banco de semillas de flora endémica (BUENO *et al.* 2011). Finalmente, los endemismos insulares son más vulnerables que los canarios y éstos a su vez más que los macaronésicos

(Fig. 8), por lo que este herbívoro invasor contribuye también a una pérdida de la singularidad de las floras insulares. Este estudio confirma que el volumen de daños depende más de la riqueza y composición de flora endémica que de la densidad de conejo (Fig. 9).

En ecosistemas muy empobrecidos, como el pinar, el conejo puede ocasionar un gran volumen de daños, incluso a bajas densidades. Al mismo tiempo tenemos áreas con alta densidad de conejo y bajo índice de daños, como las áreas degradadas. La riqueza en endemismos y su palatabilidad explican el elevado volumen de daños en el ecosistema alpino (Fig. 9). A cotas bajas las especies dominantes de las comunidades son menos palatables que en alta montaña (GONZÁLEZ-MANCEBO *et al.* 2019), donde la colonización por conejo es más reciente (ver objetivo 3). A cotas inferiores, debido a la presencia de muchas especies ruderales, los índices de endemidad son más bajos, lo que reduce el volumen total de daños. Los análisis SEM realizados para Tenerife (no se muestran, ver CUBAS *et al.* 2019) demuestran que el porcentaje de endemismos está positivamente correlacionado con los daños en las tres categorías (endemismos insulares, ca-

narios y macaronésicos), con la excepción de los bosques de laurisilva, que nuevamente constituyen el ecosistema con menor frecuencia de daños, contrastando significativamente con los de Fayal-Brezal (Fig. 9).

### 3- Efectos del incremento de temperatura en la distribución del conejo europeo en Tenerife.

La abundancia de conejos osciló entre 0 y 16,1 individuos/ha durante la campaña de campo realizada en 2017 en la isla de Tenerife. El valor medio fue de  $2,2 \pm 2,3$  individuos/ha, lo que sugiere una alta variabilidad espacial en la abundancia de la especie (ver BELLO-RODRÍGUEZ *et al.* 2020). Las variables utilizadas revelaron una influencia significativa y positiva de la temperatura, especialmente la máxima ( $R^2$  de Spearman = 0,345;  $p < 0,001$ ) y negativa de la precipitación ( $R^2 = -0,370$ ;  $p < 0,001$ ), la elevación, pendiente y distancia a las carreteras principales (valores  $R^2 = -0,156$ ;  $-0,283$  y  $-0,170$  respectivamente,  $p < 0,05$ ). También detectamos diferencias significativas entre zonas abiertas y arbustivas ( $3,0 \pm 2,9$  individuos/ha) y ecosistemas forestales ( $0,9 \pm 1,0$  individuos/ha), estos últimos nuevamente con los valores más bajos ( $0,3 \pm 0,6$  y  $1,0 \pm 1,1$  individuo/ha en laurisilva y pinar, respectivamente). El matorral de *Euphorbia*, el ecosistema alpino y las áreas perturbadas mostraron valores medios más altos ( $2,9 \pm 2,1$ ;  $2,8 \pm 3,1$  y  $3,6 \pm 3,3$  individuos/ha, respectivamente). Se encontraron tendencias similares en el análisis independiente del ecosistema alpino, con un papel significativo de la elevación, pendiente, distancia a los caminos ( $R^2 = -0,245$ ;  $-0,336$  y  $-0,314$  respectivamente,  $p < 0,05$ ) y todas las variables relacionadas con la temperatura ( $R^2$  entre 0,2 y 0,3;  $p < 0,05$ ). El tipo de vegetación mostró diferencias entre áreas de matorral de *Spartocytisus supranubius*, con mayor abundancia, y áreas de vegetación escasa (valores promedio de  $5,9 \pm 5,6$  individuos/ha vs.  $1,4 \pm 1,3$  individuos/ha, respectivamente).

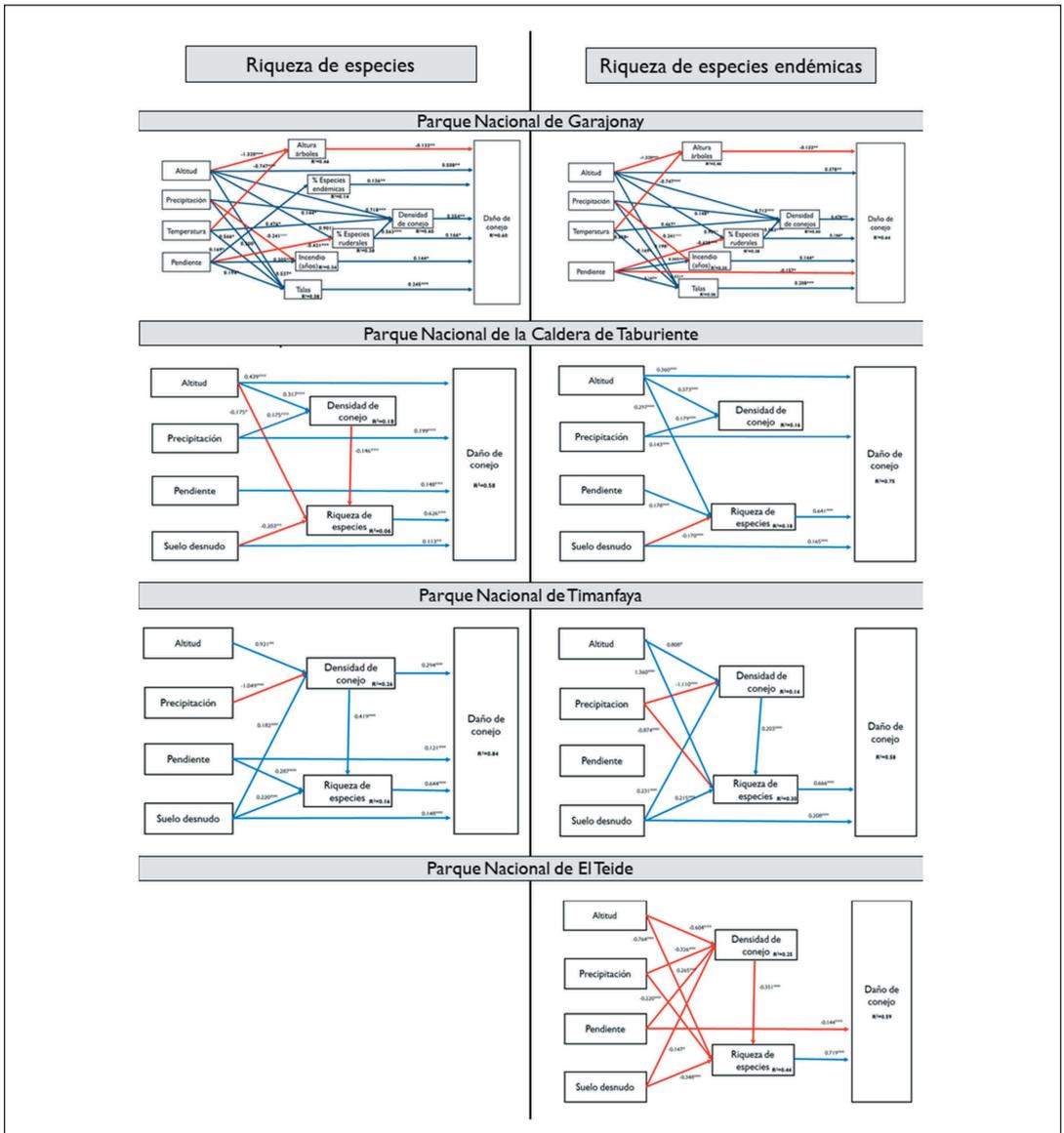
Así, tanto el modelo insular (no se muestra, ver BELLO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2020) como el exclusivo del ecosistema alpino (Fig. 10), indican ventajas para esta especie invasora en el futuro, principalmente debido al calentamiento global, lo cual incrementará asimismo los efectos sobre la flora endémica de Tenerife. Esto es particular-

mente preocupante en el P.N. del Teide, situado en el sector de la isla con mayor incremento de temperatura (MARTÍN *et al.* 2012). Además, en este ecosistema, a partir del escenario del pasado (Fig. 10), se deduce que el conejo ha incrementado recientemente su abundancia por encima del nivel del bosque. Así, aunque se ha citado conejo en algunas zonas de alta montaña desde 1724 (HUMBOLT, 1995), la invasión efectiva de este ecosistema es reciente, ya que aquí, a diferencia de otros ecosistemas de la isla, los conejos siguen incrementando su rango altitudinal. Esto convierte al ecosistema alpino de Tenerife en un área única para analizar el impacto del conejo como ingeniero de paisaje (ver objetivo siguiente), ya que aquí, a diferencia de otros ecosistemas, aún siguen existiendo especies dominantes (*S. supranubius*) altamente palatables (GONZÁLEZ-MANCEBO *et al.* 2019).

### 4- El papel del conejo europeo como ingeniero de paisaje en la alta montaña de Tenerife.

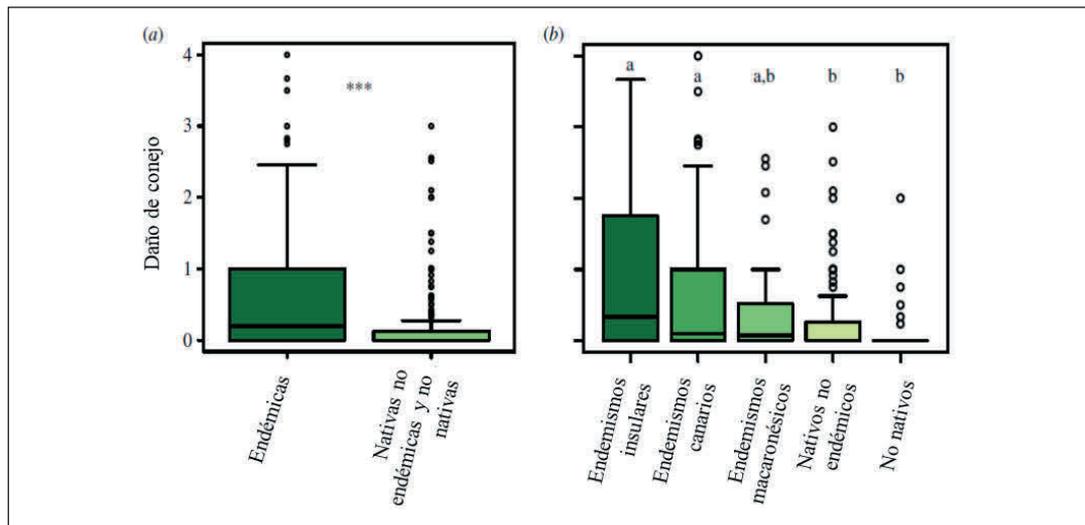
Los resultados obtenidos demuestran que el conejo impacta de forma contrastada en las dos especies seleccionadas (ver CUBAS *et al.* 2018). Mientras que *Spartocytisus supranubius* tiene una tasa de supervivencia de juveniles prácticamente nula (2%), *Pteroccephalus lasiospermus* no muestra diferencias significativas en ninguna clase diferenciada (Fig. 11). Las diferencias en la palatabilidad de ambas especies explican este contraste, e indican que el conejo es el principal responsable de la modificación actual del ecosistema alpino. La población de *P. lasiospermus* está bien estructurada (54% de juveniles, 32% maduros, 8% senescentes 6% muertos) con un claro patrón de rejuvenecimiento; mientras que *S. supranubius* experimenta una clara regresión debida al impacto del conejo ( $R^2 = 0,24$ ;  $p > 0,001$ ). Estos resultados confirman el carácter reciente de la invasión efectiva del conejo en este ecosistema, ya que, con pocas excepciones, las fabáceas constituyen una familia altamente palatable (DELIBES-MATEOS *et al.* 2008) y *S. supranubius* es la especie más palatable para el conejo en la alta montaña de Tenerife (CUBAS *et al.* 2017). El conejo está modificando la composición de especies de manera que las menos palatables (*P. lasiospermus*) se vuelven dominantes. Esta especie ha experimentado

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas



**Figura 7.** Resultados del modelo de ecuación estructural (SEM) para diferentes niveles de endemismo que explica el daño por ramoneo de conejo en los cuatro parques nacionales canarios con todas las especies (izquierda) y sólo con las endémicas (derecha). Las flechas azules indican relaciones positivas, las flechas rojas, negativas. Los valores junto a las flechas son estimaciones de modelos estandarizados que indican la fuerza de la relación, reflejada también en el ancho proporcional de las flechas. Solo se muestran valores  $> 0,2$  o  $< -0,2$  para aumentar la legibilidad de los SEM. Los valores R<sup>2</sup> indican el poder explicativo combinado de todas las variables dependientes que apuntan a la variable respectiva.

**Figure 7:** Results of the structural equation model (SEM) for different levels of endemism explaining rabbit browsing damage. SEMs were constructed for all National Parks with all species (left) and only endemic species (right). Blue arrows indicate positive relationships while red arrows negative. Values next to the arrows are standardized model estimates indicating the strength of the relationship. Only values greater than  $> 0.2$  or  $< -0.2$  are shown to increase readability of SEMs. R<sup>2</sup> values indicate the combined explanatory power of all dependent variables pointing at the respective variable.



**Figura 8.** Daños por conejo. a) Especies endémicas (n = 150) y no endémicas (n = 169). B) Con distinción de endemismos insulares (n=27), canarios (n=98) y macaronésicos (n=27), especies no endémicas nativas (n=44) y no nativas y ruderales (n=123). Los asteriscos indican el nivel de significancia (\*\*\*) $p < 0,001$  en a). En b) las letras minúsculas indican los grupos significativos ( $p < 0,05$ ). Publicado en CUBAS et al (2019).

Figure 8. Rabbit browsing damage. (a) Endemic species (n=150) and non-endemic native and non-native species (n=169). With distinction of single island endemic (n = 27), canary endemic (n = 98) and Macaronesian endemic (n = 27), native non-endemic species (n = 44) and non-native and ruderal species (n = 123). The asterisks indicate the level of significance (\*\*\*)  $p < 0.001$  in a). b) lower-case letters indicate the significant groups ( $p < 0.05$ ). Published in CUBAS et al (2019).

un incremento notable en las últimas décadas (IBARROLA-ULZURRUN *et al.* 2019), debido a su escasa palatabilidad para el conejo y al incremento de la temperatura (PERERA-CASTRO *et al.* 2017). La creación del Parque en 1954 representó, durante aproximadamente tres décadas, la recuperación de *S. supranubius*, especie clave en el ecosistema, que fue intensivamente explotada en el pasado (RODRÍGUEZ-DELGADO & ELENA-ROSELLÓ, 2006), Pero el incremento de conejo en altitud debido al cambio climático en unas pocas décadas está consiguiendo revertir el proceso.

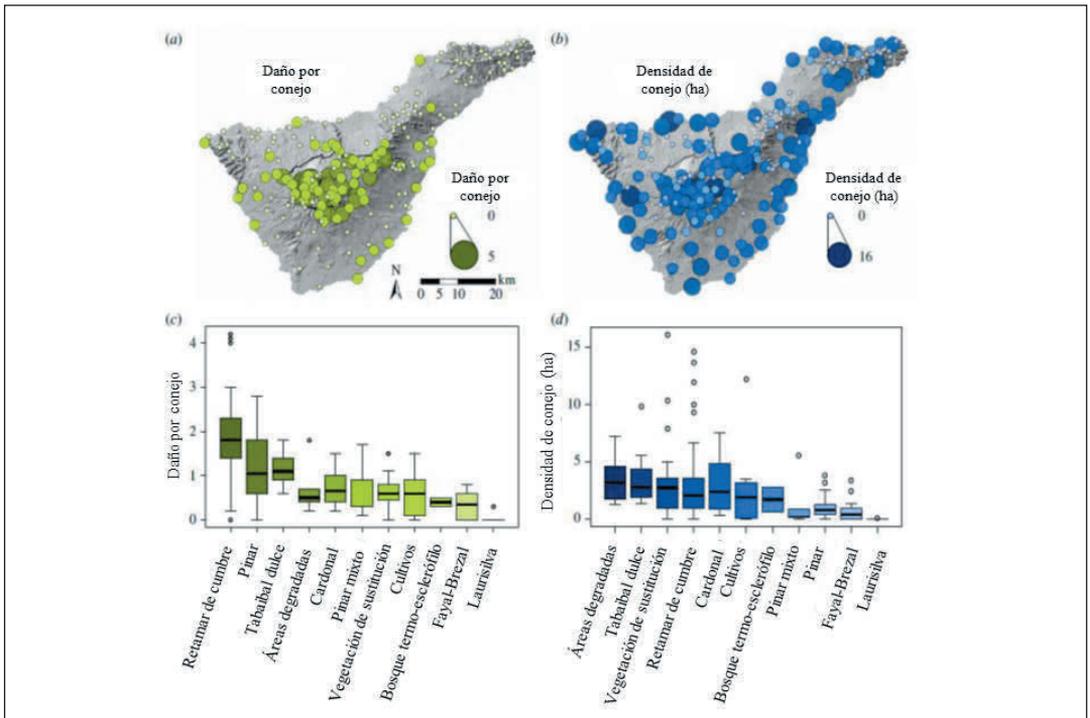
El conejo es responsable también de efectos negativos en los suelos (Fig. 12,). Nuestros resultados revelan diferencias notables en el pH, nitrógeno del suelo, nitratos, potasio y materia orgánica en las parcelas de exclusión en comparación con los suelos recolectados bajo letrinas y sin letrinas fuera de la exclusión. El análisis de crecimiento de plántulas (Fig. 13) sugiere que los cambios producidos por el conejo en el suelo no son responsables de la estructura poblacional di-

ferencial de estas dos especies. El crecimiento del tallo de ambas especies respondió positivamente a la presencia de letrinas, lo que sugiere que la diferencia en la palatabilidad parece ser el factor más importante que determina la diferencia en la estructura poblacional de ambas especies. Sin embargo, las letrinas representan una fuente adicional de nitratos que beneficia la expansión de *Pteroccephalus* independientemente de *Spartocytisus*, ya que es una especie con apetencias nitrófilas (KÖHLER *et al.* 2006).

**5- ¿Con qué velocidad se puede transformar en vulnerable una especie abundante en una isla oceánica por efecto del conejo europeo?**

Los resultados obtenidos con la segmentación de imágenes muestran que la población de *S. supranubius* está decreciendo rápidamente en el P.N. del Teide. En los últimos 30 años la cobertura se ha reducido un 32,67%, lo que permite clasificar a *S. supranubius* como vulnerable (criterio VU A2 b,e UICN, 2020) (Fig. 14). La esperanza de vida estimada para esta especie es de 50-60 años

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas



**Figura 9.** Distribución espacial de los daños producidos por conejo (a) y la densidad de conejo (b) en la isla entera de Tenerife (n = 215) y por ecosistemas (c y d). Los tamaños de los círculos son proporcionales a los valores, que también aumentan de claro a oscuro. Publicado en CUBAS et al (2019).

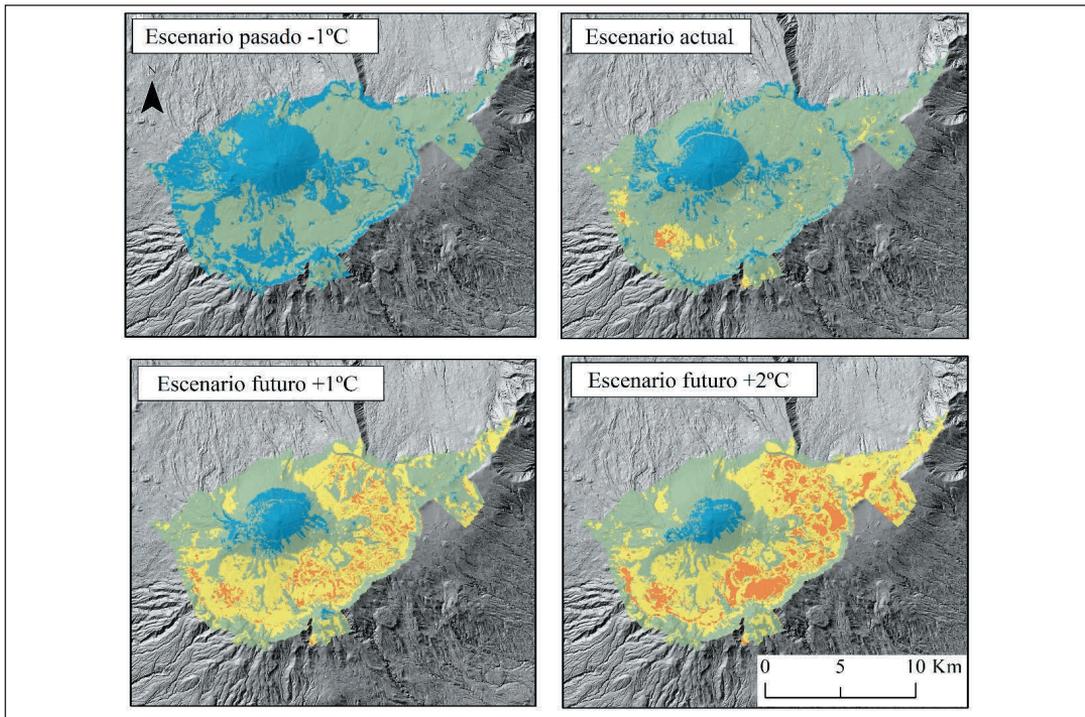
**Figure 9.** Spatial distribution of rabbit browsing damage (a) and rabbit density (b) in the entire Tenerife island (n = 215) and by ecosystem (c and d). Circle sizes are proportional to the values, which also increase from light to dark. Published in CUBAS et al (2019).

(GOUGH, 2010), por lo que en las condiciones actuales podría incluso pasar a estar en peligro. *Spartocytisus supranubius* también es endémica de La Palma, isla con área de matorral de cubre de 1.512 ha y altitud inferior (DEL ARCO et al. 2010), donde la especie está más restringida que en Tenerife, con la mayoría de los individuos protegidos con vallas de exclusión. Así, la categoría de Vulnerable puede considerarse a nivel de especie.

La reducción del área ocupada por *S. supranubius* ha ido significativamente aparejada al incremento significativo de otra vegetación, que incluye preferentemente individuos de *P. lasiospermus* (CUBAS et al., 2018). La alta tasa de expansión de *P. lasiospermus* explica por qué el suelo desnudo se ha mantenido prácticamente estable durante la última fase del periodo analizado.

## 6- Los vallados de exclusión como herramienta para conocer las posibilidades actuales de las comunidades vegetales en ausencia de herbívoros invasores.

En el seguimiento realizado por el P.N. de la Caldera de Taburiente (Risco Liso), se contabilizaron 4.502 individuos en las parcelas instaladas. El análisis reveló cambios bruscos en la composición de la comunidad del pinar en 8 años de seguimiento, debido a la suma de dos factores: herbivoría y aridez. Los efectos de herbivoría sobre la biomasa fueron sustanciales. La eliminación de herbívoros tuvo el efecto general de aproximadamente duplicar la biomasa en las parcelas de exclusión, especialmente al eliminar el conejo (Fig. 15), con diferencias similares a las registradas por GARZÓN-MACHADO et al. (2010) incluyendo solo fabáceas. Esto indica que el impacto actual del co-



**Figura 10.** Distribución espacial del conejo (individuos/ha) en el ecosistema alpino de Tenerife durante 2017 (escenario actual) y proyecciones a escenarios pasados y futuros de calentamiento global.

**Figure 10.** Spatial distribution of rabbits (individuals/ha) in Tenerife alpine ecosystem during 2017 (current scenario) and projections to past and future scenarios of global warming.

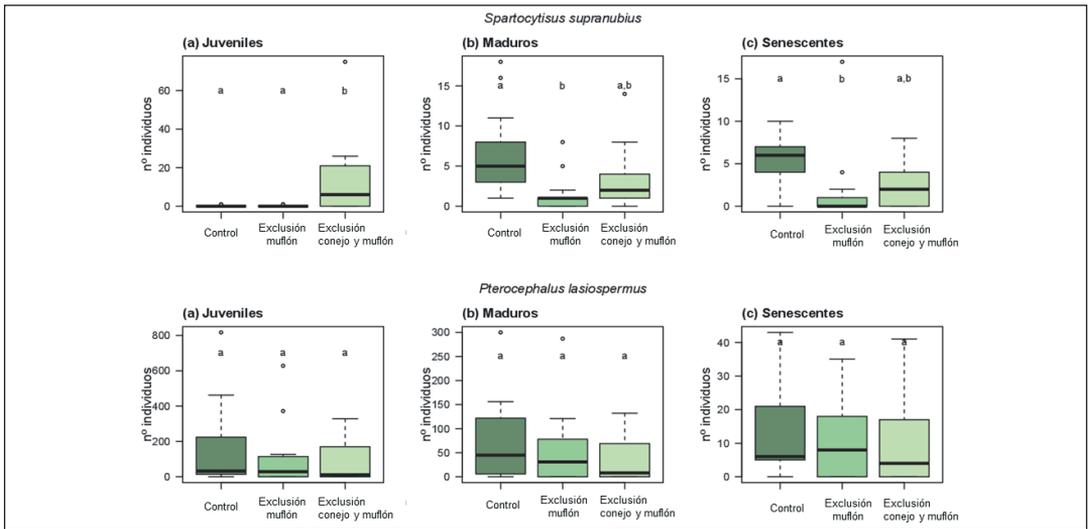
nejo en el pinar no se restringe a las especies más nutritivas. La eliminación de herbívoros modifica las interacciones de competencia entre plantas (VAN DER WAL *et al.* 2004) y el propio hábitat a través del depósito de heces tóxicas para muchas especies, debido al exceso de nitratos (ELDRIDGE & SIMPSON 2002). Los herbívoros invasores ofrecen ventajas para las especies con apetencias nitrófilas, en su mayoría ruderales. Las especies respondieron desigualmente (nº individuos y biomasa) a los tratamientos (Fig. 16), indicando diferencias en las preferencias de conejo y grandes herbívoros. *Cheirolophus arboreus* (CHE) y *Echium webbii* (ECH) fueron dominantes en número de individuos y *Chamaecytisus proliferus* (CHA) en biomasa.

En estas parcelas la tendencia de la riqueza de especies fue similar en todos los tratamientos, pero la diversidad fue significativamente menor en los controles, indicando mayor deterioro en

presencia de conejo. La riqueza de especies disminuye desde el nivel alto inducido por la siembra hacia niveles bajos debido a la competencia. Pero la diversidad continúa experimentando algún tipo de deterioro (4.392 individuos muertos) no relacionado exclusivamente con la presencia de herbívoros exóticos. Esta elevada mortalidad en todos los tratamientos refleja la pérdida de precipitación, indicando que el cambio climático incrementa los problemas causados por los herbívoros invasores, y también el gran esfuerzo que requiere en el contexto actual restaurar las comunidades. El estudio realizado en el P.N. del Teide con datos de 10 años de seguimiento en parcelas sin siembra (objetivo no incluido en este capítulo, ver MARTIN-ESQUIVEL *et al.* 2020) concluye así mismo que el cambio climático refuerza el efecto de los herbívoros invasores.

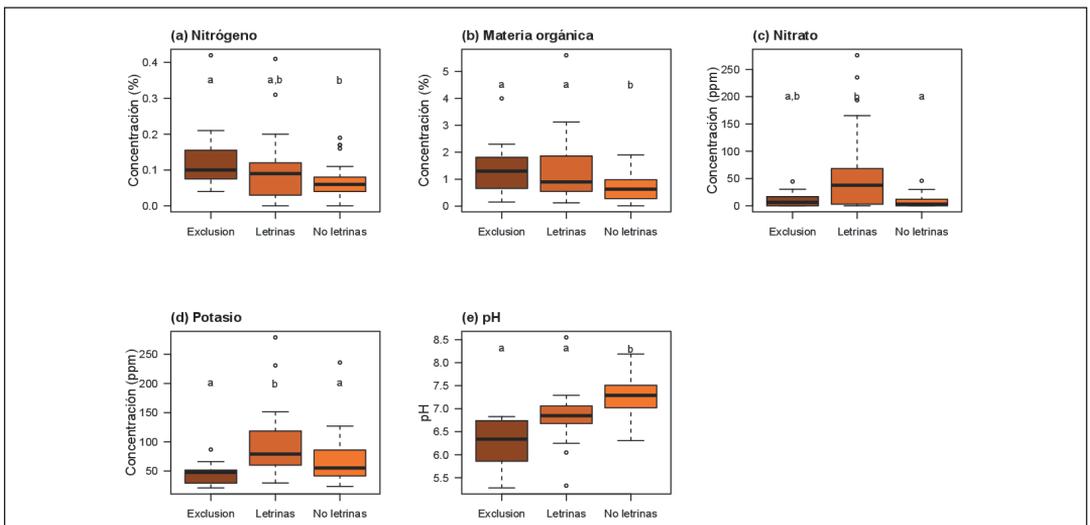
Los efectos de la sequía son notables también en el P.N. del Teide, donde la mortalidad en los cer-

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas



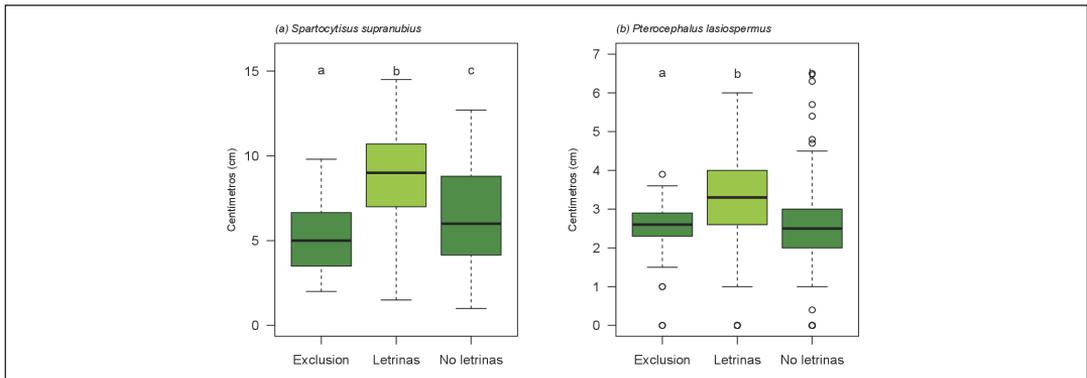
**Figura 11.** Cambios en el número de individuos de *S. supranubius* (a – c) y *P. lasiospermus* (d – f) durante nuestro experimento de exclusión usando tres tratamientos (Control, exclusión de muflón y exclusión de conejo y muflón). Para identificar los efectos específicos de la edad dentro de la población de cada especie, dividimos la población en tres clases de edad (juvenil, maduro, senescente). Los grupos significativos se indican con letras minúsculas ( $p < 0,05$ ). Publicado por CUBAS *et al.* (2018)

**Figure 11.** Changes in number of individuals of *S. supranubius* (a–c) and *P. lasiospermus* (d–f) during our exclusion experiment using three treatments (Control, mouflon exclusion and mouflon-rabbit exclusion). To identify age-specific effects within the population of each species, we divided the population into three age classes (juvenile, mature, senescent). Significant groups are indicated with lowercase letters ( $p < 0.05$ ). Published by CUBAS *et al.* (2018).



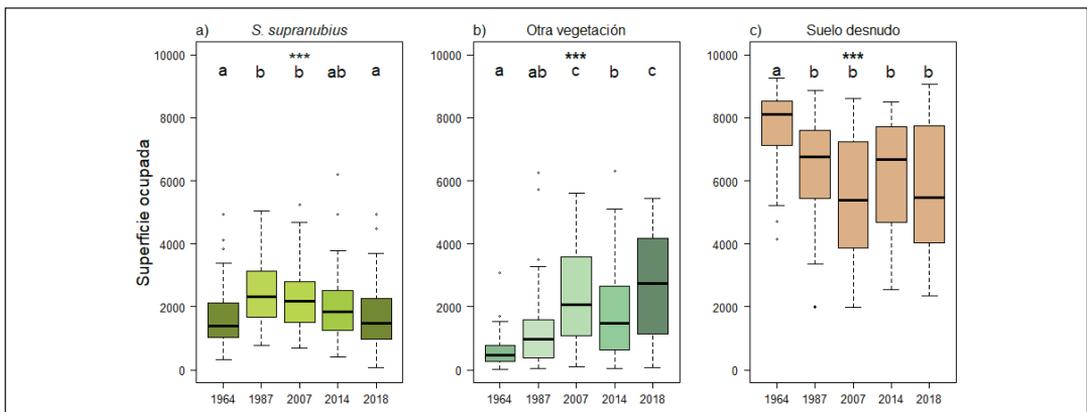
**Figura 12.** Análisis de la química del suelo en de tres tipos de tratamiento (letrinas, sin letrinas y parcelas excluidas) en un sitio dentro del Parque Nacional del Teide. El análisis del suelo se realizó para determinar (a) el nitrógeno, (b) Materia orgánica, (c) nitrato, (d) potasio y (e) pH. Los grupos significativos se indican en letras minúsculas ( $p < 0,05$ ). Publicado como CUBAS *et al.* (2018).

**Figure 12.** Analysis of soil chemistry from three treatment types (latrines, no latrines and exclusion plots) at one site within Teide National Park. Soil analysis was performed for a (a) nitrogen, (b) organic matter, (c) nitrate, (d) potassium and (e) pH. Significant groups are indicated in lowercase letters ( $p < 0.05$ ). Published by CUBAS *et al.* (2018).



**Figura 13.** Respuesta de crecimiento en la longitud del tallo de *S. supranubius* y *P. lasiospermus* en los tres tratamientos de suelo (letrinas, no letrinas y exclusión). Los grupos significativos se muestran en letras minúsculas ( $p < 0,05$ )

**Figure 13.** Growth response in stem length of *S. supranubius* and *P. lasiospermus* to three different soil treatments (latrines, no latrines and exclosure plots). Significant groups are shown in lowercase letters ( $p < 0.05$ )



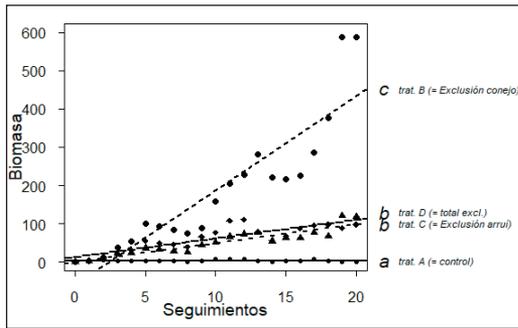
**Figura 14.** Superficie de *Spartocytisus supranubius* (a), otra vegetación (b) y suelo desnudo (c) en los cinco años (1964, 1987, 2007, 2014, 2018) en las 50 parcelas analizadas en el Parque Nacional del Teide. Los grupos significativos se muestran en letras minúsculas ( $p < 0,05$ ).

**Figure 14.** Cover area of *Spartocytisus supranubius* (a), other vegetation (b) and bare ground (c) in all five years (1964, 1987, 2007, 2014, 2018) in the 50 plots analysed in Teide National Park. Significant groups are shown in lowercase letters ( $p < 0.05$ )

cados instalados para este proyecto fue muy notable, contabilizando al final sólo 151 individuos (53 en controles y 98 en exclusiones,  $W=3636$ ;  $p < 0,001$ ) del total de 1.318.981 semillas sembradas. Encontramos también diferencias significativas ( $W= 3534$ ;  $p < 0,001$ ) en la longitud de las plantas en exclusión y control ( $17,27 \pm 16,57$  cm y  $7,63 \pm 3,08$  cm respectivamente), lo que indica renovación continua de plántulas en ésta última y su consumo por parte del conejo.

En Garajonay, a pesar de la menor densidad de conejo, los tres años de seguimiento de parcelas instaladas en áreas de fayal-brezal nos indican conclusiones similares, pero con mayor tasa de supervivencia (12.688 individuos vivos). Las parcelas de exclusión muestran significativamente más individuos ( $W=82107$ ;  $p < 0,001$ ) (7.865 individuos) que los controles (4.823) (Fig. 17). Se revela una clara estacionalidad, con diferencias más acentuadas en verano y principios de oto-

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas



**Figura 15.** Regresión de biomasa (altura x diámetro) a lo largo de los 8 años de seguimiento y tratamientos de exclusión como covariable. Los grupos significativos se indican con letras minúsculas ( $p < 0,05$ ).

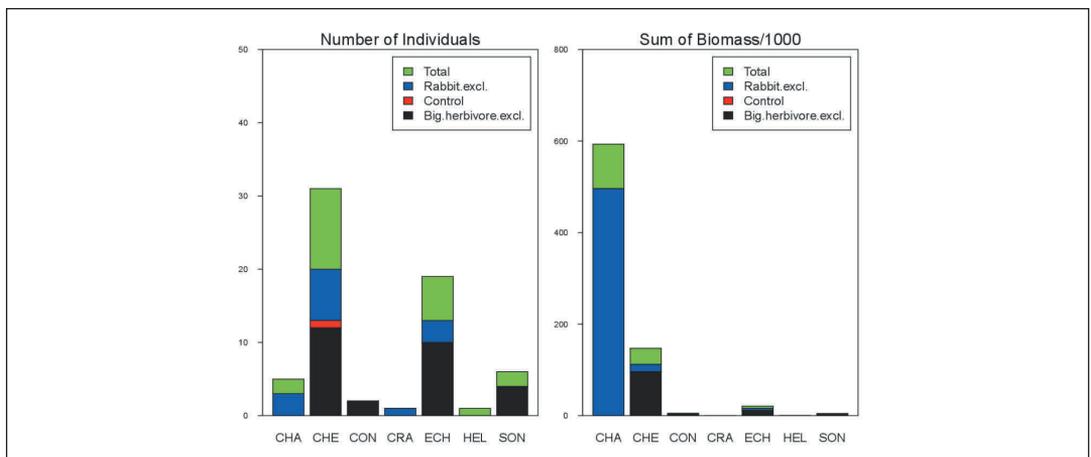
**Figure 15.** Regression of biomass (height x diameter) along the 8 years of monitoring and exclusion treatments as covariable. Significant groups are indicated with lowercase letters ( $p < 0.05$ ).

ño, coincidiendo con las mayores densidades de conejo.

El 50% de las especies sembradas mostraron diferencias significativas entre tratamientos. *Daucus elegans*, *Geranium reuteri* y *Phyllis nobla* fueron las más palatables, con mayor afición en el reclutamiento. Son especies abundantes en bosques

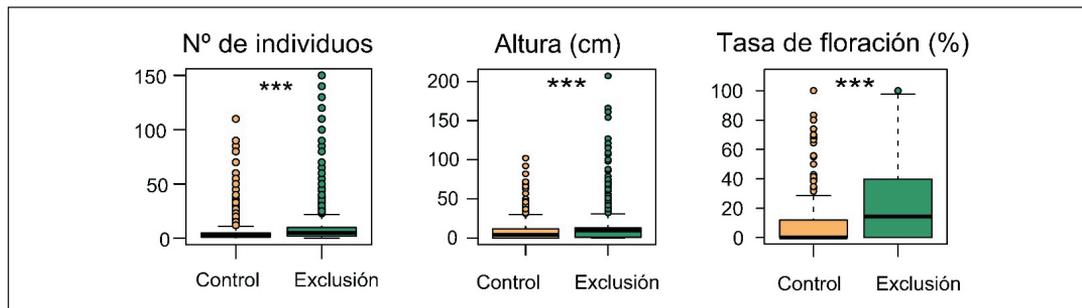
bien conservados, y escasas en fayal-brezal degradado, lo que indica un papel de los bosques de laurisilva bien conservados como reservas exentas de impacto de conejo. El 46% de las especies con alguna categoría de amenaza (BAÑARES et al., 2010) mostraron reducción significativa de individuos en los controles. Las especies arbóreas *Laurus novocanariensis*, *Picconia excelsa* y *Rhamnus glandulosa* también tuvieron diferencias significativas en reclutamiento, lo que podría indicar que la composición arbórea de los bosques de fayal-brezal, típicamente empobrecidos, podría estar también influenciada por el conejo. El 91% de las especies germinadas obtuvieron tasas de crecimiento significativamente mayores en exclusión y en más del 35% las tasas de floración también fueron superiores (Fig. 17).

No obtuvimos estadísticos fiables para Timanfaya debido a la escasa tasa de germinación de los endemismos sembrados. Esto se relaciona con la sequía prolongada, pero también con la elevada cobertura (hasta 100%) de especies ruderales de rápido desarrollo, presentes en el banco de semillas. Este problema también ocurrió en el 55% de las parcelas instaladas en Garajonay. En ambos casos fueron necesarias extracciones masivas de ruderales para evitar fenómenos de competencia.



**Figura 16.** Número de individuos (izquierda) y suma de biomasa (derecha) de las especies más abundantes. [CHA: *Chamaecytisus proliferus*, CHE: *Cheirolophus arboreus*, CON: *Convolvulus fruticosus*, CRA: *Crambe microcarpa*, ECH: *Echium webbii*, HEL: *Helianthemum cirae*, SON: *Sonchus hierrensis*].

**Figure 16.** Number of individuals (left) and sum of biomass (right) of the more abundant species [CHA: *Chamaecytisus proliferus*, CHE: *Cheirolophus arboreus*, CON: *Convolvulus fruticosus*, CRA: *Crambe microcarpa*, ECH: *Echium webbii*, HEL: *Helianthemum cirae*, SON: *Sonchus hierrensis*].



**Figura 17.** Media y desviación estándar del número de individuos (izquierda), altura (centro) y tasa de floración (derecha) de todas las especies obtenidas en el recuento final del conjunto de vallados de exclusión en el Parque Nacional de Garajonay. (\*\*\*:  $p < 0,001$ ).

**Figure 17.** Mean and standard deviation of the number of individuals (left), height (center) and flowering percentage (right) of all the species obtained in the final count for the set of exclusion fences in Garajonay National Park. (\*\*\*:  $p < 0.001$ ).

## CONCLUSIONES

Este proyecto ha permitido comprender el elevado alcance del impacto del conejo europeo en los ecosistemas canarios. El amplio análisis de daños por ramoneo (parques nacionales y Tenerife), a pesar de ser un método menos eficaz que el uso de cercados, ha permitido demostrar la ventaja que tienen las especies ruderales y no endémicas, frente a las endémicas, mucho más vulnerables. Las diferencias de supervivencia, posterior crecimiento y tasa de floración entre especies sembradas en cercados, y sus respectivos controles, nos demuestran que el conejo europeo sigue modificando la composición de las comunidades vegetales. Pero, además, con la excepción del ecosistema alpino, donde las especies ruderales están muy restringidas por el rigor climático, el estudio nos muestra que la flora endémica es menos competitiva que la flora ruderal.

Así, los vallados de exclusión reflejan también las carencias en endemismos de los bancos de semillas y su ruderalización, beneficiada también por el incremento en nitratos del suelo. Los cercados mostraron el impacto del conejo en el empobrecimiento y composición de comunidades, el nivel de regresión de algunas especies estructurantes y la influencia del cambio climático como intensificador del problema de herbivoría. Los ecosistemas estudiados están ampliamente degradados por conejo y requieren restauración, con la excepción de los bosques de laurisilva mejor conservados, ya que constituyen un há-

bitat desfavorable para este herbívoro. Pero el conejo tiene un impacto altamente negativo en reclutamiento, desarrollo y floración de especies endémicas en los brezales macaronésicos, lo que explica gran parte de su uniformidad y pobreza específica. Además, la incidencia del conejo sobre especies arbóreas estructurantes de la laurisilva, es indicativo de su papel como agente capaz de retrasar la sucesión ecológica de los brezales macaronésicos hacia bosques de laurisilva maduros, con lo cual contribuyen al mantenimiento de una composición de especies que permite su supervivencia en áreas climáticamente limitantes para su colonización efectiva.

El impacto del conejo, después de aproximadamente 500 años en Canarias, es tan generalizado que sus densidades no explican totalmente el nivel de daños en la flora. En ecosistemas muy empobrecidos, muy bajas densidades de conejo impactan notablemente en los endemismos, y en ecosistemas con mayor biodiversidad, la ausencia de relación entre densidad de conejo y daños a la flora endémica se puede explicar por la saturación de daños.

El incremento reciente del impacto del conejo en el ecosistema alpino, debido al cambio climático, nos demuestra la elevada velocidad del proceso de cambio de las comunidades por diferencias en la tasa de palatabilidad de las especies, y también la necesidad de experimentación para conocer la composición de las comunidades en la mayor parte de los ecosistemas estudiados.

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas

### **Recomendaciones de gestión**

Los estudios realizados confirman la necesidad de restaurar el banco de semillas de los ecosistemas estudiados y el control efectivo (si la erradicación no es posible) del conejo, por parte de profesionales. Es necesario crear puntos de biodiversidad con vallados que permitan conocer las posibilidades actuales de las comunidades en el contexto de cambio climático. Crear fuentes de biodiversidad mediante siembras en condiciones de exclusión (o realizar exclusiones en la base de refugios inaccesibles a los herbívoros, donde el aporte de semillas sea natural). Estas exclusiones, en Timanfaya deberían incluir los principales islotes, los cuales deberían estar completamente vallados en su perímetro. Estas parcelas experimentales deberían sembrarse con conjuntos amplios de especies restringidas y de distribución amplia que, tras modelización y análisis, sean susceptibles de desarrollarse en las áreas seleccionadas. Estas parcelas podrían ser ampliables en el futuro, ofreciendo así, no sólo directrices para restauración de los ecosistemas, sino también áreas de recuperación de las comunidades.

Dado el elevado interés de conservar una flora y ecosistemas únicos en el mundo, el control de conejo por personal especializado es urgente en todos los parques, con la excepción de las áreas de bosques de laurisilva bien conservados de Garamonay. Resulta incomprensible que en los parques nacionales canarios más impactados por este herbívoro no exista aún control con personal especializado, como ocurre con otros herbívoros invasores y como sucede en otros espacios protegidos en islas oceánicas. Este proyecto demuestra la urgencia actual de darle más valor a la conservación de la biodiversidad que a las tradiciones cinegéticas.

### **AGRADECIMIENTOS**

Este proyecto fue posible gracias a contar con diferentes aportaciones de otros investigadores en el equipo: Manuel Nogales, Marta López, Brian Cooke, Rubén G. Mateo, Juan Luis Rodríguez y Félix Medina. Además, agradecemos la inestimable ayuda del personal técnico, agentes y operarios de los parques, especialmente a Manuel Marrero.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACEBES, J. R., LEÓN-ARENCEBIA, M. C., RODRÍGUEZ, L., DEL ARCO, M., GARCÍA-GALLO, A., PÉREZ DE PAZ, P. L., RODRÍGUEZ-DELGADO, O., MARTÍN, V. E. & WILDPRET, W. 2010. Pteridophyta, Spermatophyta. En: M. Arechavaleta, S. Rodríguez, N. Zurita & A. García (eds.) Lista de especies silvestres de Canarias Hongos, plantas y animales terrestres 2009. pp. 119-172. Gobierno de Canarias.
- BAÑARES, Á., G. BLANCA, J. GÜEMES, J. C. MORENO & S. ORTIZ, eds. 2010. Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Adenda 2010. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino)-Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid, 170 pp
- BELL, A. C., BRYRNE, P. M. & WATSON, S. 1998. The effect of rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) grazing damage on the growth and yield of winter cereals. *Annales of Applied Biology* 133:431-442.
- BELLO-RODRÍGUEZ, V., MATEO, R. G., PELLISSIER, L., CUBAS, J., COOKE, B. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2020. Forecast increase in invasive rabbit spread into ecosystems of an oceanic island (Tenerife) under climate change. *Ecological Applications*.doi: 10.1002/eap.2206.
- BORGES, P. A. V., ABREU, C., AGUIAR, A. M. F., CARVALHO, P., JARDIM, R., MELO, I., OLIVEIRA, P., SÉRGIO, C., SERRANO, A. R. M. & VIEIRA, P. 2008. A list of the terrestrial fungi, flora and fauna of Madeira and Selvagens archipelagos. pp. 440. Funchal and Angra do Heroísmo.
- BUENO, C. G., REINÉ, R., ALADOS, C. L. & GÓMEZ-GARCÍA, D. 2011. Effects of large wild boar disturbances on alpine soil seed banks. *Basic and Applied Ecology* 12(2): 125-133.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer. pp. 454. New York.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., TYE, A., CRAWFORD, D., SANTOS-GUERRA, A., SAKAI, A., BEAVER, K., LOBIN, W., VINCENT-FLORENS, F., MOURA, M., JARDIM, R., GÓMES, I. & KUEFFER, C. 2010. Conservation of oceanic island floras: present and future global challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 107-129.
- COOKE, B. 2012. Rabbits: manageable environmental pests or participants in new ecosystems? *Wildlife Research* 39: 279-289.
- COOKE, B., MCPHEE, S. & QUENTIN, H. 2008. Rabbits: a threat to conservation and natural resource management. How to rapidly assess a rabbit problem and take action. pp. 16. Australian Government.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J. L. & PASCAL, M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impacts. *Biological Reviews* 78: 347-383.
- CUBAS, J., IRL, S. D. H., VILLAFUERTE, R., BELLO-RODRÍGUEZ, V., RODRÍGUEZ-LUENGO, J. L., DEL ARCO, M. J., MARTÍN-ESQUIVEL, J. L. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2019. Endemic plant species are more palatable to introduced herbivores than non-endemics. *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20190136.
- CUBAS, J., MARTÍN-ESQUIVEL, J. L., DEL ARCO, M. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2017. El conejo europeo como ingeniero del paisaje en la alta montaña canaria. *Conservación Vegetal* 21: 14-17.
- CUBAS, J., MARTÍN-ESQUIVEL, J. L., NOGALES, M., IRL, S. D. H., HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, R., LÓPEZ-DARIAS, M., MARRERO-GÓMEZ, M., DEL ARCO, M. J. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2018. Contrasting effects of invasive rabbits on endemic plants driving vegetation change in a subtropical alpine insular environment. *Biological Invasions* 20: 793-807.
- DE ABREU GALINDO, F. J. 1977 Historia de la conquista de las siete islas de Canaria. pp. 260. Goya, Santa Cruz de Tenerife, España.
- DEL ARCO, M. J., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, R., GARZÓN-MACHADO, V. & PIZARRO-HERNÁNDEZ, B. 2010. Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation* 19:3089-3140.
- DEL ARCO, M. J., WILDPRET, W., PEREZ DE PAZ, P. L., RODRIGUEZ-DELGADO, O., ACEBES, J. R., GARCIA-GALLO, A., MARTIN, V. E., REYES-BETANCORT, J. A., SALAS, M., BERMEJO, J. A., GONZALEZ, R., CABRERA, M. V. & GARCIA, S. 2006. Mapa de Vegetación de Canarias. pp. 550. GRAFCAN. Santa Cruz de Tenerife.
- DEL VALLE, E., MALDONADO, J., SAINZ, H. & SÁNCHEZ DE DIOS, R. 2004. Áreas importantes para la flora amenazada española. En: Á. Bañares, G. Blanca, J. Güemes, J. C. Moreno & S. Ortiz (eds.) Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España Dirección general de Conservación de la Naturaleza. pp. 979-1007. Madrid.
- DELIBES-MATEOS, M., DELIBES, M., FERRERAS, P. & VILLAFUERTE, R. 2008. Key Role of European Rabbits in the Conservation of the Western Mediterranean Basin Hotspot. *Conservation Biology* 22: 1106-1117.
- DELIBES-MATEOS, M., FERREIRA, C., ROUCO, C., VILLAFUERTE, R. & BARRIO, I. 2013. Conservationists, hunters and farmers: the European rabbit *Oryctolagus cuniculus* management conflict in the Iberian Peninsula. *Mammal Review* 44: 190-203.
- DELIBES-MATEOS, M., FERRERAS, P. & VILLAFUERTE, R. 2009. European rabbit population trends and associated factors: a review of the situation in the Iberian Peninsula. *Mammal Review* 39(2):124-140.

Respuesta de la vegetación estructurante y amenazada de los parques nacionales canarios a los herbívoros invasores; en busca de una estrategia para recuperar los ecosistemas

- EBERHARDT, L. & VAN ETEN, R. 1956. Evaluation of de pellet group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management* 20: 70-74.
- ELDRIDGE, D. J. & SIMPSON, R. 2002. Rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) impacts on vegetation and soils, and implications for management of wooded rangelands. *Basic and Applied Ecology* 3(1): 19-29.
- FAN, Y., CHEN, J., SHIRKEY, G., JOHN, R., WU, S. R., PARK, H. & SHAO, C. 2016. Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecological Processes* 5:19.
- FERNÁNDEZ-DE-SIMON, J., DÍAZ-RUIZ, F., CIRILLI, F., SÁNCHEZ TORTOSA, F., VILLAFUERTE, R., DELIBES-MATEOS, M. & FERRERAS, P. 2011. Towards a standardized index of European rabbit abundance in Iberian Mediterranean habitats. *European Journal of Wildlife Research* 57: 1091-1100.
- GARZÓN-MACHADO, V., GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., PALOMARES, A., ACEVEDO, A., FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M., DEL ARCO, M. J. & PÉREZ DE PAZ, P. L. 2010. Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation* 143:2685-2694.
- GLASS, G. 1764. *The History of the Discovery and Conquest of the Canary Islands*. pp. 469. London.
- GÓMEZ-SAL, A., REY BENAYAS, J. M., LÓPEZ-PINTOR, A. & REBOLLO, S. 1999. Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10:365-370.
- GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., CUBAS, J., BELLO-RODRÍGUEZ, V. & DEL ARCO, M. J. 2019. Cinco siglos de invasión del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus* L.) en ecosistemas áridos y secos de Tenerife. *Vieraea* 46:597-624.
- GOUGH, L. 2010. *The spatial ecology of an endemic desert shrub*, PhD Thesis. University of Nottingham. 330 pp.
- GRUEBER, C. E., NAKAGAWA, S., LAWS, R. J. & JAMIESON, I. G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 699-711.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, P. 1999. Mundo y vida del Guanche, pp. 197-266. En: P. Hernández-Hernández (ed.). *Natura y Cultura de las Islas Canarias*. pp. 550. Tafor Publicaciones S.L.
- HUMBOLT, A. 1995. *Viaje a las Islas Canarias*. Edición, estudio crítico y notas de Manuel Hernández González. [La primera edición en francés fue publicada en 1816 e incluida en su conocida obra "Voyages aux régions équinoxiales du Nouveau Continent"]. Francisco Lemus. pp. 209.
- IBARROLA-ULZURRUN, E., MARCELLO, J., GONZALO-MARTÍN, C. & MARTÍN-ESQUIVEL, J. L. 2019. Temporal dynamic analysis of a mountain ecosystem based on multi-source and multi-scale remote sensing data. *Ecosphere* 10(6), 17 pp. Article e02708.
- IRL, S. D. H., STEINBAUER, M. J., BABEL, W., BEIERKUHNLIN, C., BLUME-WERRY, G., MESSINGER, J., PALOMARES MARTÍNEZ, A., STROHMEIER, S. & JENTSCH, A. 2012. An 11-yr enclosure experiment in a high-elevation island ecosystem: introduced herbivore impact on shrub species richness, seedling recruitment and population dynamics. *Journal of Vegetation Science* 23:1114-1125.
- IRL, S. D. H., STEINBAUER, M. J., MESSINGER, J., BLUME-WERRY, G., PALOMARES-MARTÍNEZ, Á., BEIERKUHNLIN, C. & JENTSCH, A. 2014. Burned and Devoured-Introduced Herbivores, Fire, and the Endemic Flora of the High-Elevation Ecosystem on La Palma, Canary Islands. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46:859-869.
- KÖHLER, L., GIEGER, T. & LEUSCHNER, C. 2006. Altitudinal change in soil and foliar nutrient concentrations and in microclimate across the tree line on the subtropical island mountain Mt. Teide (Canary Islands). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201(3): 202-214.
- KYNCL, T., SUDA, J., WILD, J., WILDOVÁ, R. & HERBEN, T. 2006. Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 186: 97-108.
- LIAW, A. & WIENER, M. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2:18-22.
- M.A.P.A. 1994. *Métodos oficiales de análisis (Tomo III)*. pp. 324. Ministerio de Agricultura, pesca y Alimentación. Madrid.
- MARTÍN, A., NOGALES, M., ALONSO, J., RODRÍGUEZ, B., DE LEÓN, L., IZQUIERDO, C., MARTÍN, M., MARRERO, P., PUERTA, N., CAZORLA, J., RODRÍGUEZ, B., LÓPEZ, M., MARTÍNEZ, J., PÉREZ, D., GINOVÉS, J. & GONZÁLEZ, E. 2002. *Restauración de los Islotes y del Risco de Famara (Lanzarote)*. Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna, Tenerife, España.
- MARTÍN, J., BETHENCOURT, J. & CUEVAS-AGULLÓ, E. 2012. Assessment of global warming on the island of Tenerife, Canary Islands (Spain). *Trends in minimum, maximum and mean temperatures since 1944*. *Climatic Change* 114: 343-355.
- MARTÍN-ESQUIVEL, J. L., MARRERO-GÓMEZ, M., CUBAS, J., GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., OLANO, J. M. & DEL ARCO, M. J. 2020. Climate warming and exotic herbivores disrupt alpine plant community of an oceanic island (Tenerife, Canary Islands). *Plant Ecology* 221:1117-1131.
- MUTZE, G., COOKE, B., LETHBRIDGE, M. & JENNINGS, S. 2014. A rapid survey method for estimating population density of European rabbits living in native vegetation. *Rangeland Journal* 36:239-247.

- NOGALES, M., RODRÍGUEZ-LUENGO, J. L. & MARRERO, P. 2006. Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Review* 36:49-65.
- O'DOWD, D., GREEN, P. & LAKE, P. 2003. Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecological Letters* 6:812-817.
- OTTO, R., GARZÓN-MACHADO, V., DEL ARCO, M. J., FERNÁNDEZ-LUGO, S., DE NASCIMENTO, L., OROMÍ, P., BÁEZ, M., IBÁÑEZ, M., ALONSO, M. R. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2017. Unpaid extinction debts for endemic plants and invertebrates as a legacy of habitat loss on oceanic islands. *Diversity and Distributions* 23(9):1031-1041.
- PERERA-CASTRO, A. V., BRITO, P. & GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A. M. 2018. Changes in thermic limits and acclimation assessment for an alpine plant by chlorophyll fluorescence analysis: Fv/Fm vs. Rfd. *Photosynthetica* 56: 527-536.
- RODRÍGUEZ-DELGADO, O. & ELENA-ROSELLÓ, E. 2006. Evolución del paisaje vegetal del Parque Nacional del Teide. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 364 pp.
- SANTANA, B. & MARTÍN, J. L. 2013. Catálogo de mapas climáticos de Gran Canaria y Tenerife - Tomo II. Proyecto Clima-Impacto (MAC/3/C159). pp. 135. Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias.
- TRYGONIS, V. & SINI, M. 2012. PhotoQuad: A dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 424: 99-108.
- TURKHEIMER, F. E., HINZ, R. & CUNNINGHAM, V. J. 2003. On the undecidability among kinetic models: from model selection to model averaging. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism* 23: 490-498.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. [<https://www.iucnredlist.org>].
- VAN DER WAL, R., BARDGETT, R., HARRISON, H. & STIEN, A. 2004. Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects on tundra ecosystems. *Ecography* 27: 242-252.
- VILLAFUERTE, R. & DELIBES-MATEOS, M. 2008. El Conejo. In: L. Palomo, J. Gisbert *et al.* (Eds.). Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Madrid, Spain Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU. pp. 490-491
- VILLAFUERTE, R. & MORENO, S. 1997. Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Doñana (SW Spain). *Acta Theriologica* 42:225-230.
- WHITTAKER, R., TRIANTIS, K. A. & LADLE, R. J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35:977-984.