

## EL SISTEMA DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS DEL CEDRO CANARIO (*JUNIPERUS CEDRUS*) EN EL PARQUE NACIONAL DEL TEIDE: APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y MOLECULAR

BEATRIZ RUMEU<sup>1,2</sup>, CRISTINA GARCÍA<sup>3</sup> Y MANUEL NOGALES<sup>2</sup>

### RESUMEN

El presente proyecto ha supuesto un avance sustancial en el conocimiento de importantes aspectos ecológicos y evolutivos del cedro canario *Juniperus cedrus* dentro del P.N. del Teide. El estudio de su sistema de dispersión de semillas reveló que el visitante invernal *Turdus torquatus* es el agente dispersante más efectivo, y que los lagartos endémicos *Gallotia galloti* juegan un importante papel cuantitativo fundamentalmente en los meses más cálidos. La extinción del cuervo *Corvus corax* en el P.N. del Teide implica una fuerte dependencia de *J. cedrus* en la visita de la población invernante de *T. torquatus* para la dispersión a media o larga distancia de sus semillas, lo que denota una cierta fragilidad en su sistema de dispersión. A nivel intra-poblacional, hemos detectado una variación significativa en la fecundidad de las plantas madre de *J. cedrus* probablemente relacionada con un aumento del aislamiento genético. Este resultado podría reflejar una pérdida de *fitness* reproductivo asociado a condiciones subóptimas de habitabilidad tras una historia de continuas perturbaciones desde la ocupación de las islas por el ser humano (hace aproximadamente 2500 años). La aproximación molecular llevada a cabo en la población de *Riscos de la Fortaleza* indicó que el flujo génico de *J. cedrus* no tiene una dinámica panmictica, sino que existe estructura genética espacial y la población se encuentra subdividida en 13 grupos o vecindarios de individuos emparentados. El valor de endogamia de la población fue significativo y, además, dentro de los vecindarios detectados, la endogamia tiene una influencia significativa y negativa sobre la fecundidad de las plantas madre.

Es probable que la interacción del cedro canario con el mirlo capiblanco haya pasado inadvertida en el pasado, y podría ser indicadora de una composición de la vegetación diferente a la que conocemos actualmente en el P.N. del Teide, donde *J. cedrus* fuese un elemento mucho más importante en el paisaje. Las técnicas paleoecológicas actuales permitirían el contraste de esta hipótesis, que constituiría un tema crucial para futuros proyectos de investigación.

**Palabras clave:** interacción planta-animal, ecosistemas insulares, endogamia, genética del paisaje, pérdida de potencial reproductor, vecindario ecológico.

<sup>1</sup> Real Jardín Botánico (RJB-CSIC), Plaza de Murillo, 2, 28014, Madrid, Spain

<sup>2</sup> Island Ecology and Evolution Research Group (IPNA-CSIC), C/ Astrofísico Fco. Sánchez 3, 38206 La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

<sup>3</sup> Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, CIBIO, Campus Agrário de Vairão, Rua Padre Armando Quintas, 4485-661 Vairão, Porto, Portugal.

#### Autores:

BEATRIZ RUMEU. E-mail: brumeu@rjb.csic.es; Tel. +34 91 4203017 (ext. 264); Fax. + 34 91 4200157

CRISTINA GARCÍA. E-mail: cristinagarcia@cibio.up.pt; Tel. +351 252660411; Fax. + 351 252661780

MANUEL NOGALES. E-mail: mnogales@ipna.csic.es; Tel. + 34 922260190 (ext. 281); Fax. + 34 922 260135

## SUMMARY

This project has involved a substantial progress in the understanding of important ecological and evolutionary aspects of the Canary juniper *Juniperus cedrus* in El Teide National Park. The study of its seed dispersal system revealed that the wintering Ring Ouzel *Turdus torquatus* is the most effective dispersal agent, and that the endemic lizards *Gallotia galloti* play an important quantitative role as seed disperser mainly in the warmer months. The extinction of the Raven *Corvus corax* in El Teide National Park implies a strong dependence of *J. cedrus* on the visit of the wintering population of *T. torquatus* for the medium- to long-distance dispersal of its seeds, which denotes certain fragility in the seed dispersal system. At an intrapopulation scale, our results indicate that there is significant variation in the fecundity among *J. cedrus* mother trees, which might reflect a loss of reproductive fitness associated with suboptimal habitat conditions after a history of continuous disturbances since the occupation of the islands by humans (about 2500 years ago). The molecular approach conducted in the population of *Riscos de la Fortaleza* indicated that gene flow of *J. cedrus* lack of a panmictic dynamics. The population showed spatial genetic structure, being subdivided into 13 genetic neighbourhoods where individuals tend to interbreed. Overall, we found a significant increased inbreeding coefficient and, within neighbourhoods, inbreeding had a significant and negative influence on the fecundity level of the mother trees. It is likely that the interaction of the Canary juniper with the wintering population of Ring Ouzels had gone unnoticed in the past, and could be indicative of a different vegetation composition in El Teide National Park, where *J. cedrus* could be a much more dominant element in the landscape. Current palaeoecological techniques will allow the contrast of this hypothesis, which could be a central issue for future research projects.

**Keywords:** ecological neighbourhood, inbreeding, insular ecosystem, landscape genetics, loss of reproductive fitness, plant-animal interaction.

## INTRODUCCIÓN

La menor complejidad de las islas oceánicas respecto a los ecosistemas continentales, facilita el estudio de numerosos procesos ecológico-evolutivos (EMERSON, 2002; WHITTAKER y FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2007). Entre éstos se encuentra la dispersión de semillas, fase crucial en el ciclo de vida de las plantas puesto que les confiere movilidad y por tanto posibilita la expansión de las poblaciones, la colonización de nuevas zonas de establecimiento y el intercambio de flujo génico (*i.e.* movimiento de genes de una población a otra) (HOWE y SMALLWOOD, 1982; SLATKIN, 1985). Además, la dispersión de semillas suele ser ventajosa para muchas plantas, ya que de este modo consiguen eludir enemigos naturales (patógenos) que pueden concentrarse en la cercanía de los parentales, evitar procesos de competencia con los propios parentales u otros individuos de la población, o incrementar la probabilidad de encontrar un lugar apropiado para

el establecimiento (HOWE y SMALLWOOD, 1982; WILLSON y TRAVESET, 2000). Desde un punto de vista evolutivo, el flujo génico contribuye al mantenimiento de la diversidad genética de las poblaciones, de modo que existirá una mayor capacidad de respuesta a las presiones selectivas de un ambiente cambiante y, por tanto, ofrecerán mayor resistencia a los procesos de extinción (ELLSTRAND, 1992; FRANKEL *et al.* 1995).

En plantas que poseen frutos carnosos, los vertebrados son los principales dispersores de semillas (JORDANO, 2000), y su efectividad dependerá del número de semillas dispersadas (cantidad) y de la probabilidad de que la semilla dispersada origine un individuo adulto (calidad) (SCHUPP, 1993; SCHUPP *et al.* 2010). Así, el componente cuantitativo del proceso de dispersión depende del número de visitas del dispersor de semillas y del número de semillas dispersadas en cada visita, mientras que el componente cualita-

tivo depende de la probabilidad de supervivencia de la semilla tras la manipulación y el tratamiento digestivo del agente dispersante, así como de la probabilidad de que una vez dispersada, la semilla continúe siendo viable y sea capaz de germinar y producir un nuevo individuo adulto (SCHUPP *et al.*, 2010).

Por otro lado, los patrones de comportamiento y movimiento de los dispersores, muchas veces influenciados por determinadas preferencias hacia ciertos microhábitats, dan lugar a una distribución no azarosa de la lluvia de semillas (*i.e.* distribución espacial de las semillas dispersadas con respecto a su planta madre y el resto de individuos conespecíficos), lo que tendrá un reflejo en la distribución espacial de la variabilidad genética de las poblaciones (KARUBIAN *et al.*, 2010; GARCÍA y GRIVET, 2011). Otros muchos procesos demográficos pueden determinar la estructura genética espacial de una población (MANEL *et al.*, 2003), tales como la dispersión del polen, los patrones de cruzamiento entre individuos, la presencia de gradientes ecológicos, o la existencia de barreras que impidan el flujo génico.

De este modo, el conocimiento sobre el sistema de dispersión de semillas de una especie, así como sobre la distribución espacial de su diversidad genética, puede ofrecer información muy valiosa acerca de los procesos ecológicos, demográficos y genéticos a los que se está enfrentando y sus consecuencias, lo cual cobra una importancia aún mayor cuando se trata de especies o poblaciones con cierto grado de amenaza que requieren actuaciones de conservación orientadas a su persistencia y mejora a largo plazo.

El cedro canario *Juniperus cedrus* Webb & Berth. es la única conífera que se distribuye de forma natural en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). Esta especie, también presente en las islas de La Palma, La Gomera y Gran Canaria, se encuentra actualmente catalogada como «En Peligro» por la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) y, dentro del P.N. del Teide, está relegada principalmente a zonas escarpadas y de difícil acceso. Existe una falta de información histórica precisa sobre la distribución pasada de *J. cedrus* que impide conocer

cuáles son las condiciones óptimas para su desarrollo. Sin embargo, en base a los registros históricos (p. ej., nombres de lugares, restos de troncos talados, crónicas históricas), algunos autores como HÖLLERMANN (1978) y FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2009) consideran que esta especie endémica debe haber ocupado un área de distribución más amplia en el pasado, formando un cinturón de vegetación en la alta montaña de la isla de Tenerife, con su óptimo altitudinal inferior situado sobre el ocupado por el pinar (*ca.* 1500-2000 m s.n.m.). Por tanto, el área de distribución actual debe representar un ambiente marginal y subóptimo en comparación con las condiciones de su rango de distribución original. Esta fuerte fragmentación de las poblaciones naturales se debe fundamentalmente al efecto de la deforestación y los incendios, que están documentados en las Islas Canarias desde la llegada de las poblaciones aborígenes hace 2500 años (DEL ARCO *et al.*, 1997), y se intensificaron en gran medida tras la colonización europea del archipiélago (siglo XV) (PARSONS, 1981). Además, otros factores de amenaza históricos incluyen la herbivoría por mamíferos introducidos, como el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus*, la cabra doméstica *Capra hircus*, o el muflón *Ovis orientalis*.

El cedro canario es una especie dioica (*i.e.* con sexos en distintos pies de planta), y las plantas femeninas desarrollan unas gálbulas o arcéstidas carnosas funcionalmente análogas a los frutos de las angiospermas. Estas gálbulas tienen un diámetro medio de  $9,94 \pm 1,29$  mm, y contienen  $2,41 \pm 0,69$  semillas, siendo aquellas semillas más pesadas las que muestran mayores porcentajes de viabilidad (RUMEU *et al.*, 2009a). En los ambientes continentales, las aves y algunos mamíferos son los principales agentes dispersantes para las especies del género *Juniperus* (LIVINGSTON, 1972; JORDANO, 1993; SANTOS *et al.* 1999; SUÁREZ-ESTEBAN *et al.*, 2013). En las Islas Canarias, trabajos previos al presente proyecto habían señalado el consumo de las gálbulas de *J. cedrus* por parte del lagarto tizón (*Gallotia galloti*) en Tenerife (VALIDO 1999) y del cuervo (*Corvus corax*) (NOGALES *et al.*, 1999). Sin embargo, en la actualidad, este córvido, que constituía un dispersor de larga distancia para el cedro canario, se encuentra extinto en el P.N. del Teide desde hace

RUMEU, B. Y COLS.

más de 20 años (MARTÍN & LORENZO, 2001). Además, hemos observado en este enclave una fuerte interacción de la población invernante de mirlo capiblanco (*Turdus torquatus*) con *J. cedrus*, cuyas gábulas maduras constituyen el componente principal de su dieta durante la estancia invernante, llegando al 92,5% de la biomasa total consumida (RUMEU *et al.*, 2009b).

Por tanto, considerando este conjunto de datos previos, con el presente proyecto de investigación nos propusimos realizar un estudio en profundidad sobre el sistema de dispersión de semillas de esta especie amenazada, abordando conjuntamente a todos los dispersores que intervienen en el sistema y poniendo de manifiesto el papel cuantitativo y cualitativo de cada uno de ellos. Por otro lado, teniendo en cuenta las continuas perturbaciones a las que se ha enfrentado el cedro canario desde el poblamiento humano de las islas y, por tanto, partiendo de un escenario de atenuación del hábitat –i.e. pérdida continua de hábitat adecuado en respuesta a diversos cambios en los entornos biológicos, climáticos o físicos (WIENS y SLATON, 2012)–, combinamos distintas técnicas englobadas dentro del campo de la genética del paisaje para conocer la distribución espacial de la variabilidad genética a nivel intra-poblacional e identificar el grado de influencia tanto de factores genéticos como ecológicos sobre el éxito reproductivo de las plantas madres, cuya fecundidad puede variar considerablemente en especies forestales con poblaciones sometidas a una situación de atenuación de hábitat prolongada (ALDRICH y HAMRICK, 1998).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de Estudio

Para el desarrollo del proyecto se seleccionó una de las mejores poblaciones naturales de cedro canario en el P.N. del Teide, situada en los *Riscos de La Fortaleza* (2170 m s.n.m.). Esta población se encuentra bajo la influencia de un clima de alta montaña, con amplias fluctuaciones térmicas a lo largo de todo el año (alrededor de 10°C entre las máximas y mínimas temperaturas medias men-

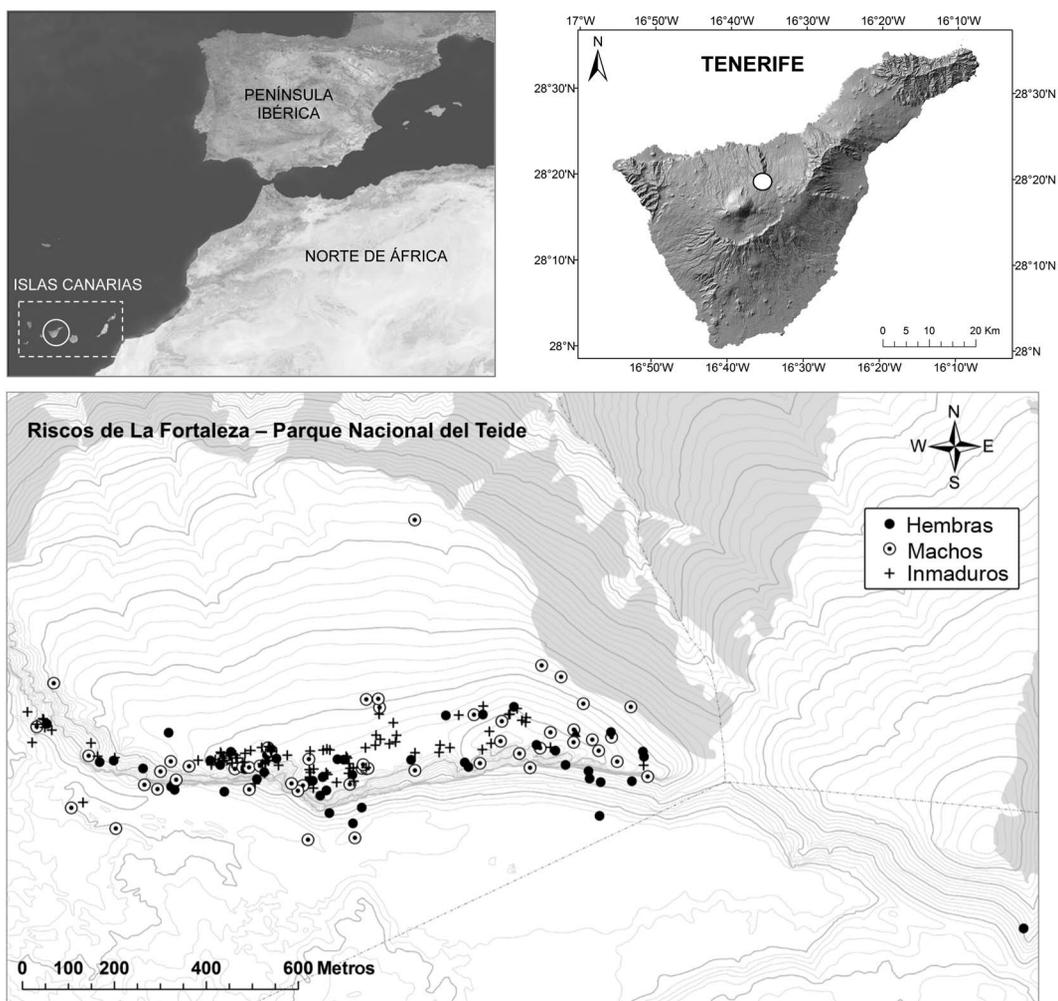
«El sistema de dispersión de semillas del cedro canario»

suales) y una temperatura media anual de 10,7°C. La precipitación anual ronda los 368 mm y ocurre principalmente durante los meses de invierno (BUSTOS y DELGADO, 2004). Los *Riscos de La Fortaleza* conforman una meseta en la que los individuos de *J. cedrus* se distribuyen tanto en la zona llana superior, como en la ladera inferior (Fig. 1).

### Aproximación al sistema de dispersión de semillas

Con el fin de identificar a los principales dispersores de semillas de *J. cedrus*, se colectaron excrementos de los frugívoros potenciales presentes en el área de estudio. En el caso de las aves, éstas fueron trampeadas mensualmente mediante redes de niebla y liberadas en el mismo lugar tras la colecta de sus excrementos y regurgitaciones. Dado que el mirlo capiblanco había sido confirmado como un invernante regular (RUMEU *et al.* 2009b), muchos de sus excrementos se colectaron sobre rocas en las inmediaciones de las plantas madre, frecuentemente usadas por estos túrdidos como posaderos (LIVINGSTON, 1972; ZAMORA, 1990). Consideramos que prácticamente todos estos excrementos debían pertenecer a *T. torquatus* puesto que aunque *T. merula* también estuvo presente en el área de forma exigua, ninguno de los individuos capturados ( $n = 7$ ) excretó semillas de *J. cedrus*. Aunque las poblaciones de cuervo han desaparecido en la actualidad del P.N. del Teide, con el fin de evaluar la importancia cualitativa que estas aves pudieron tener en la dispersión del cedro canario, se realizó un experimento con dos individuos que se encontraban en cautividad (centros de recuperación de fauna silvestre *La Tahonilla* en Tenerife y *de Tafira* en Gran Canaria) de modo que los alimentamos con gábulas de *J. cedrus* procedentes de seis plantas diferentes hasta recuperar un mínimo de 30 semillas de cada planta en las egagrópilas.

Los excrementos de lagarto tizón *G. galloti* se colectaron de forma estacional en la población de los *Riscos de La Fortaleza* estableciendo un radio de 2 m alrededor de 13 plantas madre seleccionadas al azar. Siempre que fue posible, se midió el diámetro de los excrementos, ya que así puede estimarse la talla del lagarto en cada caso (VA-



**Figura 1.** Localización geográfica de la población de *Juniperus cedrus* en los Riscos de La Fortaleza (P.N. del Teide, Tenerife) y distribución geográfica de los individuos que la componen.

**Figure 1.** Geographic location of our focal population of *Juniperus cedrus* located at Riscos de La Fortaleza (P.N. del Teide, Tenerife), Tenerife.

LIDO y NOGALES, 2003). También se colectaron excrementos del conejo introducido *O. cuniculus* en 15 sitios diferentes de la población.

Todos los excrementos colectados fueron analizados independientemente con el fin de extraer y contabilizar las semillas, y así evaluar el papel cuantitativo de cada dispersor. Posteriormente, las semillas en aparente buen estado fueron so-

metidas a un experimento de germinación en invernadero, lo que permitió evaluar el efecto del paso a través del tracto digestivo de los dispersores. Para ver detalles sobre los experimentos de germinación, consultar TRAVESET y VERDÚ (2002) y NOGALES *et al.* (2005).

Para el análisis de los datos obtenidos, se emplearon tests categóricos (*test de la G*) con el fin de

RUMEU, B. Y COLS.

comparar el número de semillas por excremento de *G. galloti* entre las cuatro estaciones del año, así como para contrastar el número de semillas germinadas después de cada tratamiento. El test de Anova se utilizó para comparar el tamaño de los excrementos de los lagartos entre estaciones, mientras que el test no paramétrico de Kolmogorov-Smirnov se usó para evaluar diferencias en la velocidad de germinación de las semillas entre los distintos tratamientos. Los análisis se llevaron a cabo usando el paquete estadístico SPSS v.15.0.

### Estudio molecular intra-poblacional y factores eco-genéticos relacionados

Todos los individuos accesibles en la población de *Riscos de La Fortaleza* fueron muestreados con el fin de obtener su posición geográfica y tejido foliar para la extracción de ADN. En total, el muestreo incluyó 195 individuos: 102 árboles adultos (47 hembras, 54 machos y un individuo monoico) y 93 árboles juveniles (sexualmente inmaduros). Tras desarrollar una librería de 13 marcadores moleculares de tipo microsatélites específicos para *J. cedrus* (ver RUMEU *et al.*, 2013), se realizó el genotipado multilocus de todos los individuos de la población incluyendo también un marcador microsatélite previamente desarrollado para *J. communis* (MICHALCZYK *et al.*, 2006). Para consultar los detalles del proceso de genotipado, ver RUMEU *et al.* (2013) y MICHALCZYK *et al.* (2006).

Tal y como se ha comentado en la introducción, una situación prolongada de atenuación de hábitat puede afectar a la varianza de la fecundidad de las plantas madre, de modo que ésta varíe considerablemente entre individuos (ALDRICH y HAMRICK, 1998). Para testar si *J. cedrus* podría estar sometido a esta situación en el P.N. del Teide, se colectaron unas 100 gálbulas por planta madre en todos los casos en que fue posible. Dado que de forma general las especies del género *Juniperus* pueden producir un alto número de semillas no viables pero externamente bien desarrolladas, se descartó la posibilidad de contar semillas por gábulas como una medida de fecundidad. Sin embargo, se extrajeron las semillas

«El sistema de dispersión de semillas del cedro canario»

de las gálbulas y se usó el peso de unas 100 semillas por planta madre como estima de la fecundidad, ya que gracias a estudios previos en esta misma población, sabíamos que las semillas viables son significativamente más pesadas que las no viables (RUMEU *et al.*, 2009a). Posteriormente, realizamos un test de Kruskal-Wallis usando el paquete estadístico STATS en R v3.0.0 (R CORE TEAM, 2013) para analizar diferencias en el peso medio de las semillas entre las distintas plantas madre.

Con la finalidad de obtener información sobre variables fenotípicas y del vecindario ecológico de cada individuo, y testar posteriormente su posible influencia sobre la estructura genética espacial y la fecundidad de las plantas madres, se tomaron una serie de medidas *in situ*. Las variables fenotípicas consideradas fueron: (1) el diámetro basal del tronco (DBT); (2) la altura (H); (3) los ejes máximos y mínimos de la copa (D1 y D2, respectivamente); y (4) el estado reproductivo (inmaduro, macho o hembra). El vecindario ecológico se estableció dentro de un radio de 5 m desde el tronco de cada individuo, y se tomó información de las siguientes variables: (1) porcentaje del tipo de microhábitat (roca, suelo desnudo, cobertura vegetal), y (2) porcentaje de las distintas especies vegetales acompañantes. Además, a partir de la posición geográfica de cada individuo, se estimó la elevación (ELE) y la orientación (ORI) para cada árbol usando ARCGIS v. 9.3.

Los datos tomados se analizaron mediante diferentes aproximaciones dentro del campo de la genética del paisaje. Con el fin de detectar la existencia de estructura genética espacial, se aplicó un Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA) usando el paquete estadístico ADEGENET (R CORE TEAM, 2013). Este análisis permite identificar patrones espaciales de variabilidad genética tales como clinas, agrupamientos o estructuras intermedias. Además, también permite la detección a escala local de patrones de *crucamiento asortativo* (e.g. cuando individuos cercanos evitan el cruzamiento por ejemplo con individuos emparentados). Posteriormente, para identificar qué variables (fenotípicas, ecológicas o espaciales) podrían estar influyendo en la estructura genética

espacial, se realizaron otros análisis multivariantes (Análisis Canónico, CA y Análisis Canónico parcial pCA).

Para poder evaluar si la población de *J. cedrus* se encontraba subdividida en diferentes grupos y poder visualizar espacialmente esta distribución, usamos una aproximación Bayesiana implementada en GENELAND 4.0.3 (GUILLOT *et al.*, 2005a; GUILLOT *et al.*, 2005b; GUILLOT, 2008). Cada individuo fue asignado al grupo al que pertenecía con mayor probabilidad y representado gráficamente mediante ARCGIS v9.3.

Una vez identificados los distintos subgrupos en la población, se aplicó el test de Mantel (MANTEL 1967) mediante el paquete ECODEST (GOSLEE y URBAN 2007) en R con el fin de testar la correlación entre la distancia genética y geográfica de los subgrupos. Para ello se empleó tanto la distancia euclídea (aislamiento por distancia) como diferentes distancias sobre superficies de resistencia (aislamiento por resistencia) obtenidas a partir de modelos creados en ARCGIS v9.3, teniendo en cuenta cuatro factores que probablemente afecten favoreciendo o limitando el flujo génico en la población de los *Riscos de La Fortaleza* (elevación, pendiente, orientación y densidad de los individuos).

Por último, para investigar qué combinación de factores podrían estar influyendo en la variación intra-poblacional de la fecundidad, realizamos diferentes modelos de efecto mixto (*mixed-effect*

*models*) mediante el paquete estadístico de R NLME (PINHEIRO *et al.*, 2013). Usando las variables fenotípicas (DBT), ecológicas (variables del vecindario ecológico) y genéticas (endogamia y parentesco) como covariables fijas, se aplicó un modelo fenotípico, ecológico y genético respectivamente, además de un modelo combinando todas las covariables incluidas en los tres modelos anteriores. En todos los casos el individuo constituyó el efecto aleatorio.

## RESULTADOS

### Papel cuantitativo y cualitativo de los dispersores de semillas, y variación estacional

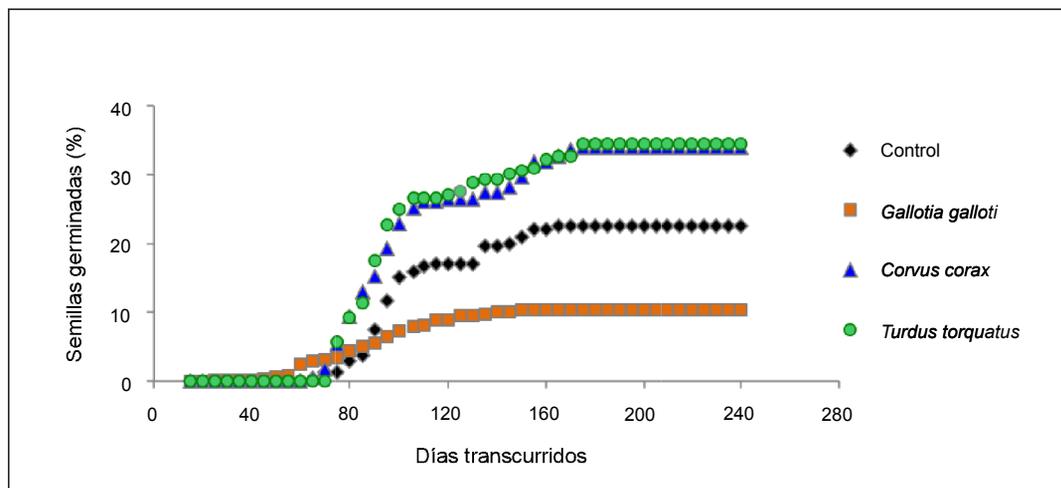
La Tabla 1 refleja la contribución relativa de los frugívoros potenciales al sistema de dispersión de semillas del cedro canario *J. cedrus* en el P.N. del Teide. El mirlo capiblanco *T. torquatus* mostró los mayores valores de semillas por excremento ( $1,48 \pm 1,41$ ), frecuencia de aparición de semillas (74,9%) y porcentaje de semillas no dañadas (99,7%). El lagarto tizón *G. galloti* fue el siguiente dispersor cuantitativamente más importante. Los valores más bajos tanto de número de semillas por excremento, como de frecuencia de aparición y semillas no dañadas correspondieron al conejo introducido *O. cuniculus*.

Los principales dispersores implicados en el sistema de dispersión de semillas de *J. cedrus* afectaron de forma diferencial al porcentaje y veloci-

Frugívoros potenciales	Nº semillas / excreta (media $\pm$ DS)	Frecuencia de aparición (%)	Semillas en buen estado morfológico (%)	Nº de excrementos analizados
<i>Turdus torquatus</i>	1,48 $\pm$ 1,41	74,9	99,7	498
<i>Turdus merula</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,0	0,0	6
<i>Erithacus rubecula</i>	0,06 $\pm$ 0,24	5,9	100,0	17
<i>Fringilla teydea</i>	0,00 $\pm$ 0,00	0,0	0,0	11
<i>Gallotia galloti</i>	1,15 $\pm$ 0,00	59,2	95,3	1.444
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	0,04 $\pm$ 0,24	3,9	56,3	3.001

**Tabla 1.** Contribución relativa de cada frugívoro potencial al sistema de dispersión de semillas de *J. cedrus* en la población de los *Riscos de la Fortaleza* (P.N. del Teide).

**Table 1.** Relative contribution of each potential frugivore to *Juniperus cedrus* seed dispersal system at *Riscos de La Fortaleza* (P.N. del Teide).



**Figura 2.** Porcentaje y tasa de germinación de las semillas de *Juniperus cedrus* obtenidas en excrementos y regurgitaciones de los principales dispersores de semillas. Las semillas del tratamiento “Control” fueron obtenidas directamente a partir de gábulas maduras.

**Figure 2.** Germination percentages and rates of *Juniperus cedrus* seeds obtained from droppings and regurgitations of the main seed dispersers. Control seeds were directly extracted from mature seed cones.

dad de germinación de las semillas. Las aves, tanto *T. torquatus* como *C. corax* incrementaron significativamente el porcentaje de semillas germinadas respecto al tratamiento control ( $G_1 = 8,33$ ,  $P = 0,004$ ;  $G_1 = 7,70$ ,  $P = 0,006$ , respectivamente). Sin embargo, el efecto del lagarto tizón fue diferente, reduciendo significativamente el porcentaje de germinación de las semillas ( $G_1 = 13,29$ ,  $P = 0,001$ ) y la velocidad de emergencia (test de Kolmogorov–Smirnov;  $Z = 1,79$ ,  $P = 0,003$ ) (Fig. 2).

Existe disponibilidad de gábulas maduras para los dispersores a lo largo de todo el año (ver RUMEU *et al.*, 2009a), pero la dispersión de semillas de *J. cedrus* no ocurre de forma homogénea. Ningún ave frugívora fue capturada durante los meses de junio, julio y agosto, y los excrementos de lagarto tizón fueron más abundantes durante el verano (41,9% de los excrementos encontrados) (Tabla 2). Además, los valores de frecuencia de aparición de semillas de *J. cedrus* en los excrementos y el número de semi-

Estación	Nº excrementos encontrados	Diámetro de los excrementos (media ± DE)	Nº de semillas por excremento (media ± DE)	Frecuencia de aparición (%)	Semillas dañadas (%)	Nº total de semillas
Invierno	118	6,03 ± 1,23 (n = 83)	1,06 ± 1,42 (n = 118)	54,24	9,60	125
Primavera	413	6,04 ± 1,03 (n = 100)	0,85 ± 1,06 (n = 120)	49,39	5,03	338
Verano	605	6,85 ± 1,23 (n = 100)	1,66 ± 1,68 (n = 120)	71,24	2,82	923
Otoño	308	5,98 ± 1,16 (n = 100)	1,03 ± 1,35 (n = 120)	50,65	8,13	283

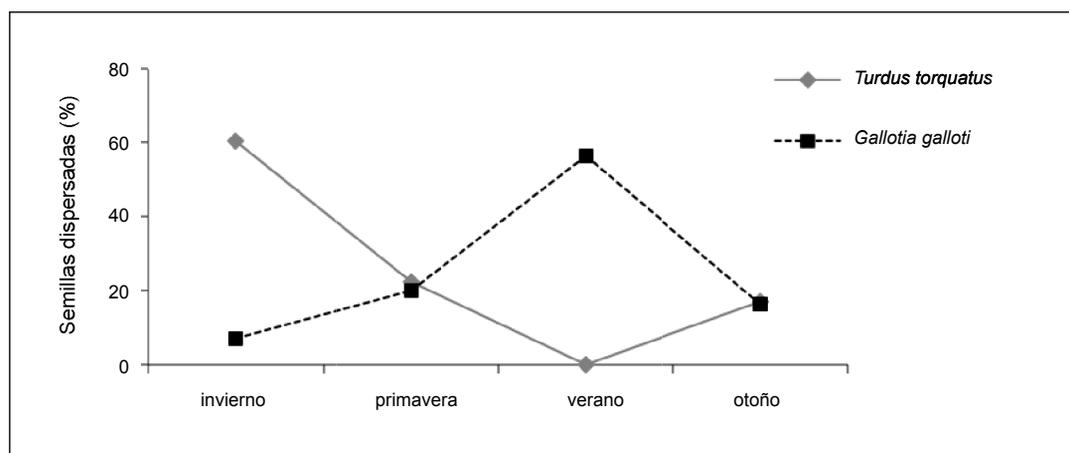
**Tabla 2.** Características de los excrementos de *Gallotia galloti* colectados en los Riscos de La Fortaleza (P.N. del Teide) a lo largo de un año.  
**Table 2** Traits of *Gallotia galloti* droppings collected at Riscos de La Fortaleza (P.N. del Teide) over one year.

llas por excremento fueron significativamente mayores durante el verano en comparación con el resto de estaciones ( $G_3 = 65,88$ ,  $P < 0,001$ ;  $c^2_3 = 18,52$ ,  $P < 0,001$ , respectivamente). El diámetro de los excrementos de *G. galloti* también varió significativamente a lo largo del año (test ANOVA I;  $F_3 = 12,85$ ,  $P < 0,001$ ), siendo los encontrados en verano significativamente mayores que aquéllos colectados en el resto de estaciones ( $P < 0,001$  para todas las comparaciones) e indicando así que son los lagartos de mayor talla los que más dispersan semillas de *J. cedrus* durante el verano. Mientras el 60,5% de las semillas que dispersó el mirlo capiblanco fueron colectadas durante los meses de invierno, el lagarto tizón dispersó las semillas fundamentalmente durante el verano (56,4%). Por tanto, existe un reemplazamiento temporal de los principales dispersores de semillas que permite que las semillas de *J. cedrus* sean dispersadas durante todo el año (Fig. 3).

### Estructura genética espacial: patrones y correlaciones ecológicas

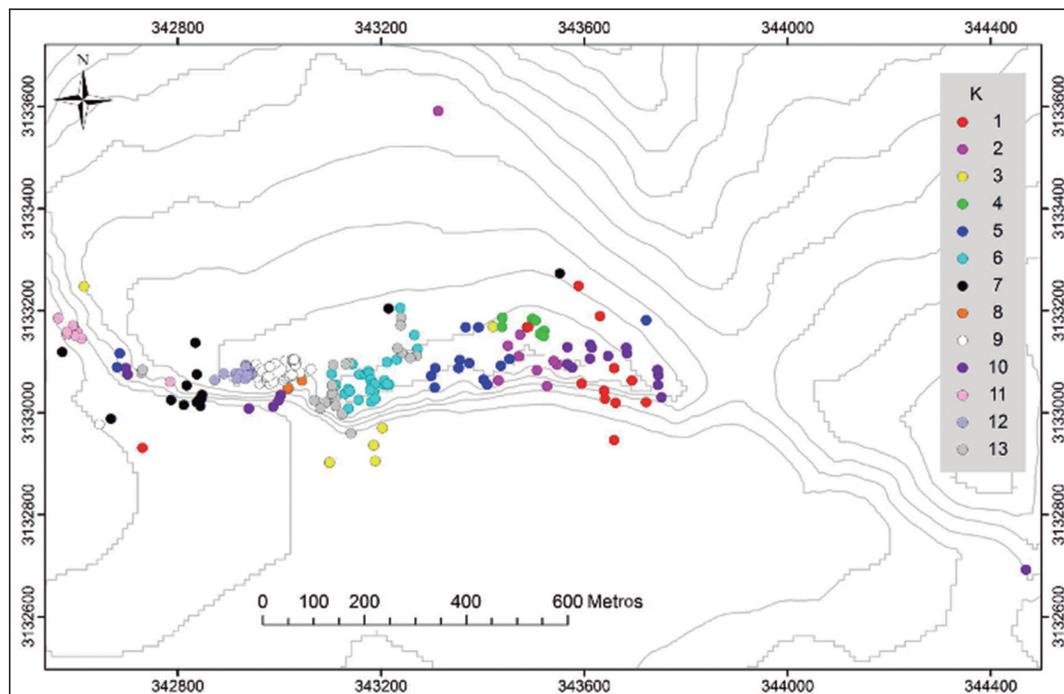
La población de *J. cedrus* en los Riscos de La Fortaleza presentó un déficit de la frecuencia observada de heterocigotos ( $H_o$ ) respecto a las estimas esperadas ( $H_e$ ) ( $H_e = 0,60$  vs.  $H_o = 0,49$ ). Este re-

sultado indica que la población no está en una situación de equilibrio, por ejemplo, porque los cruzamientos no ocurren al azar entre todos los individuos. Otros eventos históricos como cuellos de botella y reducción del tamaño efectivo de la población también podrían haber actuado reduciendo el número de heterocigotos. El déficit de heterocigotos también es habitual en poblaciones sub-estructuradas (efecto Wahlund). Análisis multivariantes posteriores confirmaron que nuestra población está genéticamente estructurada. El análisis sPCA reveló la existencia de una estructura genética global que, al ser investigada con el análisis de agrupamiento Bayesiano, reflejó la subdivisión de la población en 13 grupos de tamaño variable en cuanto a número de individuos (3-35 individuos) (Fig. 4). Los estadísticos calculados sobre partición ( $F_{st} = 0,101$  y  $G_{st} = 0,159$ ) y diferenciación genética ( $G'_{st} = 0,337$  y  $D_{Jost} = 0,169$ ) confirmaron la subdivisión de la población, de forma que el nivel de agrupamiento tuvo un efecto significativo en la distribución de la diversidad genética ( $P < 0,001$ , tras 1000 permutaciones). El grado de parentesco entre los diferentes grupos de individuos varió de forma considerable, y algunos de los grupos mostraron valores significativos de endogamia, sugiriendo que sus integrantes tienden a aparearse con individuos relacionados genéticamente (Tabla 3). En general, la población



**Figura 3.** Porcentaje de semillas de *Juniperus cedrus* dispersadas a lo largo de un año por los principales frugívoros presentes en los Riscos de La Fortaleza.

**Figure 3.** Percentage of *Juniperus cedrus* seeds dispersed by the main frugivores present in Riscos de La Fortaleza throughout one year.



**Figura 4.** Distribución espacial de los grupos genéticos en los que se subdivide la población de *Juniperus cedrus* en los Riscos de La Fortaleza (P.N. del Teide) de acuerdo al análisis de agrupamiento Bayesiano realizado con GENELAND 4.0.3.

**Figure 4.** Spatial distribution of the genetic clusters in which the population of *Juniperus cedrus* at Riscos de La Fortaleza (PN del Teide) is subdivided according to the Bayesian clustering analysis performed with GENELAND 4.0.3.

mostró un coeficiente de endogamia significativo  $F_{is} = 0,106$  ( $P < 0,05$ ).

A la hora de analizar qué factores fenotípicos y ecológicos se encuentran correlacionados con la estructura global de la variabilidad genética encontrada en la población de los Riscos de La Fortaleza, el análisis pRDA reveló el efecto parcial de cuatro variables: elevación, orientación, variación fenotípica y composición de las especies acompañantes ( $P < 0,05$ , en todos los casos tras 199 permutaciones). El test de Mantel mostró que los 13 grupos identificados no siguen un patrón de aislamiento por distancia, sino más bien de aislamiento por resistencia marginalmente causado por una matriz de resistencia creada a partir de la elevación del terreno ( $R_M = 0,31$ ,  $P = 0,08$ ) y también por una matriz de resistencia combinando la elevación y la orientación ( $R_M = 0,31$ ,  $P = 0,08$ ).

### Correlación entre variables eco-genéticas y el éxito reproductivo de *J. cedrus*

El nivel de fecundidad, medido como la media del peso de la semillas, varió significativamente entre las plantas madre de la población (Kruskal-Wallis Chi-cuadrado = 1876,1, g.l. = 38,  $P < 0.001$ ), oscilando entre valores medios desde  $25,0 \pm 6,6$  mg hasta  $78,4 \pm 17,4$  mg.

Al ajustar los diferentes modelos de efecto mixto encontramos factores de diferente naturaleza que se correlacionan con la fecundidad. Así, la fecundidad estuvo influenciada por: (i) el tipo de sustrato ( $\beta = -0,062$ ,  $P < 0,05$ ); (ii) el diámetro basal del tronco (DBT) ( $\beta = 0,002$ ,  $P < 0,05$ ); y (iii) el coeficiente de endogamia de los grupos ( $\beta = -1,35$ ,  $P < 0,05$ ) (Tabla 4). El modelo que mejor se ajustó fue aquél que sólo incluía los valores de endoga-

Grupo #	Endogamia		Parentesco	
	$F_{is}$	$f_{ij}$	$a_{ij}$	$Q_{ij}$
Grupo 1	0,179 ·	0,102	0,080	0,137
Grupo 2	0,255 *	0,090	0,196	0,121
Grupo 3	0,263	0,280	-0,040	0,382
Grupo 4	0,195	0,260	-0,064	0,258
Grupo 5	0,334 ***	0,086	0,335	0,075
Grupo 6	0,161 ***	0,026	0,166	0,073
Grupo 7	0,067	0,120	-0,078	0,304
Grupo 8	0,175	0,075	0,125	0,158
Grupo 9	0,170 ***	-0,001	0,126	0,185
Grupo 10	0,166	0,114	0,058	0,143
Grupo 11	0,041	0,092	-0,059	0,132
Grupo 12	0,097	0,102	-0,007	0,218
Grupo 13	0,173 ·	0,111	0,070	0,166

**Tabla 3** Indicadores de endogamia y parentesco para cada grupo identificado en la población estudiada de *Juniperus cedrus*. Las frecuencias alélicas estimadas para la población sirvieron como referencia. La tabla muestra tres indicadores de parentesco: i)  $f_{ij}$  basado en LOISELLE *et al.* (1995); ii)  $a_{ij}$  basado en ROUSSET (2000); iii)  $Q_{ij}$  basado en QUELLER & GOODNIGHT (1989). La comparación entre los valores de endogamia observados y esperados en base a 9999 permutaciones permitió comprobar si los grupos mostraron incremento en el nivel de endogamia. Los valores significativos de incremento en el nivel de endogamia ( $I_{obs} > I_{exp}$ ) se indican con \*  $P < 0,05$  y con · para valores significativos marginales ( $0,05 < P > 0,1$ ).

**Table 3** Estimates of the inbreeding and different relatedness estimators for each identified cluster in the studied population of *Juniperus cedrus*. The allele frequencies estimated for the study population served as the reference allele frequencies. We report three relatedness estimators: i)  $f_{ij}$  based on LOISELLE *et al.* (1995); ii)  $a_{ij}$  based on ROUSSET (2000); iii)  $Q_{ij}$  based on QUELLER & GOODNIGHT (1989). Comparison between observed inbreeding values and expected values based on 9999 permutations provided a mean to test if clusters showed increased inbreeding. Significantly increased inbreeding values ( $I_{obs} > I_{exp}$ ) are indicated with \*  $P < 0.05$  and with · for marginally significant values ( $0.05 < P > 0.1$ ).

mia y parentesco de los grupos como variables explicativas (AIC= 20,1, Tabla 4). De estas dos variables, tan sólo el coeficiente de endogamia tuvo un efecto significativo y negativo sobre la fecundidad ( $\beta = -1,35$ ,  $P < 0,05$ ) de modo que a mayores valores de endogamia en el grupo, menor fecundidad en los individuos que lo conforman.

## DISCUSIÓN

### Dispersión de semillas de *J. cedrus* en el P.N. del Teide

Los resultados obtenidos indican que los principales dispersores de semillas de *J. cedrus* en el

P.N. del Teide tras la extinción del cuervo (*C. corax*) son, por un lado los lagartos endémicos (*G. galloti*) y, por otro, el mirlo capiblanco (*T. torquatus*), cuyo principal recurso alimenticio durante su invernada en el P.N. del Teide lo constituyen las gálbulas de *J. cedrus* (RUMEU *et al.*, 2009b). El conejo *O. cuniculus* no dispersó un elevado número de semillas y, dado su carácter introducido en las islas y el elevado porcentaje de semillas dañadas en sus excrementos, más bien puede considerarse como un disruptor del sistema natural de dispersión de semillas de *J. cedrus*.

La saurocoria (*i.e.*, dispersión de semillas por lagartos) es un proceso eminentemente insular (OLESEN y VALIDO, 2003) y, en el sistema de dis-

<b>Modelo ecológico</b>		<b>AIC</b>	<b>BIC</b>
Todas las covariables	log (peso)~ ORI+ELE+PCA1 .sus+PCA2.sus+PCA1 .sp+PCA2.sp+ X+ Y	103,6	119,0
Mejor modelo	log (peso)~ <b>1***</b>	23,6	28,5
	log (peso)~ PCA1 .sus* + 1	26,6	33,0
<b>Modelo fenotípico</b>			
Todas las covariables	log (peso)~ DBT *	31,8	38,28
Mejor modelo	log (peso)~ DBT * + 1		
<b>Modelo genético</b>			
Todas las covariables	log (peso)~ endogamia+parentesco+sPCA1 +sPCA2	26,3	36,9
Mejor modelo	log (peso)~ endogamia* + parentesco + 1	20,1	27,9
<b>Modelo completo</b>			
Todas las covariables	log (peso)~ : endogamia + parentesco + sPCA1 + sPCA2 + PCA1 .sus + PCA2.sus + PCA1 .sp+PCA2.sp + DBT· + ORI + ELE + X+ Y	119,5	138,9
Mejor modelo	log (peso)~ endogamia* + parentesco + 1	20,1	27,9

**Tabla 4** Modelos de efectos mixtos aplicados para investigar la variación intra-poblacional de la fecundidad de *Juniperus cedrus* (expresada como el logaritmo del peso medio de las semillas) en la población de estudio. La tabla muestra los modelos ecológico, fenotípico y genético realizados respectivamente con las variables ecológicas, fenotípicas y genéticas como covariables fijas<sup>1,2,3</sup>. El modelo completo combina todas las covariables incluidas en los modelos anteriores. Para cada modelo se muestra el mejor en base a los índices AIC y BIC. Los modelos incluyeron a los individuos de la población como factor aleatorio. Las covariables con un efecto significativo en la fecundidad están señaladas en negrita con asteriscos indicando el nivel de significación: · 0,1 < P > 0,05; \*P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,005.

**Table 4** Mixed-effect models applied to investigate the intra-population fecundity variation of *Juniperus cedrus* (expressed in the model as the logarithm of the mean seed weight) in the study population. The table reports the ecological model, the phenotypic model, and the genetic model performed with ecological, phenotypic, and genetic covariates respectively, as fixed effect covariates<sup>1,2,3</sup>. The full model combines all covariates included in the previous models. For each model we provide associated the best model inferred based on information criteria index AIC and BIC. All models include the individual as a random factor. Covariates with a significant effect on fecundity variation are highlighted in bold with asterisks pointing out the level of significance: · 0.1 < P > 0.05; \*P < 0.05; \*\* P < 0.01; \*\*\* P < 0.005.

<sup>1</sup> Covariables ecológicas: orientación (ORI); elevación (ELE); los valores de la primera y segunda componente principal que resumen la composición del sustrato donde crecen los individuos (PCA1.sus y PCA2.sus); y los valores de la primera y segunda componente principal describiendo la composición de las especies acompañantes en el vecindario de cada árbol (PCA1.sp and PCA2.sp).

<sup>2</sup> Covariables fenotípicas: Diámetro basal del tronco (DBT).

<sup>3</sup> Covariables genéticas: endogamia del grupo Fis; parentesco (fij); y los valores del primer y segundo eje positivo obtenido en el análisis espacial de componentes principales (sPCA1 and sPCA2).

persión de semillas del cedro canario, el papel de *G. galloti* sería relativamente importante debido a la alta densidad de estos lagartos en el Parque Nacional. Sin embargo, dado el tamaño del área de campeo de los lagartos tizones (< 100 m<sup>2</sup>, MOLINA-BORJA, 1985), se consideran dispersores de corta distancia. Sólo cuando se producen procesos de dispersión secundaria de semillas, en los

que los lagartos que han consumido gálbulas de cedro son depredados por aves como el alcaudón meridional (*Lanius meridionalis*) o el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), puede producirse un evento de dispersión a larga distancia, ya que estos depredadores realizarían un segundo movimiento dispersivo de las semillas y además poseen una gran capacidad de desplazamiento (PA-

DILLA y NOGALES, 2009; PADILLA *et al.*, 2012). Sin embargo, nuestros resultados indican que el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de los lagartos no es *a priori* beneficioso para la germinación. Esta exigua contribución cualitativa que desempeñan los lagartos en el sistema de dispersión de semillas contrasta con la de las aves (*C. corax* y *T. torquatus*) que incrementaron significativamente el porcentaje de semillas germinadas. La importancia de los túrdidos como dispersores de semillas de especies del género *Juniperus* en sistemas continentales se encuentra bien documentada (LIVINGSTON, 1972; ZAMORA, 1990; JORDANO, 1993; SANTOS *et al.*, 1999; GARCÍA, 2001). Pese al importante papel que pudo tener el cuervo en la dispersión de semillas de *J. cedrus*, tras su extinción en el P.N. del Teide, el mirlo capiblanco constituye el principal agente dispersante con capacidad para mantener el flujo génico vía semilla entre los núcleos poblacionales de *J. cedrus* que se encuentran dispersos en la alta montaña de Tenerife. Por tanto, la invernada regular de este ave adquiere una gran importancia para la dinámica poblacional de *J. cedrus* en el P.N. del Teide.

El análisis de la variación estacional demostró que la dispersión de semillas no ocurre de forma homogénea a lo largo del año. Así, mientras el mirlo capiblanco constituye el dispersor de semillas más importante durante su estancia invernal, el peso de la dispersión de semillas recae sobre el lagarto tizón principalmente durante los meses de verano, coincidiendo con el período de máxima actividad metabólica de este vertebrado ectotérmico. De este modo, existe un reemplazamiento temporal de los principales dispersores de semillas de *J. cedrus* que, en concordancia con la disponibilidad de gábulas maduras durante todo el año, permite que las semillas sean diseminadas a lo largo de las cuatro estaciones.

### Consecuencias reproductivas y genéticas de un hábitat atenuado

La variación significativa de la fecundidad detectada entre las plantas madre de la población de *Riscos de La Fortaleza* podría estar evidenciando una respuesta a la degradación histórica

del hábitat que, desde la colonización humana de la isla, se ha visto afectado por la deforestación, incendios de origen antrópico, herbivoría por mamíferos introducidos, o pérdida de dispersores de semillas.

La estructura espacial de la variabilidad genética puede reflejar diferentes patrones de flujo génico. En la población de *J. cedrus* situada en los *Riscos de La Fortaleza*, el análisis de sPCA reveló la existencia de estructura genética global significativa donde los individuos se agrupaban en vecindarios genéticos, influenciada parcialmente por cuatro variables: elevación, orientación, variación fenotípica y composición de las especies acompañantes. Este resultado pone de manifiesto la importancia de la heterogeneidad y complejidad del paisaje a la hora de estructurar la variabilidad genética intra-poblacional (COULON *et al.* 2006; CUSHMAN *et al.* 2006). Por otro lado, las variables fenotípicas relacionadas con el tamaño y grado de madurez de las plantas pueden tener un importante efecto en la producción de polen y gábulas, y en la atracción de dispersores de semillas. Las diferencias de microhábitat, en este caso marcadas por la composición de las especies acompañantes, también puede influenciar la estructura genética espacial al condicionar el establecimiento de determinados genotipos (GARCÍA y GRIVET, 2011).

La disposición espacial de los 13 grupos de individuos detectados sugiere que podría estar habiendo una limitación del flujo génico ya sea vía polen, semilla o ambos. Esta alta estructuración genética dentro de la población podría relacionarse con la pérdida de dispersores de semillas a larga distancia como el cuervo (*C. corax*), que estaría limitando el flujo génico intra-poblacional. De este modo, los principales agentes dispersantes pasarían a ser dispersores de corta y media distancia como el lagarto tizón y el mirlo capiblanco. Existe desconocimiento acerca de las distancias a las que se desplazan los mirlos capiblanco tras alimentarse en el P.N. del Teide. Sin embargo MORALES *et al.* (2013) documentan distancias medias de unos 80 m en áreas de la Cordillera Cantábrica (Norte de España).

RUMEU, B. Y COLS.

Los 13 grupos de individuos genéticamente relacionados mostraron un patrón de aislamiento por resistencia influenciado por la elevación y la orientación. Este resultado, vuelve a enfatizar el efecto de la heterogeneidad del paisaje a la hora de determinar la estructura genética de una población, y además pone de manifiesto la importancia de incorporar esta heterogeneidad a la hora de predecir la conectividad genética a diferentes escalas espaciales (McRAE y BEIER, 2007; ANDERSON *et al.*, 2010).

### Factores determinantes de la variación de la fecundidad

Los valores de parentesco y endogamia detectados en la población también reflejaron un escenario en el que el cruce de los individuos no tiene lugar de forma aleatoria. En general, la población presentó un coeficiente de endogamia significativo, y seis de los 13 grupos detectados están constituidos por individuos genéticamente relacionados que tienden a cruzarse entre sí. La depresión por endogamia, que conlleva una pérdida de *fitness*, es un fenómeno más pronunciado en ambientes estresantes (ARMBRUSTER y REED, 2005; FOX y REED, 2011), donde podrían detectarse costes en el éxito reproductivo asociados a este proceso genético (BREED *et al.*, 2012). Este escenario coincide con el detectado en nuestra población de estudio, sometida a una situación ambiental subóptima donde existe una variación significativa de la fecundidad entre las diferentes plantas madre.

De los modelos testados, el que mejor se correlacionó con la variación de la fecundidad fue aquél que sólo incluía el parentesco y la endogamia como covariables explicativas, lo que refleja las profundas consecuencias que la composición genética puede tener en el éxito reproductivo de una población. El coeficiente de endogamia de los grupos tuvo un efecto significativo y negativo sobre la fecundidad, de modo que a medida que el nivel de endogamia es mayor dentro de cada uno de los grupos en los que se subdivide la población, menor es la fecundidad de los individuos que lo componen.

«El sistema de dispersión de semillas del cedro canario»

En conjunto, estos datos ponen de manifiesto la importancia de combinar información genética y ecológica para obtener un conocimiento más profundo acerca de la dinámica de las poblaciones, especialmente cuando se trata de especies con cierto grado de amenaza como *J. cedrus*. Así, en el P.N. del Teide, pese al incremento de individuos de cedro canario en las últimas décadas, su estado de conservación dista de ser óptimo.

### Observaciones finales y apuntes de conservación

A grandes rasgos, los resultados de este proyecto indican que el sistema de dispersión de semillas del cedro canario en el P.N. del Teide es claramente vulnerable, muy dependiente de la migración del mirlo capiblanco que, a su vez, presenta actualmente algunos problemas de conservación global (ver BURFIELD y BROOK, 2005; SIM *et al.*, 2007). Además, el estudio genético intra-poblacional en los *Riscos de la Fortaleza* indica que nos encontramos ante una población cuyo flujo génico no tiene una dinámica panmíctica, encontrándose subdividida en grupos de individuos emparentados y con un nivel significativo de endogamia.

Por tanto, a continuación se proponen algunas acciones concretas orientadas a paliar esta situación y garantizar la permanencia y mejora de las poblaciones de *J. cedrus* en el P.N. del Teide:

- (1) **Establecimiento de corredores:** el reforzamiento de los núcleos poblacionales actuales y su conexión a través de corredores facilitaría el desplazamiento de los mirlos capiblanco entre dichos núcleos y se favorecería el flujo génico tanto vía polen como vía semilla. Para estos reforzamientos, se recomienda no utilizar material vegetal (semillas, plántulas) procedente de otras islas, dado el nivel de estructura genética independiente detectado en Tenerife (RUMEU *et al.*, 2014).
- (2) **Considerar la posibilidad de favorecer el establecimiento de parejas de cuervo:** la pérdida del único dispersor de semillas nativo con capacidad de mover las semillas a larga

distancia (exceptuando los eventos esporádicos de dispersión secundaria) constituye uno de los principales factores de amenaza para el cedro canario. Las medidas orientadas a la recuperación de esta especie dentro de los límites del P.N. del Teide supondría una mejora muy sustancial para el sistema de dispersión de semillas de *J. cedrus*, evitando así la enorme dependencia que actualmente tiene en la invernada del mirlo capiblanco.

- (4) **Actuar de forma contundente y eficaz contra los incendios de origen antrópico que tengan lugar en el P.N. del Teide:** en la última década, el P.N. del Teide se ha visto afectado por dos incendios de gran magnitud (2007 y 2012) que han causado el retroceso de dos importantes núcleos poblacionales de *J. cedrus* (*Riscos de La Fortaleza* y *Montaña del Cedro*). Al contrario que le ocurre al pino canario *Pinus canariensis*, capaz de rebrotar tras un incendio, *J. cedrus* no presenta ninguna característica de resistencia al fuego (obs. pers.).
- (3) **Potenciar la aplicación de técnicas paleoecológicas que permitan conocer cuál es realmente la composición de la vegetación prístina del Parque:** es probable que la interacción del cedro canario con el mirlo capiblanco haya pasado inadvertida en el pasado, y podría ser indicadora de una composición de la vegetación diferente a la que conocemos actualmente en el P.N. del Teide, donde *J. cedrus* podría constituir un elemento

mucho más importante en el paisaje (ver NOGALES *et al.* in press). Las técnicas paleoecológicas actuales permitirían el contraste de esta hipótesis que, además de ser un tema crucial para futuros proyectos de investigación, permitiría a los gestores actuar en consecuencia para la recuperación de la vegetación original.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal del P.N. del Teide (OAPN) su ayuda y permiso para poder realizar esta investigación. Apreciamos la ayuda de varios colegas durante el trabajo de campo y el apoyo esencial del personal de los centros de recuperación de fauna silvestre de la Tahonilla (Tenerife) y Tafira (Gran Canaria), especialmente a Carmen Méndez, Pascual Calabuig y Loly Estévez. David P. Padilla y Miguel Ángel González-Pérez han contribuido de forma significativa a la realización de este proyecto y son coautores de algunas de las publicaciones científicas derivadas del mismo. Asimismo, agradecemos a Pedro Sosa la acogida en su grupo de investigación y la posibilidad de hacer uso del laboratorio. Este proyecto ha sido financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (051/2010) y se ha visto colateralmente beneficiado por el desarrollo de los proyectos CGL2010-18759 y PI2007/053, financiados por el Ministerio de Educación y Ciencia y el Gobierno de Canarias, respectivamente.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDRICH, P.R., & J.L. HAMRICK. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103-105.
- ANDERSON, C.D., B.K. EPPERSON, M.-J. FORTIN, R. HOLDEREGGER, P.M.A. JAMES, M.S. ROSENBERG, K.T. SCRIBNER, & S. SPEAR. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Molecular Ecology* 19: 3565-3575.
- ARMBRUSTER, P., & D.H. REED. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* 95: 235-242.
- BREED, M.F., M.G. GARDNER, K.M. OTTEWELL, C.M. NAVARRO, & A.J. LOWE. 2012. Shifts in reproductive assurance strategies and inbreeding costs associated with habitat fragmentation in Central American mahogany. *Ecology Letters* 15: 444-452.

- BURFIELD, I.J., & M.D.L. BROOK. 2005. The decline of the Ring Ouzel *Turdus torquatus* in Britain: evidence from bird observatory data. *Ringling & Migration* 22: 199-204.
- BUSTOS, J.J., & F.S. DELGADO. 2004. Clima. En: Canseco, editor. Parque Nacional del Teide. Pages 73-96. Canseco Editores, Talavera de la Reina.
- COULON, A., G. GUILLOT, J.F. COSSON, J.M.A. ANGIBAULT, S. AULAGNIER, B. CARGNELUTTI, M. GALAN, & A.J.M. HEWISON. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology* 15: 1669-1679.
- CUSHMAN, SAMUEL A., KEVIN S. MCKELVEY, J. HAYDEN, & MICHAEL K. SCHWARTZ. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *The American Naturalist* 168: 486-499.
- DEL ARCO, M.M., E. ATIENZA, P. ATOCHE, M.C. DEL ARCO, & M. MARTÍN. 1997. Dataciones absolutas en la prehistoria de Tenerife. En: P. Atoche, A. Millares, and M. Lobo, editors. Homenaje a Celso Martín de Guzmán (1946-1994). Pages 65-77. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas.
- ELLSTRAND, N.C. 1992. Gene flow among seed plant populations. *New Forests* 6: 241-256.
- EMERSON, B.C. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology* 11: 951-966.
- FOX, C.W., & D.H. REED. 2011. Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. *Evolution* 65: 246-258.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, & J.J. BACALLADO. 2009. Canary Islands, Biology. En: R. G. Gillespie and D. A. Clague, editors. *Encyclopedia of Islands*. Pages 127-133. University of California Press, Berkeley, CA.
- FRANKEL, O.H., A.H.D. BROWN, & J.J. BURDON. 1995. *The conservation of plant biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GARCÍA, C., & D. GRIVET. 2011. Molecular insights into seed dispersal mutualisms driving plant population recruitment. *Acta Oecologica* 37: 632-640.
- GARCÍA, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839-848.
- GOSLEE, S.C., & D.L. URBAN. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22: 1-19.
- GUILLOT, G. 2008. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation—the correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics* 24: 2222-2228.
- GUILLOT, G., A. ESTOUP, F. MORTIER, & J.F. COSSON. 2005a. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170: 1261-1280.
- GUILLOT, G., F. MORTIER, & A. ESTOUP. 2005b. Geneland: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 712-715.
- HÖLLERMANN, P.W. 1978. Geological aspects of the upper timberline in Tenerife, Canary Islands. *Arctic and Alpine Research* 10: 365-382.
- HOWE, H.F., & J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- JORDANO, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. En: M. Fenner, editor. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Pages 125-166. CABI Publisher, Wallingford.
- KARUBIAN, J., V.L. SORK, T. ROORDA, R. DURÃES, & T.B. SMITH. 2010. Destination-based seed dispersal homogenizes genetic structure of a tropical palm. *Molecular Ecology* 19: 1745-1753.
- LIVINGSTON, R.B. 1972. Influence of birds, stones and soil on the establishment of Pasture Juniper, *Juniperus communis*, and Red Cedar, *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology* 53: 1141-1147.
- LOISELLE, B.A., V.L. SORK, J. NASON, & C. GRAHAM. 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82: 1420-1425.

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013*

- MANEL, S., M.K. SCHWARTZ, G. LUIKART, & P. TABERLET. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 189-197.
- MANTEL, N. 1967. Detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- MARTÍN, A., & J.A. LORENZO. 2001. *Aves del archipiélago canario*. 1st edition. Francisco Lemus Editor, La Laguna.
- McRAE, B.H., & P. BEIER. 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 19885-19890.
- MICHALCZYK, I.M., F. SEBASTIANI, A. BUONAMICI, E. CREMER, C. MENGEL, B. ZIEGENHAGEN, & G.G. VENDRAMIN. 2006. Characterization of highly polymorphic nuclear microsatellite loci in *Juniperus communis* L. *Molecular Ecology Notes* 6: 346-348.
- MOLINA-BORJA, M. 1985. Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife. *Bonner Zoologische Beiträge* 36: 541-552.
- MORALES, J.M., D. GARCÍA, D. MARTÍNEZ, J. RODRIGUEZ-PÉREZ, & J.M. HERRERA. 2013. Frugivore behavioural details matter for seed dispersal: a multi-species model for Cantabrian thrushes and trees. *Plos One* 8: e65216.
- NOGALES, M., E.C. HERNÁNDEZ, & F. VALDÉS. 1999. Seed dispersal by common ravens *Corvus corax* among island habitats (Canarian Archipelago). *Écoscience* 6: 56-61.
- NOGALES, M., C. NIEVES, J.C. ILLERA, D.P. PADILLA, & A. TRAVESET. 2005. Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. *Functional Ecology* 19: 429-436.
- NOGALES, M., B. RUMEU, L. DE NASCIMENTO, & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS. in press. Newly discovered seed dispersal system of *Juniperus cedrus* questions the pristine nature of the high elevation scrub of El Teide (Tenerife, Canary Islands). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*.
- OLESEN, J.M., & A. VALIDO. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 177-181.
- PADILLA, D.P., A. GONZÁLEZ-CASTRO, & M. NOGALES. 2012. Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: the case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology* 100: 416-427.
- PADILLA, D.P., & M. NOGALES. 2009. Behavior of kestrels feeding on frugivorous lizards: implications for secondary seed dispersal. *Behavioral Ecology* 20: 872-877.
- PARSONS, J.J. 1981. Human influences on the Pine and Laurel forests of the Canary Islands. *Geographical Review* 71: 253-271.
- PINHEIRO, J., D. BATES, S. DEBROY, D. SARKAR, & R.D.C. TEAM. 2013. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-109. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- QUELLER, D.C., & K.F. GOODNIGHT. 1989. Estimating Relatedness Using Genetic Markers. *Evolution* 43: 258-275.
- R CORE TEAM. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- ROUSSET, F. 2000. Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 58-62.
- RUMEU, B., M. NOGALES, R.B. ELIAS, D.P. PADILLA, T. RESENDES, A. RODRÍGUEZ, F. VALDÉS, & E. DIAS. 2009a. Contrasting phenology and female cone characteristics of the two Macaronesian island endemic cedars (*Juniperus cedrus* and *J. brevifolia*). *European Journal of Forest Research* 128: 567-574.
- RUMEU, B., D.P. PADILLA, & M. NOGALES. 2009b. The key role of a Ring Ouzel *Turdus torquatus* wintering population in seed dispersal of the endangered endemic *Juniperus cedrus* in an insular environment. *Acta Ornithologica* 44: 199-204.

RUMEU, B. Y COLS.

«El sistema de dispersión de semillas del cedro canario»

- RUMEU, B., P.A. SOSA, M. NOGALES, & M.A. GONZÁLEZ-PÉREZ. 2013. Development and characterization of 13 SSR markers for an endangered insular juniper (*Juniperus cedrus* Webb & Berth.). *Conservation Genetics Resources* 5: 457-459.
- RUMEU, B., P. VARGAS, R. JAÉN-MOLINA, M. NOGALES, & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2014. Phylogeography and genetic structure of the threatened Canarian *Juniperus cedrus* (Cupressaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. DOI: 10.1111/boj.12172.
- SANTOS, T., J.L. TELLERÍA, & E. VIRGÓS. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SCHUPP, E.W., P. JORDANO, & J.M. GÓMEZ. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353.
- SIM, I.M.W., I.J. BURFIELD, M.C. GRANT, J.W. PEARCE-HIGGINS, & M.D.L. BROOKE. 2007. The role of habitat composition in determining breeding site occupancy in a declining Ring Ouzel *Turdus torquatus* population. *Ibis* 149: 374-385.
- SLATKIN, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 393-430.
- SUÁREZ-ESTEBAN, A., M. DELIBES, & J.M. FEDRIANI. 2013. Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 50: 767-774.
- TRAVESET, A., & M. VERDÚ. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti, editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Pages 339-350 CABI Publishing, Wallingford, UK.
- VALIDO, A. 1999. *Ecología de la dispersión de semillas por lagartos endémicos canarios (g. Gallotia, Lacertidae)*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias.
- VALIDO, A., & M. NOGALES. 2003. Digestive ecology of two omnivorous Canarian lizard species (*Gallotia*, Lacertidae). *Amphibia-Reptilia* 24: 331-344.
- WHITTAKER, R.J., & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. 2nd edition. Oxford University Press, New York.
- WIENS, D., & M.R. SLATON. 2012. The mechanism of background extinction. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 255-268.
- WILLSON, M., & A. TRAVESET. 2000. The ecology of seed dispersal. En: M. Fenner, editor. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Pages 65-110 CAB International, Wallingford, UK.
- ZAMORA, R. 1990. The fruit diet of Ring-ouzel (*Turdus torquatus*) wintering in Sierra Nevada (south-east Spain). *Alauda* 58: 67-70.